



Chloris Chilensis

Revista chilena de flora y de vegetación

Año 25. Nº 2

TRAZANDO EL ORIGEN DE LA MORERA DE PAPEL [*BROUSSONETIA PAPYRIFERA* (L.) L'HER. EX VENT. (MORACEAE)] DESDE ASIA HASTA LOS PARQUES URBANOS DE SANTIAGO DE CHILE

TRACING THE ORIGIN OF PAPER MULBERRY [BROUSSONETIA PAPYRIFERA (L.) L'HER. EX VENT. (MORACEAE)] FROM ASIA TO URBAN PARKS IN SANTIAGO, CHILE.

Bárbara Peña-Ahumada¹, Mónica Saldarriaga-Córdoba², Kuo-Fang Chung³, Daniela Seelenfreund⁴,
Andrea Seelenfreund⁵

1. Departamento de Bioquímica y Biología Molecular, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacéuticas, Universidad de Chile Dr. Carlos Lorca Tobar 964, Independencia, Santiago, Chile. Filiación actual: Departamento de Genética Molecular y Microbiología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Alameda 340, Santiago, Santiago de Chile
barbara.pena@ug.uchile.cl

2. Centro de Investigación en Recursos Naturales y Sustentabilidad (CIRENYS), Universidad Bernardo O'Higgins, Avenida Viel 1497, Santiago, Santiago de Chile
monica.saldarriaga@ubo.cl

3. Biodiversity Research Center, Academia Sinica, 128 Academia Road, Sec. 2, Nankang, Taipei 11529, Taiwán
School of Forestry and Resource Conservation, National Taiwan University, No. 1, Sec. 4, Roosevelt Road, Taipei, 10617, Taiwán
kuofangchung@ntu.edu.tw

4. Departamento de Bioquímica y Biología Molecular, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacéuticas, Universidad de Chile, Dr. Carlos Lorca Tobar 964, Independencia, Santiago, Chile
dseelen@ciq.uchile.cl

5. Autora correspondiente. Escuela de Antropología, Geografía e Historia, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad Academia de Humanismo Cristiano, Condell 343, Providencia, Santiago, Chile
aseelenfreund@academia.cl

RESUMEN

Broussonetia papyrifera (L.) L. Hér. ex Vent. o morera de papel es la especie menos común y la más desconocida de la familia de las Moráceas en Chile. En tres parques de la capital, Santiago, existen algunos ejemplares cultivados como ornamentales. Se trata de una especie originaria del este y del sureste de Asia que fue dispersada por acción antrópica en tiempos prehistóricos a Oceanía y, en tiempos históricos a Europa. El objetivo de este trabajo fue dilucidar el origen genético de los especímenes plantados en los parques de Santiago, con el fin de establecer si su origen corresponde a una o a más introducciones desde Europa, desde Oceanía o directamente desde Asia. Para ello se analizaron muestras de hojas contemporáneas y de herbarios provenientes de Asia, Europa, Oceanía y de Santiago mediante el uso de dos tipos de marcadores genéticos. Los resultados dan cuenta que los árboles de morera de papel de los diferentes parques en Santiago provienen de Europa, presentando un perfil genético que deriva de un genotipo encontrado en España.

Palabras clave: morera de papel, arbolado urbano, Santiago de Chile, Europa, origen, análisis genético

ABSTRACT

Broussonetia papyrifera (L.) L'Hér. ex Vent. or paper mulberry is the most unknown and least common species of the Moraceae family in Chile. Isolated specimens grow in three parks in the capital, Santiago. This species is native to East and Southeast Asia and was dispersed by humans in prehistoric times to Oceania and in historical times to Europe. The aim of this work was to determine the genetic origin of the trees found in these parks in Santiago, in order to determine if their presence is due to a single or multiple introductions, either from Europe, from Oceania and/or directly from Asia. For this purpose, samples of contemporary leaves and herbarium specimens collected in Asia, Europe, Oceania and Santiago were analyzed using two types of genetic markers. The results indicate that all paper mulberry trees present in Santiago come from Europe, and present a genetic profile derived from a genotype found in Spain.

Keywords: Paper mulberry, urban tree, Santiago de Chile, Europe, origin, genetic analysis

INTRODUCCIÓN

La morera de papel, una especie hoy cosmopolita pero originaria de Asia

La familia de las Moraceae reúne ca. de 37 géneros y unas 1000 especies (Zerega et al., 2005). Actualmente presenta una distribución cosmopolita debido a su valor ornamental y medicinal y además algunas especies de esta familia tienen importantes usos económicos tales como fuente de fibra, alimento de los gusanos de seda y forraje, entre otros (Chen et al., 2022).

El género *Broussonetia* recibe su nombre en honor a Pierre Broussonet (1761-1807), un destacado botánico francés, que fuera director del Jardín Botánico de Montpellier, Francia. Comprende tres especies: *B. papyrifera* L' Hér. ex Vent., *B. monoica* y *B. kaempferi* y el híbrido *B. x kazinoki* (Chung et al., 2017). Con apenas tres miembros, este género exhibe todas las formas reproductivas, dado que *B. kaempferi* es hermafrodita, *B. monoica* tiene una reproducción de acuerdo con su nombre y *B. papyrifera* es dioica (Chung et al., 2017). Este género ha sido revisado y modificado varias veces desde su primera publicación e incluso en la actualidad hay autores que reconocen a más de tres especies que formarían parte de él (Chen et al., 2022). *B. papyrifera* fue clasificada por Linneo, en 1753, como *Morus papyrifera* (Chung et al., 2017), por lo que el seguimiento histórico de las especies de este género es complejo.

B. papyrifera o morera de papel es un árbol originario del este y del sureste de Asia, por lo que es nativo de China, Vietnam, sudeste de Asia, Asia continental y Taiwán, pero actualmente se encuentra como especie cultivada en Europa, América, África y Oceanía. Es conocida por su corteza fibrosa que fue esencial para el desarrollo de la técnica de fabricación de papel en la antigua China, alrededor del año 100 de la era común (Ewins, 1991; Peng et al., 2019), introduciéndose en Japón en el siglo VII, también para la fabricación de papel (Matthews, 1996). En tiempos prehistóricos fue dispersada desde el sur de Taiwán a toda la Oceanía por acción antrópica (Seelenfreund et al., 2010; Chang et al., 2015; Olivares et al., 2019), llegando a islas tan lejanas como Hawái, Nueva Zelanda y Rapa Nui hace alrededor de 800-1000 años. Fue llevada a prácticamente todas las islas porque su corteza es una fuente importante de fibras para la fabricación de textiles (Matthews, 1996) de uso cotidiano y también ritual. Esta especie aún se emplea para la producción de papel de calidad, pero además como fuente de medicamentos debido a su alto contenido de compuestos fenólicos tales como cumarinas, lignanos, chalconas, flavonoles, flavanos y fenilpropanos (Malanik et al., 2020) y como forraje para diversos animales domésticos (Peng et al., 2019; Chen et al., 2022). Últimamente se está utilizando también para la fitorremediación de suelos degradados (Xu et al., 2019; Zeng et al., 2022), entre otras aplicaciones.

En Oceanía su uso principal sigue siendo como fuente de fibras para la fabricación de textiles (Matthews, 1996).

La introducción de *B. papyrifera* a Europa tuvo lugar en tiempos históricos, posiblemente en el contexto de la introducción de especies del género *Morus* para la crianza del gusano de seda en la cuenca mediterránea, tanto en el sur de Italia, España y Francia, como en los Balcanes y en Grecia (Zanier, 2022). Ya en el siglo XVI el médico y botánico alemán Adam Lonicerus (1580) describe el árbol de la morera y sus diversos usos en su “*Kräuterbuch*” (Figura 1), mencionando entre ellos su aplicación como laxante. Este autor no menciona en forma explícita a *B. papyrifera*, pero no se puede descartar que algunas plantas de *B. papyrifera* se hayan introducido de manera inadvertida en conjunto con *Morus alba*, especie usada para la alimentar a los gusanos de seda. Sin embargo, en 1688 Engelbert Kaempfer, gran explorador alemán de Asia, describe e ilustra *B. papyrifera* como “*Morus sativa, foliis urticae mortuae, cortice papyrifera*” por primera vez para el mundo occidental, en su trabajo titulado *Amoenitatum exoticarum politico-physico-mediciarum Fasciculi* (Figura 2). Según Barker (2002), en 1751 el jardinero inglés Peter Collinson habría recibido semillas de *B. papyrifera* desde China y las había repartido entre sus amigos, por lo que la morera de papel ya se cultivaba en jardines europeos en la época de Linneo (1707-1778).

La morera de papel en Santiago de Chile

La morera de papel fue introducida a Argentina y Chile en conjunto con muchas otras especies arbóreas, probablemente como especie ornamental. En Argentina se ha convertido en planta invasora (Ghersa et al., 2002). En Chile no se ha asilvestrado, y solo se encuentran algunos pocos ejemplares en ciertos parques urbanos. *B. papyrifera* es la menos abundante y la más desconocida de las moráceas ornamentales de Chile, dado que no ha despertado el interés de los paisajistas locales y las principales fuentes no hacen referencia a esta especie, ni a su origen. Por ejemplo, Carlos Muñoz Pizarro en su *Sinopsis de la Flora Chilena*, menciona muy brevemente a *B. papyrifera* como árbol dioico presente únicamente en Isla de Pascua (Muñoz, 1966). Hoffmann (1998) tampoco hace referencia a esta especie en su libro sobre el arbolado urbano. La única información disponible es una referencia de Macaya (2004), quien indica que en Chile central aún existen ejemplares en los parques antiguos que rodean a las casonas de haciendas del siglo XIX; el mismo autor en una comunicación personal (de 2008 a AS), señala que existen ejemplares en el parque Arrieta, el parque de la antigua casa de los jesuitas en la localidad de Graneros (Región de O'Higgins) y que en el parque Quinta Normal existía un árbol añoso hasta hace algunos años. El herbario del Museo Nacional de Historia Natural tiene muestras que fueron coleccionadas a fines del siglo XIX en el antiguo *hortus botanicus* de la Quinta Normal de Agricultura de Santiago de

Chile. También se registra un ingreso en 1941 de un ejemplar en el herbario del museo de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacéuticas de la Universidad de Chile de la calle Balmaceda, en Santiago. Actualmente, nuestros registros dan cuenta que existen ejemplares solo en tres lugares del Gran Santiago: un poco más de una docena de árboles añosos en el antiguo parque Arrieta en Peñalolén, tres ejemplares jóvenes en el parque Inés de Suarez y otro árbol joven en el parque de la Quinta Normal (Figura 3).

Figura 1. Registro de “morera” en la literatura europea en el libro “Kräuterbuch” del botánico Adam Lonicer publicado el año 1580.

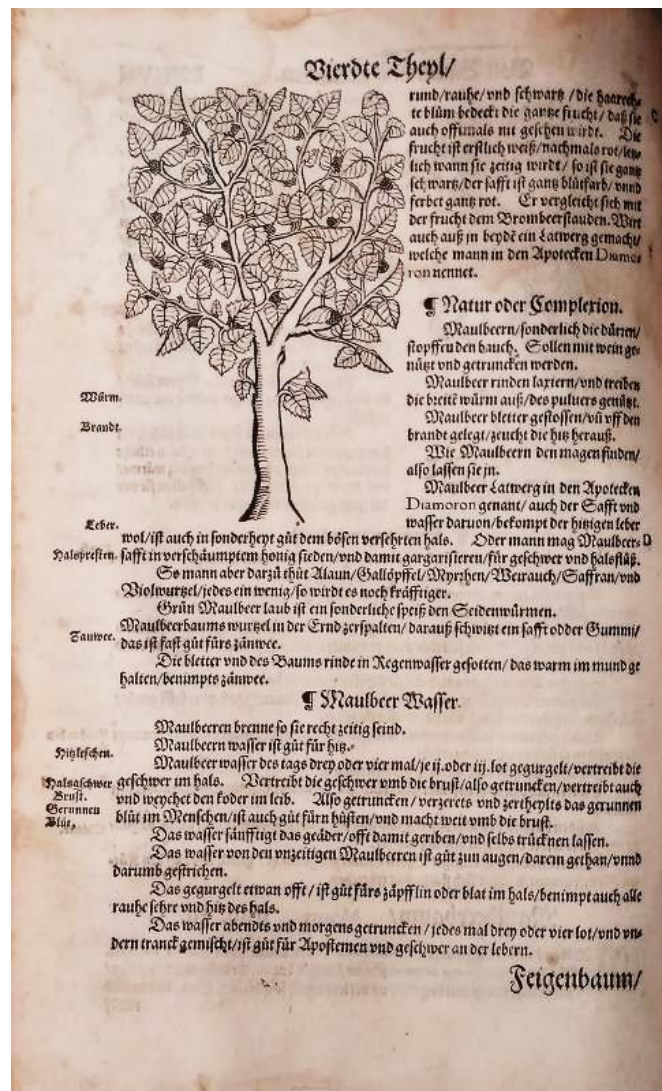
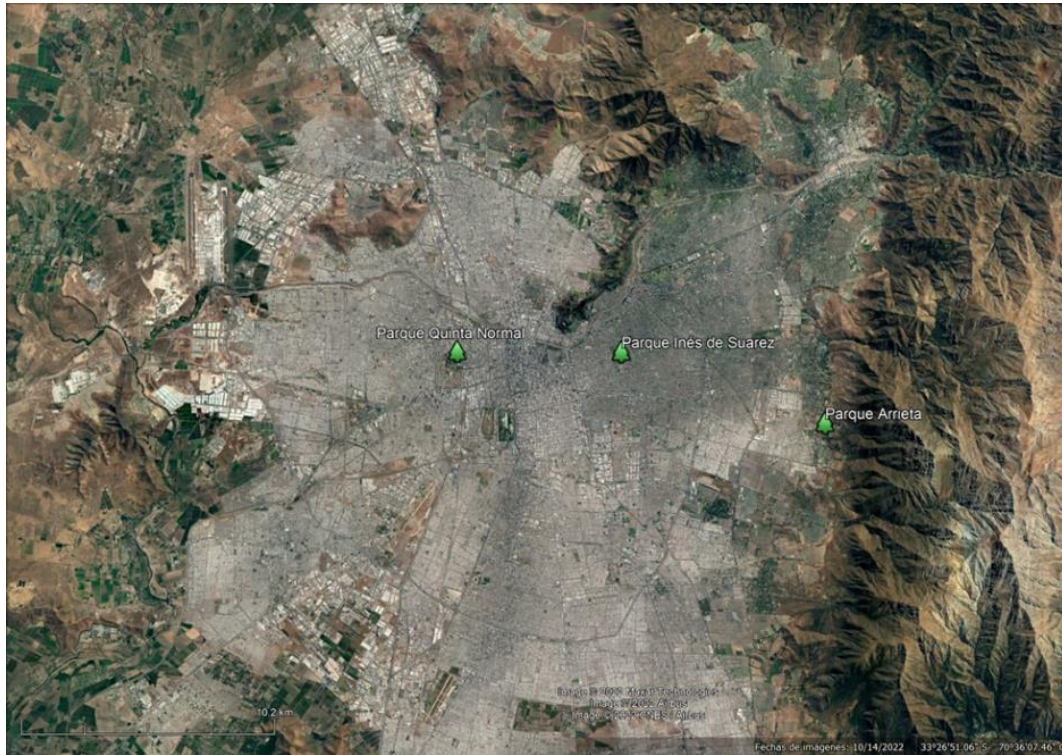


Figura 2. Grabado de E. Kaempfer de *B. papyrifera* como *Morus sativa*, *foliis urticae mortuae*, *cortice papyrifera*. Publicado en “*Amoenitatum Exoticarum politico-physico-mediciarum, fasciculi V, varie relationes, observationes & descriptiones Rerum Persicarum ulterioris Asiae ab auctore Engelberto Kaempfero, D.*” 1712, p. 472.



Figura 3. Ubicación de los ejemplares de *B. papyrifera* en Santiago de Chile. Mapa de la ciudad de Santiago de Chile con la localización de los parques que poseen ejemplares de morera de papel; los símbolos verdes indican la ubicación de los tres parques, de poniente a oriente, el parque de la Quinta Normal, el parque Inés de Suárez y el parque Arrieta. Imagen satelital de *Google Earth*.



El parque Arrieta se encuentra en los faldeos cordilleranos de la comuna de Peñalolén, actualmente declarado Monumento Histórico Nacional, fue parte de la hacienda de Peñalolén durante la Colonia. A comienzos de la República pasó a manos de Juan Egaña y de su hijo Mariano, ambos personajes de relevancia en el acontecer político y cultural nacional de la época. En la correspondencia desde Londres a su padre, Mariano Egaña menciona múltiples veces la propiedad de Peñalolén como “la casita” que habría sido el lugar de redacción de la Constitución de 1833, como ‘nuestro lugar de retiro, nuestro recreo, nuestro museo’ (Almeyda, 1948: 330) y para cuyo jardín detalla una lista de semillas enviadas (Almeyda, 1948: 276-278). A pesar de encargar múltiples especies exóticas, Mariano Egaña escribe que también propone usar “...maitén, maqui, peumo, boldo, canelo, alternados con arbustos como arrayán, romero, y aún molles, laureles y aromos... [para] poderse pasear en verano y en inviernos...” (Almeyda, 1948: 256). No hace mención de las moreras de papel, las que probablemente fueron plantadas en una época posterior. Como se observa en la figura 4A, los ejemplares de este parque son árboles maduros, pero no parecen tener más de un siglo de

edad. Todos son especímenes femeninos, como se evidencia por la profusión de flores producidas en primavera. Dada la característica de *B. papyrifera* de reproducirse fácilmente en forma vegetativa a partir de sus raíces, se observan renovales bajos en el sector asilvestrado y húmedo del parque Arrieta y en propiedades vecinas, e incluso en la vía pública. Todos estos terrenos formaban parte de la hacienda original.

El parque de la Quinta Normal, en el sector occidental de la ciudad, fue fundado por la Sociedad Nacional de Agricultura que en 1838 adquirió 134 ha para plantaciones experimentales, terreno que en la época quedaba fuera de los límites de la ciudad. Claudio Gay fue comisionado para plantar un jardín botánico e instalar un invernadero, introduciendo pinos, abetos, encinas, robles y moreras, entre otros (Hoffmann, 1998). Ese mismo año también se funda ahí la primera Escuela Práctica de Agricultura. Además de las clases teóricas y prácticas de agricultura, se trató igualmente de multiplicar especies de árboles y de otras plantas exóticas para su aclimatación en el país (Gay, 1862). Rodolfo Amando Philippi, quien llega a Chile en 1851, crea el jardín botánico dos años después en el parque de la Quinta Normal. Ese mismo año asume como director del Museo Nacional de Historia Natural, logrando que este sea trasladado a dicho parque en 1876 a un edificio construido para ese fin. Cabe hacer notar que tanto la estructura del museo como la del invernadero son una copia de las mismas edificaciones del Museo de Historia Natural y del invernadero de París, aunque a una escala mucho más reducida, reflejando fielmente las aspiraciones y el estilo afrancesado de la alta burguesía chilena de la época. La Figura 4B corresponde a la muestra de herbario del ejemplar de morera de papel de los tiempos de Philippi. El parque Inés de Suárez se encuentra en la comuna de Providencia y es de creación muy posterior (1966). Se trata de un terreno de alrededor de 5 ha perteneciente a Carabineros de Chile y al Regimiento de Comunicaciones. Los tres ejemplares que crecen en este parque son de sexo masculino y tienen alrededor de 10-20 años de edad (Figura 4C).

Figura 4. Ejemplares de *B. papyrifera* en Santiago de Chile. En el panel A) un árbol maduro del parque Arrieta, al centro (B) el ejemplar SG0005091 de 1882 del herbario del Museo Nacional de Historia Natural, y en el panel C) un árbol del parque Inés de Suárez.



El uso de herramientas genéticas para trazar la dispersión de las especies

Desde tiempos inmemoriales los seres humanos han actuado como agentes de dispersión de los animales y de las plantas, aunque solo hay evidencia de ello para un número reducido de especies de importancia económica. En ausencia de registros históricos, o en forma complementaria a ellos, es posible reconstruir la dispersión de organismos alrededor de mundo mediante las nuevas herramientas genéticas. En los últimos años se han usados estudios genético-poblacionales de organismos vivos para reconstruir la historia de la introducción a diferentes continentes de algunas especies asociadas al ser humano, como por ejemplo la dispersión del camote o batata (*Ipomoea batatas*, Convolvulaceae) desde la costa de Sudamérica (Perú-Ecuador) a Oceanía, Asia y Europa (Roullier et al., 2013) y del perro (*Canis familiaris*) a Nueva Zelanda (Greig et al., 2018), lo que indirectamente permite inferir antiguas interacciones económicas y culturales. En esta línea, utilizando marcadores moleculares tanto del genoma del núcleo como del plastidio (cloroplasto), ha sido posible trazar la ruta de introducción de *B. papyrifera* desde su hábitat nativo en Asia a Oceanía. De esta forma, el análisis de secuencias nucleares como *Internal Transcribed Sequences* o ITS y de microsátelites (Olivares et al., 2019), así como de secuencias de ADN de cloroplastos (Chang et al., 2015) han permitido aportar a la comprensión del complejo proceso de poblamiento de las islas del Pacífico. Además, utilizando muestras de herbario de la especie es posible

“retroceder en el tiempo” y así detectar eventuales diferencias entre poblaciones de 50, 100 o más años atrás y las poblaciones contemporáneas de diferentes localidades (Payacán et al., 2017). El objetivo de este trabajo es determinar el origen de los ejemplares de morera de papel que se cultivan actualmente en Chile. La premisa básica es que dada la importación masiva de especies exóticas ornamentales y de uso económico desde Europa para la agricultura, la silvicultura y para los parques de la oligarquía, los ejemplares referidos deben haber provenido de Europa. Si bien es conocida la procedencia original asiática de los ejemplares de *B. papyrifera* en Europa, aun no se ha reportado el parentesco genético de estos árboles entre sí. Para establecer el origen de los árboles que crecen en Santiago, es necesario determinar la estructura genética de las poblaciones de morera de papel en su hábitat original y en las posibles regiones desde donde fueron adquiridos. Dada la importancia del puerto de Valparaíso en el comercio de Chile con Europa y el Pacífico, los ejemplares en Santiago podrían provenir de diferentes introducciones y orígenes, no excluyentes entre sí: 1) importaciones desde Europa, 2) introducciones desde el Pacífico y 3) directamente desde Asia. Los resultados de este trabajo ponen en valor la historia de la introducción de la morera de papel a Europa y a Chile, develando la procedencia de esta especie en el contexto del arbolado urbano europeo y santiaguino.

MATERIALES Y MÉTODOS

Origen de las muestras

Se analizaron 266 muestras, de las que 237 se tomaron desde ejemplares contemporáneos (Tabla 1), y 29 desde carpetas de herbario (Tabla 2). De acuerdo con su procedencia, 83 de las muestras provenían de Asia, 88 de Europa, considerando contemporáneas y de herbario, 82 de Oceanía, incluyendo Rapa Nui y 13 de Sudamérica.

Las 83 muestras estudiadas de Asia son contemporáneas, y de ellas 77 son del hábitat nativo de la morera de papel, es decir de China, Vietnam y Taiwán, y seis provienen de otras regiones de Asia donde la morera de papel fue introducida en el pasado (Corea y Japón). Las 88 muestras contemporáneas que provienen de Europa fueron recolectadas mayoritariamente en España y Francia, y también, en Grecia e Italia. Finalmente se analizaron 66 muestras contemporáneas recolectadas en diversas islas de Oceanía tales como Fiji, Tonga, islas australes y Rapa Nui. Para el análisis de los ejemplares que crecen en Chile se recolectaron muestras contemporáneas en la ciudad de Santiago, correspondientes a siete del parque Arrieta, en la comuna de Peñalolén, tres del parque Inés de Suárez, en la comuna de Providencia y una del parque Quinta Normal, en la comuna homónima (Figura 4). Los especímenes de *B. papyrifera* del parque Arrieta son de sexo

femenino; a su vez, los del parque Inés de Suarez son de sexo masculino (BQUCH0436, BQUCH0437 y BQUCH0438). El único ejemplar de la Quinta Normal, un árbol de menos de 30 años, también es de sexo masculino (BQUCH0457).

En la Tabla 1 se resume el origen -país y localidades- de las 237 muestras contemporáneas. En la Tabla 2 se detalla el origen de las 29 muestras de herbario analizadas, las que fueron recolectadas entre 1882 y 2005, aunque la mayoría de ellas lo fueron en la primera mitad del siglo XX. Las muestras que provienen del herbario SGO (Museo Nacional de Historia Natural) corresponden a Santiago y Rapa Nui. El herbario MA, del Real Jardín Botánico de Madrid, aportó diferentes muestras de España, una de Francia, y ejemplares de Croacia y de Argentina. Del herbario VAL (Jardín Botánico de Valencia), se obtuvieron muestras de diversas localidades de España. Del *B. P. Bishop Museum* (BISH) de Hawái, se obtuvieron ejemplares de las islas Salomón, Rapa, Rurutu, Futuna y Niue (Oceanía). Finalmente, del herbario AK, del *Auckland Museum Herbarium*, se obtuvo una muestra de las islas Salomón. Para la obtención de las muestras de colecciones de herbarios se contó con todos los permisos otorgados por los respectivos curadores utilizando los canales institucionales.

Tabla 1 Resumen de las muestras contemporáneas de *Broussonetia papyrifera* analizadas.

Se indican el país, las ciudades, localidades o islas, recolectores y años de recolección.

País	Localidades	Número de muestras	Colectores	Años
Chile	Santiago	11	AS, DS	2008-2019
	Rapa Nui	62	AS, DS	2008-2012
China	Guandong	19	KFC	2013
	Ruyuan Yao County	4	KFC	2013
	Yunnan	30	KFC	2013
Taiwán	Taichung, Wulai y otras localidades	19	KFC, Kuen-Yi Ho	2008
Vietnam	Ba Vi Mountain	3	Peter Matthews	2012
	Mau Son Mountain	1	Peter Matthews	2012
	Thang Hen Lake	1	Peter Matthews	2012
Corea*	Arboretum National de Chevreloup, Francia	1	Roseline Grouard	2019
Japón	Kioto	5	Peter Matthews	2012
Grecia	Lesbos	1	AS	2016

España	Andalucía (Córdoba, Ronda, Sevilla)	10	AS	2019
	Barcelona	30	Martin Floor	2018
	Madrid	6	AS, DS	2015
	Mallorca	1	AS	2016
	Valencia	14	AS, DS	2015
Francia	Burdeos	1	BP	2018
	París	10	AS, Roseline Grouard	2019
Italia	Florenia	1	Margarita Préndez	2018
Tonga	Tongatapu	1	AS, DS	2008
	Vava'u	1	AS, DS	2013
Fiji	Viti-Levu	2	AS, Antonio Rivera	2013
Polinesia francesa	Islas Australes, Rapa	2	Jean Yves Meyer	2013, 2014

* Muestra colectada en el *Arboretum National* de Chevreloup, Francia, de un árbol proveniente del jardín botánico de Goteborg, Suecia. Está documentado que el origen de esta planta es el Mt. Miruk, Ullung Do, en Corea. En la columna de los colectores los nombres de los coautores se indican solo con sus respectivas iniciales.

Tabla 2. Muestras de herbario de *Broussonetia papyrifera*.

N°	Código	Institución	Código Interno	Procedencia	Localidad	Colector	Año
1	SG0005091	Museo Nacional de Historia Natural	BQUCH_HB0002	Chile	Quinta Normal	F. Phillipi	1882
2	SG0129525	Museo Nacional de Historia Natural	BQUCH_HB0001	Chile	Rapa Nui	F. Sudzuki	1971
3	SG0058300	Museo Nacional de Historia Natural	BQUCH_HB0003	Chile	Rapa Nui	F. Fuentes	1911
4	MA26583	Real Jardín Botánico de Madrid	BQUCH_HB0102	Croacia	no legible	L. Schlosser	siglo XIX
5	MA896345	Real Jardín Botánico de Madrid	BQUCH_HB0103	Argentina	Corrientes	F. J. Fernández Casas	1983

N°	Código	Institución	Código Interno	Procedencia	Localidad	Colector	Año
6	MA272318	Real Jardín Botánico de Madrid	BQUCH_HB0093	España	Real Jardín Botánico de Madrid	A. Barra	1978
7	MA345170-A	Real Jardín Botánico de Madrid	BQUCH_HB0094	España	Real Jardín Botánico de Madrid	M. Rodríguez López Neira	1907
8	MA345170-B	Real Jardín Botánico de Madrid	BQUCH_HB0095	España	Real Jardín Botánico de Madrid	M. Rodríguez López Neira	1907
9	MA272317	Real Jardín Botánico de Madrid	BQUCH_HB0096	España	Real Jardín Botánico de Madrid	A. Barra	1978
10	MA618461	Real Jardín Botánico de Madrid	BQUCH_HB0099	España	Cambrils (Tarragona)	E. Sobrino y M. Sanz	1998
11	MA26584	Real Jardín Botánico de Madrid	BQUCH_HB0100	España	Huerta del Duque (Logroño)	Zubir	1910
12	MA170112	Real Jardín Botánico de Madrid	BQUCH_HB0101	Francia	Carretera de Grasse a S. Tallier	G. Gauvelle	1963
13	VAL160973	Jardín Botánico de Valencia	BQUCH_HB0104	España	Cultivada en el Jardín Botánico de Valencia	Jardín Botánico de Valencia	2005
14	VAL122067	Jardín Botánico de Valencia	BQUCH_HB0105	España	Castellón, a orilla del río Sec	R. Roselló	1989
15	VAL179175	Jardín Botánico de Valencia	BQUCH_HB0106	España	Barcelona, carretera del Coll	P. Capells SJ.	1945
16	BISH161292	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0024	Polinesia francesa	Rurutu	J.F. Stokes	1921
17	BISH161294	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0026	Polinesia francesa	Rapa	J.F. Stokes	1921
18	BISH161296	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0027	Polinesia francesa	Rapa	J.F. Stokes	1921
19	BISH161297	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0028	Polinesia francesa	Rapa	A.M. Stokes	1921
20	BISH161300	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0029	Polinesia francesa	Rapa	A.M. Stokes	1921

N°	Código	Institución	Código Interno	Procedencia	Localidad	Colector	Año
21	BISH751636	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0033	Polinesia francesa	Rapa	F. Stokes	1921
22	BISH493902	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0035	Polinesia francesa	Rapa	J. Florence	1984
23	BISH416666	<i>Museo B. P. Bishop</i>	BQUCH_HB0082	Islas Salomón	Guadalcanal, Honiara	N.L.H. Krauss	1977
24	BISH505999	<i>Museo B. P. Bishop</i>	BQUCH_HB0089	Islas Salomón	Guadalcanal, Honiara	N.L.H. Krauss	1985
25	BISH161284	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0004	Chile	Rapa Nui	J.P. Chapin	1935
26	BISH36684	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0006	Wallis & Futuna	Ile de Horn (Futuna)	M Mackee	1968
27	BISH161275	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0007	Niue	Niue	T.G. Yunker	1940
28	BISH161285	<i>B. P. Bishop Museum</i>	BQUCH_HB0005	Chile	Rapa Nui	K. Skotsberg	1917
29	AK214298	<i>Auckland Museum</i>	BQUCH_HB00112	Islas Salomón	Guadalcanal, Honiara	R.O. Gardner	1993

Toma de muestra y extracción de ADN de muestras contemporáneas y de herbario

Para las muestras contemporáneas se escogieron hojas pequeñas, extendidas y sanas, las que fueron secadas en papel y guardadas en sobres de papel filtro con silicagel. Para la toma de muestras de herbario se escogieron trozos de hoja de no más de 1 cm², que no presentaran evidencia de infección por patógenos y que no fueran visibles, de modo de no alterar la disposición estética del herbario, según el protocolo publicado por Payacán et al. (2017). Para la extracción de ADN contemporáneo y de herbario se utilizó el sistema de extracción *E.Z.N.A Plant DNA DS Kit* (Omega Biotek), siguiendo el protocolo recomendado por el fabricante. Para las extracciones de ADN de muestras de herbario se utilizaron dos replicados y se guardó el tercer replicado como contra-muestra. Se utilizó un gabinete de acrílico dedicado exclusivamente al trabajo con ADN antiguo, el que se sometió a luz UV antes de trabajar en él. El tejido vegetal se fragmentó en mortero previamente esterilizado en autoclave hasta obtener un polvo, usando nitrógeno líquido (Olivares et al., 2019). Los ADN genómicos de muestras contemporáneas se guardaron a 4°C y los ADN genómicos de las muestras de herbario se almacenaron en el laboratorio acondicionado para el trabajo con material antiguo, también a 4°C.

Análisis genéticos

Los análisis genéticos se basaron en dos tipos de marcadores moleculares nucleares, ITS (*Internal Transcribed Sequences*) y microsatélites. Para el análisis de las secuencias ITS se siguió el protocolo descrito por González-Lorca et al. (2015).

Para el análisis de muestras contemporáneas y de herbario mediante microsatélites se escogieron las parejas de partidores Bropap 2214, Bropap 20558, Bropap 25444 y Bropap 26985 (Peñailillo et al., 2017). Para la amplificación se utilizó un partidor sentido al que se une por complementariedad un partidor universal de M13 marcado con un fluoróforo, de acuerdo con Schuelke (2000). Las secuencias de los partidores de microsatélites se describen en Peñailillo et al. (2017).

El medio de reacción consistió en 1,2 ng de ADN, 1x de amortiguador *Green GoTaq® Flexi Buffer*, 2,5 mM de MgCl₂, 0,2 mM de dNTPs, 0,04 μM de partidor sentido, 0,16 μM de partidor sentido M13 marcado, 0,16 μM de partidor antisentido y 0,05 U/μL de la enzima *GoTaq® Flexi DNA Polymerase* (Promega) en un volumen final de 20 μL. Como control negativo de amplificación se usó agua milliQ estéril. El programa de PCR constó de dos etapas, primero una desnaturalización inicial a 95°C durante 15 minutos, seguido de 30 ciclos de 95°C durante 30 segundos, 55°C durante 45 seg. y 72°C durante 45 seg. La segunda etapa consistió en 8 ciclos de 95°C durante 30 seg. 53°C durante 45 seg. 72°C durante 45 seg. y una extensión final de 72°C durante 30 min. Para verificar la presencia de amplificación, se realizaron electroforesis en geles de agarosa al 1,5% en amortiguador TBE 0,5X y se visualizaron los *amplicones* por tinción con *GelRed™ Nucleic Acid Gel Stain*.

Las reacciones de PCR del material de herbario se prepararon en un espacio acondicionado para el trabajo con material antiguo, separado del laboratorio en que se extrajo ADN y del laboratorio de ADN contemporáneo. Los reactivos de PCR y material de trabajo utilizados fueron de exclusiva dedicación para ADN antiguo.

Análisis de datos

Luego de amplificar la región ITS-1 de las diversas muestras, estas se secuenciaron en Macrogen Inc. (Seúl, Corea del Sur). Los electroferogramas se verificaron utilizando el software *BioEdit* 7.1.3.0 (Goldstein et al., 1995) y los polimorfismos se determinaron mediante el alineamiento de secuencias utilizando el algoritmo *Clustal W* (Thompson et al., 1994) del software *CLC Sequence Viewer*. Las secuencias ITS-1 obtenidas se analizaron utilizando la herramienta NCBI BLASTn (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov>) para evitar posibles errores de identificación (Payacán et al., 2017). En todas las secuencias ITS-1 de *B. papyrifera* se analizó el polimorfismo de un solo nucleótido (SNP) ubicado en la posición relativa 203 (Seelenfreund et al., 2011).

Las muestras amplificadas por microsatélites fueron analizadas mediante electroforesis capilar en el Servicio de Secuenciación de la Universidad Católica de Chile. Los electroferogramas se visualizaron y analizaron con *Peak Scanner v1.0 software* (Applied Biosystems). Los tamaños de todos los alelos para cada marcador utilizado se registraron en una página Excel para su posterior análisis.

Se construyó una red utilizando *EDENetworks* (Kivelä et al., 2015) para construir un árbol de mínima expansión o *Minimal Spanning Tree* (MST) basado en la matriz de genotipos y los diferentes sitios de muestreo. Un MST es la red mínima necesaria para conectar todos los genotipos recolectados en diferentes ubicaciones geográficas (localidades) del conjunto de los datos. Para este propósito, el programa une todos los sitios o nodos en forma gráfica y genera una red de conexiones -bordes- entre ellos. Cada borde se ponderó por pares de acuerdo con su genética. La matriz se construyó con 266 muestras, las que fueron clasificadas por localidad y generaron 33 puntos o nodos de muestreo. Para medir la distancia genética se calculó el F_{ST} (*Fixation Index*). El MST selecciona un subconjunto de aristas que conecta todos los nodos mientras se minimiza la distancia genética general. Se recalculó 1000 veces el diseño del MST para generar un árbol de *bootstrap* del 50%. La red resultante fue luego manipulada manualmente, sin cambiar el grado de conexión para lograr un mejor ajuste a la geografía.

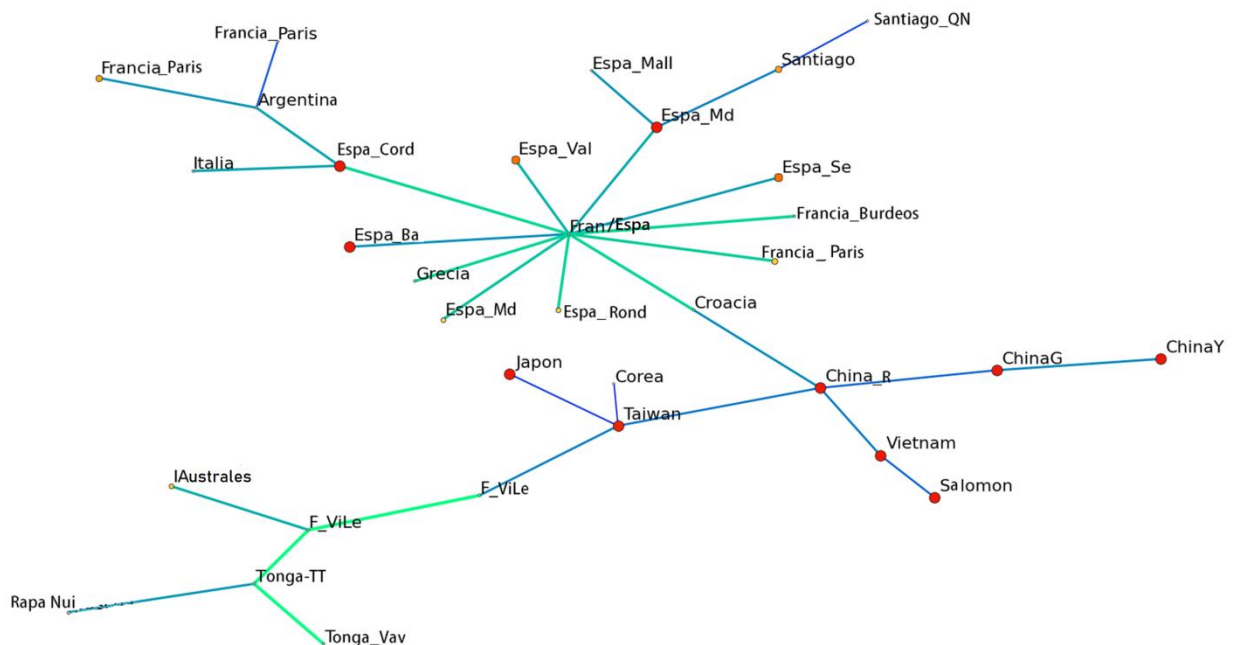
RESULTADOS

En las secuencias ITS obtenidas se estudió el sitio polimórfico en la posición relativa 203; de acuerdo con lo publicado (Seelenfreund et al. 2011; Payacán et al. 2017), los ejemplares provenientes de Asia presentan el nucleótido guanina (G), mientras que los provenientes de Oceanía presentan una citocina (C). Las muestras coleccionadas en Europa presentan el polimorfismo G, lo que es consistente con su proveniencia asiática. Los ejemplares de *B. papyrifera* de los parques de Santiago también presentan el nucleótido G en la posición polimórfica.

El estudio de los alelos obtenidos con los marcadores de los cuatro microsatélites mediante un Árbol de Mínima Expansión o MST (Figura 5), mostró que el genotipo que constituye la raíz de todas las demás muestras europeas corresponde a la muestra de Croacia, y a su vez al nodo que deriva de los ejemplares encontrados en China. Las muestras de China provienen de la región que es parte el hábitat nativo de *B. papyrifera* y que también es la región desde donde se originaron las plantas del este de Asia: Vietnam, Taiwán, Japón y Corea. Las muestras provenientes de Oceanía incluidas en el análisis exhiben un claro origen asiático, observándose una mayor proximidad genética entre las muestras de las islas Salomón y de Vietnam. Las muestras de Oceanía lejana,

ejemplificadas con aquellas de las islas Fiji, Tonga, las islas Australes y de Rapa Nui (Isla de Pascua) derivan genéticamente de Taiwán (Figura 5).

Figura 5. Red de conexiones genéticas (*Minimum Spanning Tree*) de *B. papyrifera* de Asia, Oceanía, Europa y Sudamérica. El nodo central de Europa corresponde al genotipo encontrado en dos muestras de Francia (Grasse y Paris) y en 37 muestras provenientes de España (Madrid, Barcelona, Valencia, Ronda y Sevilla). Los nodos de Asia y Oceanía son referenciales (ver Olivares et al., 2019). Los nodos de la red corresponden a los individuos de las localidades muestreadas y el tamaño de cada nodo representa el número de genotipos encontrados en dicha localidad. Los bordes o uniones (“edges”) entre nodos denotan las relaciones o interconexiones, por lo que los nodos con más líneas presentan mayor interconexión. La red define el camino más corto entre dos nodos, es decir aquel que requiere el menor número de conexiones (Kivelä et al., 2014), y por lo tanto representa las distancias genéticas. El color verde representa alto flujo y el azul menor flujo entre nodos.



En las 88 muestras de ejemplares procedentes de Europa se encontraron 30 genotipos, 22 de ellos en España, siete en Francia y uno particular en Croacia, Italia y Grecia, respectivamente. En términos generales, los genotipos encontrados en España y Francia no se distribuyen por localidades o países. De hecho, se constata que dos genotipos encontrados en Francia también se detectan en España. A su vez, uno de estos genotipos constituye el nodo central de la red en Europa. Este genotipo se encontró en 39 muestras, entre ellas una muestra de herbario coleccionada en 1963

cerca de la localidad de Grasse, en la región de los Alpes Marítimos en el sur de Francia, así como en muestras contemporáneas del *Jardín de Plantes* de París, y también de Madrid, Barcelona, Valencia, Sevilla y Ronda, en Andalucía. Desde este nodo derivan las muestras coleccionadas en Burdeos y otras muestras de París, así como también algunas muestras de España y la de Grecia. Las muestras de Francia se agrupan en cuatro nodos diferentes a partir del nodo central. Las restantes muestras de España forman siete nodos diferentes que derivan directamente del nodo central, existiendo heterogeneidad en cada localidad ibérica. Por ejemplo, entre las 30 muestras de Barcelona se detectan seis genotipos diferentes, al igual que entre las 14 muestras de Valencia que también presentan seis genotipos, los que no se repiten en otras localidades de España. En las muestras recolectadas en Santiago de Chile, incluido el ejemplar de herbario de 1882, se registraron seis genotipos diferentes, todos derivados de aquel que se encontró en uno de los ejemplares de Madrid (Nodo Espa_Md; BQUCH0495), el que también da origen a la muestra colectada en la isla de Mallorca. De las 73 muestras analizadas de ejemplares de morera de papel de España, esta fue la única en que el microsatélite Bropap 24555 presentó los alelos homocigotos de 178 pb. Estas variantes se encuentran también en la muestra de Mallorca y en siete de los ejemplares de Santiago. La muestra de herbario de Santiago de Chile corresponde al nodo derivado (indicado como Santiago_QN) y es el ejemplar que presenta mayor divergencia del nodo central de Europa de todas las muestras del viejo continente. Por otra parte, el genotipo encontrado en dos especímenes del jardín Botánico de Córdoba, España, constituye el origen del que deriva el genotipo del ejemplar proveniente de Florencia, Italia y también el del espécimen de Corrientes, Argentina (Figura 5).

DISCUSIÓN

El objetivo de este trabajo fue determinar el origen de los ejemplares de morera de papel que forman parte del arbolado urbano de Santiago. Los análisis genético-moleculares realizados permiten distinguir entre las tres alternativas planteadas, es decir definir si la especie fue importada desde Europa, introducida desde el Pacífico y/o introducida directamente desde Asia. Nuestros datos permiten afirmar que todos los ejemplares fueron introducidos desde Europa y descartar en forma categórica una introducción directa desde Asia o desde Oceanía de los árboles de morera de papel presentes actualmente en los parques de Santiago, y también del ejemplar depositado en el herbario del Museo Nacional de Historia Natural.

Dado este resultado, es de interés describir someramente la historia del arbolado urbano de Santiago, el cual se comenzó a diseñar recién a partir de mediados del siglo XIX (Hoffmann, 1998). En consonancia con los gustos y conceptos de belleza de la oligarquía santiaguina, se buscó imitar

los parques franceses de fines de ese siglo, por lo que se privilegiaron especies exóticas consideradas “europeas” por sobre la naturaleza local, con un propósito imitativo y posiblemente “civilizatorio”. Por esta razón, el arbolado urbano de la ciudad de Santiago hasta nuestros días está constituido principalmente por especies exóticas, pues los censos de los años 2002 y 2014 demuestran que el 96 y 92%, respectivamente, aún corresponden a especies introducidas (Hernández & Villaseñor, 2018). Entre las especies introducidas más frecuentes se incluyen *Platanus x hispanica*, *Liquidambar styraciflua*, *Robinia pseudoacacia* y *Acer negundo*. Con esta visión europeizante, durante la segunda mitad del siglo XIX y bajo la atenta mirada del intendente Benjamín Vicuña Mackenna y del magnate José Cousiño, se contrataron diversos paisajistas franceses que diseñaron el parque del cerro Santa Lucía, el parque Forestal y el parque Cousiño (hoy parque O’Higgins), este último intentando recrear el *Bois de Boulogne* de París (Hoffmann, 1998).

¿Por qué se consideró la posibilidad de una importación directa de *B. papyrifera* desde Oceanía, específicamente desde Rapa Nui? Desde su llegada a Chile y hasta fines del siglo XIX, R.A. Philippi junto a su hijo Federico llevaron a cabo más de 40 expediciones científicas, en las que describieron la naturaleza de buena parte del país y recolectaron miles de especímenes, siendo hasta el día de hoy los principales descriptores de la flora chilena (Muñoz-Schick, 2017). Aunque nunca visitó Rapa Nui, R.A. Philippi encargó especímenes de todo tipo al capitán de fragata, I. L. Gana, quien viajó a bordo de la corbeta O’Higgins a Isla de Pascua (Rapa Nui) en 1870. Posteriormente, el mismo Philippi publicó un informe (1873) basándose en las observaciones de Gana y de otros. Luego de nombrar las expediciones europeas previas que llegaron a la isla y hacer una reseña de su topografía y clima, describe la flora y fauna encontrada, indicando que ‘No hai ningun árbol en la isla, i solo tres arbustos’ (Philippi, 1873, pág. 15). Luego de nombrar el toromiro continúa:

“El segundo arbusto es, según el señor Gana, el *borahú*, la célebre *Broussonetia (Morus) papyrifera*, que se cría en el Japón i todas las islas de la Polinesia, i cuya corteza interior suministra sin mucha preparación tejidos, o más bien, jéneros parecido a papel” (Philippi, 1873, pág. 16).

En seguida relata:

“El tercer arbusto es, según el señor Gana, “el *ma-hute*, dicotiledóneo que se seca todos los años i retoña en primavera. De él se saca una felpa filamentosa más firme que la que se obtiene del algodón, con la que los naturales tejen unas mantas blancas bastante hermosas i abrigadoras. Las mujeres se cubren con ellas, que hacen su único vestuario, i les dan un aspecto de agradable limpieza. Con la introducción de telas europeas en la isla, el cultivo del

mahute empieza a descuidarse”. El mahute es talvez el *Hibiscus populneus*, esparcido en las islas de la Sociedad, así como en las Filipinas etc...” (Philippi, 1873, pág. 16).

El comandante Gana publicó su propia descripción de la flora isleña, indicando la presencia de “mahute”, una dicotiledónea tipo *papyrus* de la que se obtiene una “felpa filamentosa”, de las que transporta “con las mayores precauciones algunas matas y dos tejidos de este nuevo *papyrus* a disposición del gobierno” (Gana, 1870, p. 377). Es de suponer que estas plantas o “matas” se cultivaron en el *hortus botanicus* de la Quinta Normal y por lo tanto era probable que de ellas se tomara una muestra para la carpeta depositada en el herbario del museo Nacional de Historia Natural.

Actualmente el nombre polinésico de *B. papyrifera* en Rapa Nui es *mahute* y, tal como indica Gana, se utiliza para la confección de textiles. El hibisco, en tanto, se denomina “*purau*”, lo que seguramente dio pie a la confusión de Philippi con el término de “*borahú*”, mencionado también por el mismo Gana.

Dado que el herbario del MNHN de Santiago guarda un ejemplar de *B. papyrifera* recolectado en 1882 por el propio Philippi, surgía la posibilidad de que este espécimen, así como el árbol maduro que se encontraba en la Quinta Normal en las cercanías del edificio de museo, fueran de origen polinésico. Los resultados del análisis de la secuencia ITS permiten concluir sin ambigüedad que los ejemplares de *B. papyrifera* actualmente en Santiago no son de origen polinésico, incluyendo al espécimen de herbario depositado por Philippi. El polimorfismo descrito por nuestro grupo en la secuencia ITS permite diferenciar entre las poblaciones de morera de papel de Asia y de Polinesia. Este mismo análisis genético indica que todas las muestras europeas tienen un origen asiático, concordante con los registros históricos.

Estos resultados se complementan con los obtenidos mediante el análisis de los microsátélites, que también indica un origen europeo de los árboles de Santiago. El análisis mediante MST muestra una red que además permite trazar el origen de los ejemplares europeos, los que provienen de China. El espécimen de Croacia ocupa una posición intermedia entre uno de los ejemplares de China y los demás ejemplares europeos, sugiriendo una ruta de este a oeste, por cierto, esperable. En la red MST se observa un nodo central de ejemplares que se ubican actualmente en el sur de Francia, en París y en diversas localidades de España, de las que derivan los demás genotipos de Francia y de España, y de Grecia e Italia. El valor de este tipo de análisis es que permite una resolución mayor que el análisis de las secuencias de ITS y relacionar las variantes genéticas con su distribución geográfica. Los resultados obtenidos en este trabajo a grandes rasgos son consistentes con una introducción inicial de China a la cuenca mediterránea, y desde España a Chile. La red MST sugiere además que las muestras europeas analizadas en este trabajo habrían derivado de un solo genotipo

asiático, aunque sin un muestreo más exhaustivo que represente la diversidad genética de esta especie en Europa, es difícil inferir que todas las plantas actualmente presentes en ese continente provienen de una sola región de China o de un solo evento de introducción.

El análisis de los ejemplares chilenos actuales de morera de papel de los parques de Santiago permite concluir que derivan directamente de un genotipo de *B. papyrifera* encontrado en Madrid, España. Esto también es válido para el ejemplar depositado en el herbario del Museo Nacional de Historia Natural (SGO) por R.A. Philippi en 1882. Este ejemplar, a su vez, presenta variantes en sus alelos con respecto a los árboles que se encuentran actualmente en los tres parques de Santiago, sin embargo, su procedencia también es del mismo genotipo encontrado en Madrid, España. A pesar de constituir un solo nodo, es interesante constatar que se detecta cierta heterogeneidad genética entre los especímenes contemporáneos de Santiago. El ejemplar de herbario del Museo Nacional de Historia Natural (SGO) depositado por R.A. Philippi, presenta un genotipo diferente y de mayor divergencia, aunque claramente derivado de un mismo origen. Por otra parte, el único espécimen de morera de papel de otro país de Sudamérica, un ejemplar de Corrientes, Argentina, deriva de un genotipo encontrado en la ciudad de Córdoba, en Andalucía, España.

Finalmente, dado que la morera de papel es una especie poco conocida en nuestro medio, deseamos advertir que la presencia de ejemplares masculinos (en los parques Inés de Suárez y Quinta Normal) tiene ciertas implicancias poco recomendables: el polen producido de esta especie es considerado un aeroalérgeno, por lo que puede generar rinitis y asma, particularmente en climas secos (Qazi et al., 2019) como el de Santiago. Por otra parte, aunque en diversas ciudades de España se utiliza la morera de papel como árbol ornamental, es necesario mantener un control de los ejemplares debido a que es muy proclive a propagarse naturalmente en forma vegetativa por “chupones” de las raíces (Matthews, 1996). La distancia entre los parques Arrieta, Inés de Suárez y Quinta Normal (más de 5 km entre cada parque) evitará la reproducción sexual no controlada de la especie. A pesar de que podría resultar útil para remediar suelos degradados y es una especie resistente a una variedad de climas, su carácter invasivo constituye un riesgo (Barker, 2002). Por estos motivos consideramos que no es recomendable el uso de esta especie a mayor escala en el arbolado urbano.

En resumen, los análisis permitieron dilucidar el origen de los especímenes encontrados en Santiago distinguiendo entre las distintas alternativas presentadas en los objetivos. Se concluye que la procedencia de los ejemplares de morera de papel en los tres parques de Santiago de Chile corresponde a Europa, específicamente a un genotipo encontrado en un ejemplar contemporáneo del Real Jardín Botánico de Madrid, España y que a su vez deriva de un genotipo de *B. papyrifera* encontrado tanto en Francia como en España. Adicionalmente, reconocemos al menos dos

introducciones de *B. papyrifera* en nuestro país, una del siglo XIX en que se introdujeron plantas femeninas y otra de fines del siglo XX o inicios del siglo actual de plantas masculinas.

AGRADECIMIENTOS

Nuestros agradecimientos a Leopoldo Medina, Jefe de Herbario y a Ramón Morales, Conservador de Plantas Vasculares, del Herbario del Real Jardín Botánico, Madrid, España; a Jesús Riera Vicent, Conservador del Herbario y Javier Fabado becario del Jardí Botànic de la Universitat de València, Valencia, España; a Roseline Grouard del Museo Nacional de Historia Natural, Paris, Francia, y a Inés Meza y Gloria Rojas, curadoras de la sección de Botánica del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), Santiago, Chile. Agradecemos a Claudia Contreras y a su familia que nos dieron acceso a los árboles de Peñalolén. Agradecemos también a Martin Floor por coleccionar muestras de morera de papel en Barcelona, España, a Kuen-Yi Ho quien nos hizo llegar muestras de Taiwán y a Peter Matthews quien envió las muestras de Japón y Vietnam. Asimismo, nuestros agradecimientos a Jean Ives Meyer quien contribuyó las muestras contemporáneas de Rapa (Islas Australes) y a Margarita Préndez por contribuir con la muestra de Florencia, Italia. Este trabajo contó con el financiamiento de los proyectos Fondecyt 1120175 y 1180052 de CONICYT, gobierno de Chile.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEYDA, A. 1948. Cartas de don Mariano Egaña a su padre 1824-1829. Introducción de Aniceto Almeyda, Biblioteca Nacional de Chile, Santiago de Chile
<http://www.memoriachilena.gob.cl/602/w3-article-62894.html>
- BARKER, C. 2002. Plate 432. *Broussonetia papyrifera*. Curtis's Bot. Mag. 19: 8-18.
<https://doi.org/10.1111/1467-8748.00324>.
- CHANG, C.-S., H.-L. LIU, X. MONCADA, A. SEELNFREUND, D. SEELNFREUND & K.-F. CHUNG. 2015. A holistic picture of Austronesian migrations revealed by phylogeography of Pacific paper mulberry. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 112: 13537-13542.
 DOI:10.1073/pnas.1503205112.
- CHEN Q., L. YU, W. CHAO, J. XIANG, X. YANG, J. YE, X. LIAO, X. ZHOU, S. RAO, S. CHENG, X. CONG, B. XIAO & F. XU. 2022. Comparative physiological and transcriptome analysis reveals the potential mechanism of selenium accumulation and tolerance to selenate toxicity of *Broussonetia papyrifera*. Tree Physiology, tpac095. https://doi.org/10.1093/treephys/tpac095_

- CHUNG, K.-F., W.-H. KUO, Y.-H. HSU, Y.-H. LI, R. RIVERA RUBITE & W.-B. XU. 2017. Molecular recircumscription of *Broussonetia* (Moraceae) and the identity and taxonomic status of *B. kaempferi* var. *australis*. Bot. Stud. 58: 11. DOI 10.1186/s40529-017-0165-y.
- GREIG, K., A. GOSLING, C.J. COLLINS, J. BOOCOCK, K. MCDONALD, D.J. ADDISON, M.S. ALLEN, B. DAVID, M. GIBBS, C.F.W. HIGHAM, F. LIU, I.J. MCNIVEN, S. O'CONNOR, C.H. TSANG, R. WALTER & E. MATISOO-SMITH. 2018. Complex history of dog (*Canis familiaris*) origins and translocations in the Pacific revealed by ancient mitogenomes. Sci. Rep. 8: 9130. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27363-8>.
- EWINS, R. 1991. Bark cloth culture and the invention of paper-making. 10th Annual of the Friends of the Dard Hunter Paper Museum in Grant's Pass, Oregon, EEUU. 7 pp. <http://www.justpacific.org/pacific/papers/barkcloth~paper.pdf>.
- GANÁ, I. 1870. Revista de Marina, tomo I, N° 4, 1885, págs. 369-384. Reproducido de la Memoria de Marina de 1870.
- GAY, C. 1862. Historia Física y Política de Chile según documentos adquiridos en esta República durante doce años de residencia en ella i publicada bajo los auspicios del Supremo Gobierno. Tomo I. Agricultura, pág. 33. <http://www.memoriachilena.gob.cl/602/w3-article-7878.html>.
- GHERSA, C.M., E. DE LA FUENTE, S. SUAREZ & R.J.C. LEON. 2002. Woody species in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. Agriculture, Ecosystems and Environment 88: 271-278.
- GOLDSTEIN, D.B., A.R. LINARES, L.L. CAVALLI-SFORZA & M.W. FELDMAN. 1995. An evaluation of genetic distances for use with microsatellite loci. Genetics 139: 463-471. DOI: 10.1093/genetics/139.1.463.
- GONZÁLEZ-LORCA, J., A. RIVERA-HUTINEL, X. MONCADA, S. LOBOS, D. SEELLENFREUND & A. SEELLENFREUND. 2015. Ancient and modern introduction of *Broussonetia papyrifera* ([L.] Vent.; Moraceae) into the Pacific: Genetic, geographical and historical evidence. New Zealand J. Bot. 53: 75-89. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2015.1010546>.
- HERNÁNDEZ, H.J. & N.R. VILLASEÑOR. 2018. Twelve-year change in tree diversity and spatial segregation in the Mediterranean city of Santiago, Chile. Urban Forestry & Urban Greening 29: 10-18. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2017.10.017>.
- HOFFMANN, A.E. 1998. El árbol urbano en Chile 3a ed. (Fundación Claudio Gay). 253 pp. <https://123docz.net/document/5498112-el-arbol-urbano-en-chile-3a-ed-a-hoffmann-fundacion-claudio-gay-1998.htm>.
- KIVELÄ, M., S. ARNAUD-HAOND & J. SARAMÄKI. 2015. EDENetworks: a user-friendly software to build and analyse networks in biogeography, ecology and population genetics. Molec.

Ecol. Res. 15(1): 117-22.

DOI: 10.1111/1755-0998.12290.

LONICERES, A. 1580. Kräuterbuch, Strassburg, ca 1580. Consultado en el Museo de Química y Farmacia César Leyton Caravagno, Santiago de Chile, 5 de Julio de 2018. 750 pp.

<https://libros.uchile.cl/index.php/sisib/catalog/book/1076>.

MACAYA, J. 2004. Las Moraceae cultivadas en Chile. Chloris Chilensis: Año 7. N° 2.

URL: <http://www.chlorischile.cl>.

MALANIK, M., J. TREML, V. LELÁKOVÁ, D. NYKODÝMOVÁ, M. ORAVEC, J. MAREK & K. ŠMEJKAL. 2020. Anti-inflammatory and antioxidant properties of chemical constituents of *Broussonetia papyrifera*. Bioorg. Chem. 104: 104298.

<https://doi.org/10.1016/j.bioorg.2020.104298>.

MATTHEWS, P.J. 1996. Ethnobotany, and the origins of *Broussonetia papyrifera* in Polynesia: an essay on tapa prehistory. En: Davidson, J.M., Irwin, G., Leach, B.F., Pawley, A. & Brown, D. (eds.) Oceanic culture history: essays in honour of Roger Green. New Zealand Journal of Archaeology Special Publication, Dunedin, págs. 117-132.

MUÑOZ, C. 1966. Sinopsis de la flora chilena. Ediciones de la Universidad de Chile, pág. 184.

MUÑOZ-SCHICK, M. 2017. Importancia de los Philippi en el desarrollo de la Botánica chilena. En: Rudolph Amandus Philippi. El orden prodigioso del mundo Natural, 2ª edición. Colección Patrimonio Institucional, Ediciones Universidad Austral de Chile: pp.163-175.

OLIVARES, G., B. PEÑA-AHUMADA, J. PEÑAILILLO, C. PAYACÁN, X. MONCADA, M. SALDARRIAGA-CÓRDOBA, E. MATISOO-SMITH, K.-F. CHUNG, D. SEELENFREUND & A. SEELENFREUND. 2019. Human mediated translocation of Pacific paper mulberry [*Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent. (Moraceae)]: evidence of dispersal routes in Remote Oceania. PlosOne 14(6): e0217107. DOI: 10.1371/journal.pone.0217107.

PAYACÁN, C., X. MONCADA, G. ROJAS, A. CLARKE, K.-F. CHUNG, R. ALLABY, D. SEELENFREUND & A. SEELENFREUND. 2017. Molecular characterization of herbarium specimens of paper mulberry ((*Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent. (Moraceae)) reveals genetic diversity across the Pacific. Ann. Bot. 120 (3): 387-404. (ISI: 4.041). DOI: 10.1093/aob/mcx062.

PENG, X., H. LIU, P. CHEN, F. TANG, Y. HU, F. WANG, Z. PI, M. ZHAO, N. CHEN, H. CHEN, X. ZHANG, X. YAN, M. LIU, X. FU, G. ZHAO, P. YAO, L. WANG, H. DAI, X. LI, W. XIONG, W. XU, H. ZHENG, H. YU & S. SHEN. 2019. A Chromosome-Scale Genome Assembly of Paper Mulberry (*Broussonetia papyrifera*) Provides New Insights into Its Forage and Papermaking Usage. Molec. Plant. 12: 661-677. DOI: 10.1016/j.molp.2019.01.021.

- PEÑAILILLO, J., W.-S. KUO, G. OLIVARES, G. SILVA-POBLETE, B. PEÑA-AHUMADA, S. MUÑOZ, X. MONCADA, K.F. CHUNG, D. SEELENFREUND & A. SEELENFREUND. 2017. Characterization of microsatellites for *Broussonetia papyrifera* (Moraceae). Appl. Plant Sci. 5(8): 1700044. <https://doi.org/10.3732/apps.1700044>.
- PHILIPPI, R.A. 1873. La Isla de Pascua i sus habitantes. Santiago de Chile, Imprenta Nacional, Calle de la Moneda N° 46. 71 pp. (15-16).
- QAZI, S., J. IQBAL & J.A. KHAN. 2019. Assessment of the health impact of paper mulberry (*Broussonetia papyrifera* L.), an invasive plant species in Islamabad, Pakistan. Geospatial Health 14(2). DOI:10.4081/gh.2019.727.
- ROULLIER, C., L. BENOIT, D.B. MCKEY & V. LEBOT. 2013. Historical collections reveal patterns of diffusion of sweet potato in Oceania obscured by modern plant movements and recombination. Proc. Natl. Acad. Sci. 110: 2205-2210. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211049110> P.
- SEELENFREUND, D., A.C. CLARKE, N. OYANEDEL, R. PIÑA, S. LOBOS, E. MATISOO-SMITH & A. SEELENFREUND. 2010. Paper mulberry (*Broussonetia papyrifera*) as a commensal model for human mobility in Oceania: anthropological, botanical and genetic considerations. New Zealand J. Bot. 48:231-247. DOI:10.1080/0028825X.2010.520323.
- SEELENFREUND, D., R. PIÑA, K.-Y. HO, S. LOBOS, X. MONCADA & A. SEELENFREUND. 2011. Molecular analysis of *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent. (Magnoliophyta: Urticales) from the Pacific, based on ribosomal sequences of nuclear DNA. New Zealand J. Bot. 49(3): 413-420. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2011.579135>.
- SCHUELKE, M. 2000. An economic method for the fluorescent labelling of PCR fragments. Nature Biotechnol. 18: 233-234. DOI: 10.1038/72708.
- THOMPSON, J., D.G. HIGGINS & T.J. GIBSON. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix. Nucl. Ac. Res. 22: 4673-4680. <https://doi.org/10.1093/nar/22.22.4673> P.
- XU, Z., M. DONG, X. PENG, W. KU, Y. ZHAO & G. YANG. 2019. New insight into the molecular basis of cadmium stress responses of wild paper mulberry plant by transcriptome analysis. Ecotoxicol. Environ. Safety 171: 301-312. DOI:10.1016/j.ecoenv.2018.12.084.
- ZANIER, C. 2022. The migration of silk production from China to Europe and its subsequent developments. En: Textiles and clothing along the silk routes. Págs. 297-308. China National Silk Museum, Unesco.

ZENG P., Z. GUO, X. XIAO, H. ZHOU, J. GU & B. LIAO. 2022. Tolerance capacities of *Broussonetia papyrifera* to heavy metal(loid)s and its phytoremediation potential of the contaminated soil. *International Journal of Phytoremediation* 24(6): 580-589.

DOI: 10.1080/15226514.2021.1958746.

ZEREGA, N.J.C., W.L. CLEMENT, S.L. DATWYLER & G.D. WEIBLEN. 2005. Biogeography and divergence times in the mulberry family. (Moraceae) *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 402-416. DOI: 10.1016/j.ympev.2005.07.004.

Citar este artículo como:

Peña-Ahumada, B., M. Saldarriaga-Córdoba, K. F. Chung, D. Seelenfreund, A. Seelenfreund. 2022. Trazando el origen de la morera de papel, *Broussonetia papyrifera* (L.) L' Her. ex Vent.

(Moraceae)] desde Asia hasta los parques urbanos de Santiago de Chile.

Chloris Chilensis, Año 25, N° 2: 77-102. URL: <http://www.chlorischile.cl>
