

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN



Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

**DINÁMICA DEL NICHU CLIMÁTICO EN EL ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE
HAPLOPAPPUS CASS. (ASTEREAE, ASTERACEAE), UN ARBUSTO
ENDÉMICO DE LOS ANDES EXTRATROPICALES DE SUDAMÉRICA.**

Tesis entregada a la Universidad de Concepción en cumplimiento parcial de los
requisitos para optar al grado académico de:

Doctor en Sistemática y Biodiversidad

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Por

MARCELO RICARDO ROSAS CERDA

Profesor Guía: Dr. Pablo C. Guerrero

Profesor Co-Guía: Dr. Ricardo A. Segovia

CONCEPCIÓN, CHILE

Enero 2024

ÍNDICE DE CONTENIDOS

LISTA DE TABLAS	6
LISTA DE FIGURAS	6
LISTA DE ANEXOS	7
RESUMEN	8
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	11
1.1 ANTECEDENTES	11
1.2 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	17
CAPÍTULO 2. DINÁMICA DEL NICHU CLIMÁTICO DE UN LINAJE ASTEREA E Y LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DE <i>HAPLOPAPPUS</i> LUEGO DE UNA DISPERSIÓN ANFITROPICAL A LARGA DISTANCIA	19
2.1 RESUMEN	19
2.2. INTRODUCCIÓN	20
2.3. MATERIALES Y MÉTODOS	22
2.3.1. Identificación de los linajes hermanos de <i>Haplopappus</i>	22
2.3.2. Dinámica del nicho climático	24
2.3.3. Estructura de riqueza y variables explicativas	26
2.4 RESULTADOS	29
2.4.1. Identificación de linajes hermanos	29
2.4.2. Comparación de nicho climático	30
2.4.3. Estructura de la riqueza y variables explicativas	35
2.5 DISCUSIÓN	38
CAPÍTULO 3. INFERENCIA FILOGENÉTICA PARA LA SISTEMÁTICA Y AXONOMÍA DEL GÉNERO <i>HAPLOPAPPUS</i> (ASTEREA E, ASTERACEAE)	45
3.1 RESUMEN	45
3.2 INTRODUCCIÓN	46
3.3 METODOLOGÍA	49
3.3.1 Especies actuales y muestreo de taxa	49

3.3.2 Extracción de ADN, amplificación y obtención de SNPs	51
3.3.3 Análisis Filogenético	52
3.4 RESULTADOS	53
3.5 DISCUSIÓN	58
3.5.1 Propuestas taxonómicas derivadas del análisis filogenético	60
3.6 CONCLUSIONES	80
CAPÍTULO 4. DIVERSIFICACIÓN DE <i>HAPLOPAPPUS</i> Y MECANISMOS QUE LA PROMOVIERON	82
4.1 RESUMEN	82
4.2 INTRODUCCIÓN	83
4.3 METODOS	89
4.3.1 Datación de la filogenia	90
4.3.2 Obtención de los datos del nicho climático	90
4.3.3 Selección de variables del nicho climático	91
4.3.4 Análisis de la evolución de las variables del nicho	92
4.3.5 Análisis de áreas ancestrales	95
4.4 RESULTADOS	97
4.4.1 Datación de la filogenia	97
4.4.2 Datos del nicho climático	99
4.4.3 Selección de variables del nicho climático	101
4.4.4 Análisis de la evolución de las variables del nicho	105
4.4.5 Análisis de áreas ancestrales	126
4.5 DISCUSIÓN	128
CAPÍTULO 5. DISCUSION GENERAL	136
6. REFERENCIAS	139

*el desierto de
Atacama, inmenso, tendido frente a los Andes
mirándolo*

Raúl Zurita

A

Chantal

Alberto

Beatriz

Agradecimientos

Este trabajo de tesis se llevó a cabo gracias a los proyectos financiados por FONDECYT 1211441 y el proyecto IEB ANID PIA/BASAL FB210006. Además, se agradece el Programa de Becas del Sistema de Postgrado de la Universidad de Concepción, quienes financiaron, en parte, el costo de arancel.

A la Dra. Lieselotte Klingenberg autora de la monografía del género *Haplopappus*, uno de los cimientos donde se apoya esta tesis, a la Dra. Abigail Moore (University of Oklahoma) que gentilmente compartió datos de sus investigaciones, a la Dra. Vicky Funk (Rip) por su temprano apoyo a esta tesis y co-guía en su momento.

A mi familia, su apoyo y comprensión han sido tremendos.

Al Dr. Pablo Guerrero, tutor, colega y amigo, quien me animó en el camino del doctorado, al Profesor Clodomiro Marticorena, tutor en mi Magister y quien me inicio en la botánica y la clasificación.

A mis profesores Dr. Enrique Rodríguez, Dr. Cristian Hernández por iluminar mi modo de conocer.

A mis colegas Dra. Heidy Villalobos, Geógrafa Javiera De la Peña, a los botánicos John Watson, Sebastián Teillier, la botánica Anita Flores por su atención a mis consultas.

A mis colegas Dr. Sergio Silva, Lic. Alejandro Landero y Dr. Ricardo Segovia por su apoyo en momentos oportunos.

A mis compañeros de estudios Tania Coronado, Beatriz Vergara, Kateryn Pino, Alexander Pari, Margarita Ruiz de Gamboa por su amistad, ayuda, consejos.

A Dra. Gloria Rojas del herbario SGO, Alicia Marticorena, Rosa Montero y Sonia Maldonado del herbario CONC quienes me proporcionaron acceso al herbario, a Mg. Eliana Belmonte y Diego Penneckamp por su apoyo en la recolección de ejemplares.

A quienes participaron en el trabajo de campo, Ignacio Diaz, Roman Claveria, Jorge Macaya, Felipe Orrego, Cristian Geisse.

A los funcionarios de CONAF, SAG quien me permitieron acceso a Parques Nacionales y a zonas restringidas.

LISTA DE TABLAS

Capítulo 2

Tabla 1 Estadística de alineaciones de secuencias	30
Tabla 2 parámetros de variables modelo (SAR)	37

Capítulo 3

Tabla 3 Propuesta taxonómica infragenérica	63
--------------------------------------------	----

Capítulo 4

Tabla 4. Señal filogenética para las cinco variables	106
Tabla 5. Estadística de análisis de cambio de tasa	115

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1. (a) Filogenia molecular de los géneros de la Tribu Astereae (b) Nicho y presencias en Norteamérica. (c) Nicho y presencias en Sudamérica.	32
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 2. Análisis de componentes principales (ACP) de nichos superpuestos y curva de riqueza latitudinal	34
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 3 Distribución espacial de la riqueza de especies de <i>Haplopappus</i> en Sudamérica en una grilla Análisis Bayesiano de Endemismo	36
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Capítulo 3

Figura 4 Cladograma filogenético molecular de <i>Haplopappus</i> basado en 21.921 SNPs para 77 taxones	55
--------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 5 Especies de <i>Haplopappus</i> una por cada propuesta de serie	62
-------------------------------------------------------------------------	----

Capítulo 4

Figura 6 Filogenia datada de <i>Haplopappus</i> y grupo externo	98
-----------------------------------------------------------------	----

Figura 7 Filogenia de especies de <i>Haplopappus</i> rangos	99
-------------------------------------------------------------	----

Figura 8 Ubicación geográfica de los ejemplares usados	101
--------------------------------------------------------	-----

Figura 9. Análisis de componentes principales ecológico	102
Figura 10. Análisis de componentes principales filogenético.	104
Figura 11 Estado ancestral y cambio de tasa bi04 y bio7	109
Figura 12 Estado ancestral y cambio de tasa bio17 y bio18	111
Figura 13 Estado ancestral y cambio de tasa bio12 y altura	114
Figura 14. Diversificación LTT <i>Haplopappus</i> presentada en	123
Figura 15 Diversificación LTT y glaciaciones	124
Figura 16 Diversificación BAMM	125
Figura 17 Reconstrucción de áreas ancestrales ex22	127

LISTA DE ANEXOS

Tabla S1 Especies incluidos en análisis molecular bayesiano SNPs
Tabla S2 registros <i>Haplopappus</i> 1047
Tabla S3 Datos ambientales 1047
Tabla S4 66 sp taxonomía, n registros, altura, coordenadas
Tabla S5 66 sp datos ejemplares método comparado

RESUMEN

Haplopappus es uno de los géneros más diversos de la flora vascular de Chile con amplia distribución en las zonas áridas y semiáridas. La falta de una filogenia molecular ha contribuido a la inestabilidad taxonómica donde se ha cuestionado su clasificación infragenérica y también, ha contribuido al desconocimiento de los mecanismos que participaron en su diversificación. En este estudio, utilizamos filogenias moleculares basadas en marcadores tradicionales (secuencias Sanger) y genómicos (SNPs), junto con datos ecológicos (i.e. nichos climáticos) para estudiar el origen, clasificación y diversificación del género, específicamente el rol de la dinámica del nicho climático en la dispersión anfitropical y su diversificación en Sudamérica.

Usamos datos de marcadores ETS y ITS1y2 para comparaciones a nivel de la tribu. Para resolver la sistemática del género analizamos especímenes de 51 taxa, a las que agregamos 16 morfoespecies que presentan indicios de ser potencialmente reconocidas como especies nuevas o linajes independientes, con secuenciación de ADN asociada a sitios de restricción y polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) empleando una matriz concatenada de 21.921 SNPs. Los resultados de los análisis de superposición de nicho apoyan la conservación del nicho climático tras la dispersión a larga distancia desde Norte América. Sin embargo, se evidenció de una desacople menor del nicho climático debido a la existencia climas únicos en cada hemisferio. Los patrones de distribución de las especies presentan un gradiente latitudinal estructurado en la riqueza de especies, principalmente con variables asociadas al clima mediterráneo, con dos zonas de endemismo, al norte y al sur. Las inferencias filogenéticas Bayesianas de RAD-seq generó una robusta filogenia molecular donde las especies de *Haplopappus* se agrupan en dos clados que soportan nuestra propuesta de los nuevos subgéneros *Haplopappus* y *Baylahuen*. El primero contiene tres clados, y sustentan nuestra propuesta de las nuevas secciones *Grindelioidae*, *Haplopappus* y *Pinnatifidus*, mientras el subgénero *Baylahuen* incluye cuatro clados, los que sustentan nuestra propuesta para las nuevas secciones *Coquimbensis*, *Racemiger*, *Remyanus* y

Baylahuen. Los resultados indican que las propuestas taxonómicas subgenérica anteriores tienen escaso apoyo filogenético y ninguna de las secciones es monofilética, por lo que deben ser actualizadas. Los resultados también indican que siete subespecies no son recíprocamente monofiléticas y deben ser reconocidos como nuevas especies. Once de las 16 morfoespecies también demuestran ser linajes independientes y podrían corresponder a nuevas especies que deben ser estudiadas y descritas apropiadamente. A partir de modelos de nicho climático y la filogenia datada caracterizamos la evolución del nicho climático en el género y desde allí hacemos inferencias sobre la diversificación. Los resultados muestran una alta tasa de diversificación de 2,77 eventos por millón de años por linaje. Las variables del nicho climático seleccionadas desde el análisis de componentes principales filogenético con independencia de sus relaciones evolutivas y que concentran parte importante de la varianza son: estacionalidad de la temperatura (bio4), rango anual de temperatura (bio7), precipitación del trimestre más seco (bio17), precipitación del trimestre más cálido (bio18) y precipitación anual (bio12), todas asociadas a estacionalidad del clima y amplitud del rango de las variables, que son propios del clima mediterráneo de Sudamérica.

Los análisis de estimación de estados ancestrales y de detección de cambios de tasa de las variables climáticas a lo largo de las ramas del árbol de *Haplopappus* revela cambios de tasa evolutiva en los nodos ancestrales donde se originan todos los principales clados (i.e. subgéneros, secciones y series). De manera simultánea la estimación de área ancestral nos indica para estos nodos dispersión a una nueva área geográfica con especiación simultánea. Este patrón indica el modo evolutivo más frecuente en la diversificación del género *Haplopappus* es la dispersión a una nueva área geográfica con especiación simultánea, y está asociado con un cambio de tasa en la evolución del nicho climático, reflejando adaptación evolutiva a las nuevas condiciones originadas por las condiciones ambientales del nuevo hábitat en cada evento de dispersión. La expansión del nicho evolutivo vinculada con la dispersión geográfica ofrece una explicación para la elevada diversidad que observamos. Por lo tanto, aceptamos nuestra hipótesis de que la diversificación en el género *Haplopappus* corresponde a una radiación adaptativa regulada por

evolución del nicho climático. El patrón de dispersión – especiación – evolución del nicho climático fue detectado en la mayoría de las ramas de la filogenia, aunque con diferencias en ambos subgéneros. La correlación entre dispersión y la evolución del nicho puede atribuirse a las oportunidades ecológicas que ofrece la heterogeneidad climática y topografía de la cordillera los Andes. Estos resultados también apoyan la hipótesis de Axelrod, según la cual la expansión a nuevas condiciones áridas puede impulsar la diversificación en linajes ya adaptados a la aridez.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 ANTECEDENTES

Un objetivo principal en biología evolutiva y ecología es explicar los patrones de riqueza en los linajes y zonas geográficas, donde los mecanismos explicativos se basan en cambios en las tasas de diversificación y capacidad de dispersión (Moen & Wiens 2017). La tasa de diversificación es la velocidad a la cual se acumulan las especies de un linaje en el tiempo, cuyo patrón está dado por la diferencias entre la tasa de especiación menos la tasa de extinción (Futuyma & Kirkpatrick 2017). Una tasa diversificación neta positiva se traduce en un aumento del número de especies en el tiempo y una tasa diversificación neta negativa se traduce en una disminución del número de especies que puede llevar a la extinción de los linajes. Conocer cómo y por qué las tasas de especiación y extinción han variado en el tiempo, es decir interpretar la dinámica de la diversificación es un tema de interés principal en la biología evolutiva (Ricklefs 2007; Morlon 2014). Los procesos de especiación y extinción ocurren en escala de miles o millones de años, y su estudio es posible a través de análisis filogenéticos de las especies actuales para inferir las dinámicas macroevolutivas que han promovido la actual diversidad del grupo (Morlon 2014; Ricklefs 2007).

La diversificación o el aumento del número de especies en un linaje, es producto de dos hipótesis principales: la edad del clado y la tasa de diversificación (Wiens 2017). En la primera algunos clados tienen más especies simplemente porque son más antiguos y tuvieron más tiempo para la acumulación de especies y en la segunda, los clados pueden acumular especies a diferente ritmo, y si la tasa de especiación neta es alta, entonces el clado actual presentará mayor riqueza (Wiens 2017). Esto significa que clados jóvenes con más especies podrían tener tasas diversificación altas. Estudios recientes apuntan que la mayor riqueza de varios linajes se explica por sus altas tasas de diversificación y no por las edades de los clados (Scholl & Wiens 2016; Rabosky et al., 2012). Estimar las tasas de diversificación (Ricklefs 2007; Morlon 2014), la edad de los linajes junto con los

procesos ecológicos y evolutivos que han moldeado la evolución de los linajes es clave para entender los reguladores que han generado la diversidad actual (Morlon 2014; Wiens 2011).

Se han propuesto diferentes explicaciones que generarían una tasa de diversificación neta positiva (Wiens 2011). Algunas explicaciones biológicas que generan mayor tasa de especiación son: i) La disparificación de nicho donde la especiación es acompañada de mayor amplitud ecológica y las especies se separan en un eje fenotípico, por ejemplo, cambio en tolerancia a la temperatura mínima, generando aislamiento reproductiva y aumento del número de especies; ii) El modelo geográfico de especiación donde sucesivos eventos de vicarianza separan poblaciones de una especie creando aislamiento reproductiva y aumento del número de especies; iii) Explosiones de diversidad impulsadas por el ambiente donde eventos geológicos o climáticos significativos conducen la rápida diversificación de un grupo, por ejemplo, el origen de una montaña conduce al aislamiento de especies y posterior especiación climática por condiciones ambientales diferentes y iv) Especiación peripátrica donde los colonos de una gran población dan lugar a especies periféricas que a causa de aislamiento reproductiva y adaptaciones locales que generan nuevas especies (Moen & Morlon 2014). Otras explicaciones para alta tasa de especiación son la evolución de innovaciones clave, la extinción de especies competidoras, la dispersión a nuevos hábitats (Matschiner et al., 2011), y colonización de nuevas áreas geográficas (Vamosi & Vamosi 2011; Wiens 2011).

El nicho ecológico es un concepto central en ecología y se define como los recursos y condiciones bióticas y abióticas que permiten a una especie mantener una población viable (Hutchinson 1957). Este concepto distingue entre nicho fundamental, que está determinado por rasgos intrínsecos del organismo con base genética y fisiológica, y el nicho realizado, que incorpora las restricciones causadas por interacciones biológicas (Soberón 2007). Así el nicho ecológico es una propiedad de las especies y puede ser caracterizado mediante variables ambientales que describen indirectamente las tolerancias fisiológicas inferidas desde las presencias de las especies a lo largo de estas variables. Al enfocarse en las variables ambientales de temperatura y precipitación estamos usando el nicho

climático de las especies que es un parte importante del nicho ecológico, por lo que la caracterización del nicho climático es una poderosa aproximación que nos permite conocer los factores que influyen en la distribución geográfica y evolución de los linajes (Evans et al., 2009; Folk et al., 2019).

En el proceso evolutivo de diversificación las especies en un linaje pueden conservar su nicho climático, esto está relacionado con la dificultad que tienen los caracteres adaptativos para evolucionar y estabilizarse en nuevas condiciones ecológicas (Holt 1990). Esta condición es llamada conservación filogenético de nicho (PNC) y es considerado un principio emergente en ecología y se refiere a la tendencia de rasgos ecológicos a permanecer similares en el tiempo (Wiens et al., 2010). Cuando el ambiente cambia, las especies siguen su hábitat ancestral desplazándose geográficamente, en este proceso algunas poblaciones se extinguen, otras migran y este desplazamiento puede conducir a la fragmentación de poblaciones, promoviendo vicarianza favoreciendo la especiación alopátrica (Wiens et al., 2010; Donoghue & Edwards 2014; Kozak & Wiens 2007). De acuerdo al modelo PNC, un posible mecanismo de diversificación positiva causado por aumento de la tasa de especiación, puede ser causado por especiación alopátrica o peripátrica, donde hay separación geográfica de poblaciones que causa aislamiento reproductivo sin modificar su nicho climático y luego, con el tiempo, la divergencia evolutiva, neutral o adaptativa en otros ejes, puede conducir a la especiación, por ejemplo cuando especies que viven en baja altitud y clima frío pueden llegar a quedar aisladas en cimas de montañas en periodo de calentamiento global (Kozak and Wiens 2007).

También ocurre el caso opuesto, el cambio o evolución en el nicho climático entre las especies (Wiens & Donoghue 2004; Donoghue & Edwards 2014), donde una especie invade un nicho climático diferente, presumiblemente por evolución en la tolerancia en algún rasgo crítico (por ejemplo tolerancia a la aridez, a temperaturas de congelamiento) y puede ocupar un nuevo espacio geográfico, donde al dispersarse las poblaciones se puede llegar a establecer aislamiento reproductivo simplemente por distancia geográfica lo que podría favorecer tasas positivas de diversificación (Kozak & Wiens 2007; Hua & Wiens 2013). La evolución

de nicho climático puede ocurrir por especiación parapátrica o alopátrica, es decir cuando poblaciones de especies incipientes viven en los bordes del área de distribución en ambientes climáticos algo diferentes donde la selección y el aislamiento reproductivo puede llevar a favorecer ciertos rasgos causando adaptación a un hábitat diferente y conducir a la especiación (Sobel et al., 2010; Pearman et al., 2008). También ocurre evolución del nicho climático cuando una especie o linaje se hace menos vulnerable a la extinción por el cambio climático (Holt, 1990) y puede diversificar más rápidamente al extenderse a entornos diferentes y creando así nuevas oportunidades para la especiación.

La dinámica temporal del nicho climático es relevante al evaluar tasas de diversificación positiva en condiciones ambientales nuevas como producto de cambios en el clima o en dispersión a nuevas áreas geográficas. El nicho climático identificado como impulsor de altas tasas de diversificación ha sido evidenciado en varios estudios (Pearman et al., 2008; Smith & Donoghue 2010; Cooney et al., 2016; Cardillo et al., 2017; Salariato & Zuloaga 2017; Schnitzler et al., 2012; Martínez-Cabrera & Pérez-Neto 2013). La heterogeneidad geográfica y climática de una nueva área geográfica colonizada puede favorecer la diversificación, donde se destacan las oscilaciones climáticas, la topografía compleja en la especiación o estructuración genética (Evans et al., 2009). La asociación entre la tasa de diversificación de especies con la tasa de evolución de nicho climático fue mostrada en el género *Babiana* (Iridaceae) en la Región de Cabo en Sudáfrica, (Schnitzler et al., 2012); en el género *Oenothera* de zonas áridas de Norteamérica (Evans et al., 2009), donde se mostró evidencia tanto de conservación de nicho, como de evolución de nicho climático en alguna de sus dimensiones; en especies de la familia Rosaceae en los desiertos de Norteamérica, donde la dispersión, eventos de vicarianza y nuevas áreas de ocupación fueron permitidas gracias a cambios en el nicho climático de las especies que les permiten colonizar nuevas áreas con diferente régimen climático (Vásquez-Cruz & Sosa, 2019).

El género *Haplopappus* pertenece a la tribu Astereae, la segunda más grande de la familia Asteraceae (Funk et al., 2009) y de acuerdo a estudios filogenéticos basados en datos moleculares la tribu es monofilética, con varios clados basales y

una politomía hacia los grupos superiores que incluye el “clado norteamericano” donde aparece anidado el género *Haplopappus* junto con otros, a los géneros que habitan actualmente zonas áridas de Norteamérica como Nuevo México, Arizona y California (Brouillet et al., 2009, Moore et al., 2012). Estas regiones poseen climas similares a las zonas áridas y mediterráneas de Chile donde habita la mayoría de las especies de *Haplopappus*. Esta distribución podría ser el resultado de un evento de dispersión anfitropical único (Schneider & Moore 2017) con subsecuente diversificación en Sudamérica, donde se expandió y colonizó una amplia extensión geográfica con una diversidad de climas áridos, semi áridos y mediterráneos que actualmente ocupan estos arbustos. Este patrón de disyunción anfitropical en zonas áridas y diversificación significativa ha sido observado también en otros géneros sudamericanos como en *Astragalus* (Scherson, et al., 2008), *Tiquilia* (Moore & Jansen 2006), *Hoffmanseggia* (Simpson, et al., 2005) y *Lycium* (Levin & Miller 2005).

Hasta la década de 1980 *Haplopappus* era considerado un gran género que incluía 149 especies de Norte y Sur América (Hall, 1928) y que posteriormente fueron transferidas a otros géneros (Lane & Hartman 1996), hasta su alcance actual reservado a las especies de América del Sur, principalmente en Chile. En la actualidad el género reporta 65 taxa, 57 especies y 8 subespecies y de ellos 50 son endémicos a Chile (Klingenberg 2007; García, et al., 2018). En Chile es el séptimo género más rico en especies de la flora vascular y el segundo más rico de los 1.035 géneros de Asteraceae (Rodríguez et al., 2018). Las Asteráceas, comparten, entre otros, dos rasgos claves que impulsaron su diversificación, la vistosa cabezuela que atrae polinizadores y protege las semillas, y los aquenios, que son eficientes unidades de dispersión arrastradas por el viento que mejoran la movilidad de estas plantas (Panero & Crozier 2016).

Este género ocupa una amplia distribución en el borde occidental de Sudamérica, desde los 21° Sur en el Desierto de Atacama hasta los 46° Sur en la Patagonia donde se extiende hacia el océano Atlántico, en un rango latitudinal de 2,800 kilómetros. Altitudinalmente crece desde el nivel del mar hasta 4.000 metros de altitud. El rango de distribución geográfico está asociado a la Diagonal árida que es una importante formación climática árida que cruza el continente desde el

noroeste, al sur de Perú y norte de Chile al sureste en la Patagonia Argentina y se localiza en la interface de varios elementos de circulación atmosférica, separando las regiones con precipitación principalmente en verano y regiones con precipitación principalmente en invierno (Vázquez et al., 2000). La zona presenta aridez y déficit hídrico (Bruniard, 1972) y se encuentra la cordillera de los Andes cuya geografía y altitud que genera condiciones de gradiente climático y heterogeneidad topográfica (Garreaud et al., 2009; Arroyo et al., 1988).

Se ha reportado que las oscilaciones climáticas del Pleistoceno (Zachos et al., 2001; Lisiecki & Raymo 2007; Loulergue et al., 2008; Hansen & Sato 2012;) han promovido la diversificación de linajes de cactus en Sudamérica (Silva et al., 2018) y en geranios de Sudáfrica (Martínez-Cabrera & Peres-Neto 2013). También, las montañas asociadas con gradientes de temperatura y aridez producen una marcada complejidad topográfica y climática que influye en su biodiversidad (Badgley et al., 2017), y se ha reportado tasas de diversificación particularmente altas en linajes en las montañas de Sudamérica (Hughes & Eastwood 2006; Lagomarsino et al., 2016).

La combinación del paisaje montañoso y las oscilaciones climáticas pueden haber causado movimiento de poblaciones y migraciones que provocaron su separación, por ejemplo, en cimas de montañas o al interior de valles cordilleranos, estableciendo aislamiento reproductiva y luego especiación. Posteriormente, al cambiar las condiciones climáticas y permitir la expansión de estas poblaciones a su área ancestral, la divergencia genética no permite la introgresión y las nuevas especies hermanas cercanamente emparentadas pueden convivir en simpatría sin que haya ocurrido cambio de nicho climático, este mecanismo puede explicar la simpatría en especies cercanas. Esta misma combinación de montañas y oscilaciones climáticas que inducen el movimiento de las poblaciones, podría generar cambio de nicho climático a través de la selección adaptativa por tolerancias en alguno de los ejes del nicho climático. Estas nuevas especies deberían ser alopátricas con sus especies hermanas.

La diversidad de climas ocupados por las especies de este género sugiere que el linaje ha evolucionado adaptativamente y hacen de *Haplopappus* un buen candidato para explorar las fuerzas climáticas como potenciales reguladores de la

diversificación, considerando también que en las regiones montañosas las tasas de especiación alopátrica son elevadas debido al aislamiento de poblaciones (Benitez-Benitez et al., 2018; Fjeldså, et al., 2012).

Usando *Haplopappus* como modelo de estudio, en esta tesis se busca conocer los mecanismos históricos de diversificación, junto con el patrón de acumulación de especies en el tiempo y evaluar el rol de la dinámica nicho climático en la diversificación del grupo. Específicamente, cómo y en qué medida la dinámica del nicho climático ha influido la diversificación del linaje, ya sea por evolución de nicho climático que permitió la expansión del linaje a nuevos climas o por conservación del nicho climático donde las especies siguieron climas particulares.

La tesis está organizada en cinco capítulos. El primero es una introducción general, los siguientes tres corresponden a los objetivos específicos: Origen y mecanismos relacionados con el establecimiento del género. Inferencia filogenéticas para la sistemática y taxonomía del género *Haplopappus*. Diversificación de *Haplopappus* y mecanismos que la promovieron. Finalmente, una discusión general.

1.2 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Hipótesis

La notable diversidad actual del género *Haplopappus* en los Andes es consecuencia de la dinámica del nicho climático en dos procesos eco-evolutivos interrelacionados: primero, la dispersión a larga distancia desde Norteamérica hacia Sudamérica, facilitada por la similitud climática entre las dos regiones y la conservación del nicho climático. Segundo, la diversificación de *Haplopappus* impulsada por la evolución del nicho climático, ocupando diferentes ambientes mediterráneos, lo cual facilitó su proliferación y capacidad para colonizar nuevas áreas en Sudamérica.

Predicción 1: Si la dispersión a larga distancia a Sudamérica desde Norteamérica fue facilitada por climas análogos en ambos hemisferios y conducida por

conservación en el nicho climático, entonces el nicho climático de las especies de Norteamérica debe coincidir con el nicho climático de las especies de Sudamérica.

Predicción 2: Si la diversificación de *Haplopappus* fue promovida por la evolución del nicho climático se espera encontrar una relación entre la tasa de diversificación neta y la tasa de cambio del nicho climático en *Haplopappus*

Objetivo principal

Evaluar el efecto de la evolución del nicho climático sobre la diversificación del género *Haplopappus*, un linaje de arbustos en los Andes de Sudamérica.

Objetivos específicos

1. Aclarar la sistemática y la taxonomía del género, sus relaciones internas y con clados cercanos en América.
2. Comprender los mecanismos relacionados al origen y establecimiento de este linaje en América del Sur.
3. Inferir los mecanismos que desencadenaron la diversificación de *Haplopappus* en Sudamérica.

2. DINÁMICA DEL NICHO CLIMÁTICO DE UN LINAJE ASTEREAEE Y LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DE *Haplopappus* LUEGO DE UNA DISPERSIÓN ANFITROPICAL A LARGA DISTANCIA

2.1. RESUMEN:

La tribu Astereae (Asteraceae) presenta una disyunción anfitropical americana. Para entender la dinámica eco-evolutiva asociada a un evento de dispersión a larga distancia y la subsiguiente colonización de Sudamérica extra tropical, comparamos las distribuciones climáticas y geográficas de las especies sudamericanas con sus parientes norteamericanos más cercanos, enfocándonos en el género sudamericano de Astereae, *Haplopappus*, con alta riqueza de especies. El análisis filogenético reveló que dos géneros sudamericanos están estrechamente relacionados con siete géneros norteamericanos. El solapamiento de nichos climáticos ($D = 0,5$) entre América del Sur y del Norte presenta una elevada estabilidad (0,89), una baja expansión (0,12) y muy bajo no ocupado (0,04). La distribución de las especies norteamericanas predijo el espacio climático y geográfico ocupado por las especies sudamericanas. En Chile central, *Haplopappus* mostró un gradiente latitudinal no aleatorio en la riqueza de especies, principalmente con variables asociadas al clima mediterráneo explicando la variación. Los patrones altitudinales indicaron un máximo de riqueza a 600 m, disminuyendo hacia elevaciones más bajas y más altas. Estos resultados apoyan la conservación del nicho climático en la estructuración de la distribución y diversidad de las especies de *Haplopappus*. Se identificaron dos zonas de endemismo, en el centro y el sur del país, con una zona de transición entre los macrobioclimas mediterráneo y templado. Nuestros resultados indican un fuerte conservación de nicho tras la dispersión a larga distancia y una escasa expansión de nicho debida a variables climáticas únicas en cada hemisferio.

2.2. INTRODUCCIÓN

Las disyunciones anfitropicales americanas se encuentran entre los patrones biogeográficos más importantes en plantas (Raven, 1963; Simpson et al., 2017). Las áreas anfitropicales de Sudamérica y Norteamérica comparten una importante proporción de familias, géneros y especies que conectan floras de diferentes orígenes biogeográficos en tiempos recientes y profundos (Mooney & Dunn, 1970; Popp et al., 2011). Por ejemplo, la flora de Chile (extra tropical del sur) contiene 156 de 716 géneros con disyunciones anfitropicales (Moreira-Muñoz, 2011). Mientras que las disyunciones vicariantes habrían sido el resultado de antiguas alteraciones del área de distribución durante los periodos Mesozoico, Cretácico o Paleógeno, las disyunciones causadas por dispersión a larga distancia (no antropogénica) habrían ocurrido durante las épocas del Plioceno tardío o Pleistoceno (Popp et al., 2011). Los climas análogos de las zonas extra tropicales de Sudamérica y Norteamérica pueden ser un factor importante en el éxito de la dispersión de linajes y, por tanto, en el patrón biogeográfico anfitropical (Raven, 1963). Sin embargo, existen pocos estudios que hayan evaluado directamente los procesos ecoevolutivos dentro de los linajes anfitropicales de América.

La conservación del nicho es un fenómeno ampliamente documentado (Pearman et al., 2008; Wiens et al., 2010) que se refiere a la retención de rasgos ecológicos relacionados con el nicho a lo largo del tiempo evolutivo (Broennimann et al., 2007; Crisp et al., 2009; Wiens, 2011; Pyron et al., 2015). Aunque muchos linajes de plantas tienden a mantener inalteradas las condiciones ambientales en las que pueden persistir y reproducirse (Crisp et al., 2009), un largo periodo desde la colonización puede dar lugar a las adaptaciones necesarias para habitar incluso algunos de los ambientes más duros (Guerrero et al., 2013). La conservación del nicho climático afecta a la diversificación de las especies, especialmente cuando está asociado a la separación geográfica (Pyron et al., 2015). Además, también se ha demostrado que la conservación del nicho desempeña un papel esencial en el éxito de la dispersión a larga distancia, que es fundamental para la expansión del

área de distribución de las especies y la formación de nuevas comunidades bióticas (Crisp et al., 2009; Wiens & Graham, 2005; Yin et al., 2021).

La conservación del nicho aumenta la probabilidad de que una especie colonice con éxito nuevas zonas con condiciones ecológicas similares, conocidas como análogos climáticos, debido a las adaptaciones que ya tiene para esas condiciones ambientales específicas. Por tanto, pueden establecerse rápidamente y competir con las especies residentes. Esto puede provocar el desplazamiento de las especies autóctonas y la formación de nuevas comunidades ecológicas (Wiens & Graham, 2005). Sin embargo, ciertos linajes tienden a sufrir transiciones específicas de nicho climático (Heibl & Renner, 2012) y, las disyunciones anfitropicales pueden ser clave para entender la probabilidad de los cambios de nicho climático, ya que pueden sufrir el efecto fundador y pueden estar expuestas a diferentes condiciones ambientales después de la dispersión a larga distancia (Donoghue & Edwards, 2014). En las disyunciones anfitropicales americanas, el cambio de nicho climático se ha descrito a nivel de especie en 25 especies de distribución natural (Quiroga et al., 2021) y la conservación del nicho sólo se ha reportado en especies invasoras (Peña-Gómez et al., 2014).

En la gran y cosmopolita familia Asteraceae, la tribu Astereae, con unos 222 géneros, es monofilética y se resuelve en una serie de grandes clados, incluyendo un grado basal africano, con linajes disjuntos chinos, sudamericanos y neozelandeses, y una politomía de grupos de la corona en Australasia, Sudamérica y Norteamérica (Brouillet et al., 2009). Este último grupo, denominado "Linaje Norteamericano", es monofilético, y la mayoría de sus géneros son endémicos o casi endémicos del hemisferio norteamericano. Los clados corresponden aproximadamente a las subtribus descritas por morfología (Nesom & Robinson, 2007), e incluyen la subtribu *Machaeranthrinae*, un grupo monofilético bien definido de unos 17 géneros de los taxones norteamericanos. *Haplopappus* Cass., un género distribuido exclusivamente en Sudamérica, está anidado dentro de esta subtribu, así como *Grindelia* Willd., que tiene una distribución tanto en Sudamérica como en Norteamérica (Brouillet et al., 2009). *Haplopappus*, con unas 70 especies, es uno de los géneros más ricos de los Andes del Sur y contribuye

significativamente al alto nivel de endemismo del Hotspot de Chile central (Klingenberg, 2007). Un estudio filogenético de *Grindelia*, género hermano de *Haplopappus*, con cerca de 25 especies en Norteamérica y otras 25 en Sudamérica, estimó la edad del ancestro común con *Haplopappus* en unos 2,06 Ma (1,12-3,47 Ma) (Schneider & Moore, 2017), posiblemente divergiendo tras un único evento de dispersión a larga distancia seguido de diversificación y expansión geográfica en Sudamérica (Moore et al., 2012).

El origen norteamericano de los clados sudamericanos (*Grindelia* y *Haplopappus*) y la subsiguiente diversificación reciente tras la dispersión a larga distancia plantean interrogantes sobre la dinámica de nicho a lo largo de la evolución de los linajes. En este estudio, investigamos la dinámica eco-evolutiva del evento de dispersión a larga distancia en la tribu Astereae comparando los nichos climáticos de los linajes de las regiones originales y colonizadas. Además, evaluamos los patrones de distribución de la riqueza de especies y el endemismo en el linaje colonizador *Haplopappus* para aclarar los procesos ecológicos que generaron y mantienen su alta diversidad. Así, nuestro estudio pretende responder a dos preguntas: (i) ¿Han conservado las especies sudamericanas de Astereae su nicho climático en comparación con sus parientes norteamericanos más cercanos? y (ii) ¿Cuál es la estructura de riqueza de especies de *Haplopappus*, el género más diverso dentro de las Astereae sudamericanas?

2.3. MATERIALES Y MÉTODOS

2.3.1. Identificación de los linajes hermanos de *Haplopappus*

Para conocer los linajes hermanos estrechamente relacionados de *Haplopappus*, se realizó una búsqueda de los géneros de Astereae presentes en América utilizando el tratamiento exhaustivo de la tribu (Nesom & Robinson, 2007), y la revisión filogenética global de la tribu (Brouillet et al., 2009). Para estos géneros, se realizó una búsqueda manual de las secuencias disponibles en GeneBank (NCBI, 2020), que resultó en la identificación de cinco genes para 499 especies,

incluyendo ETS, ITS1&2, rbcl, trnk_matK, ytrnl_lf. Las secuencias descargadas se ensamblaron y editaron utilizando Geneious Prime®2020.2.3 (Biomatters Ltd., Auckland, Nueva Zelanda), seguido de una verificación manual. Para evaluar la saturación, se aplicó el modelo Xia en DAMBE (Xia, 2018), mientras que para comprobar la neutralidad se utilizó la prueba de Tajima en el software DNASP versión 6.12 (Rozas et al., 2017). El modelo de evolución de nucleótidos que mejor se ajustaba a nuestros datos se determinó utilizando TREEFINDER (versión de marzo de 2011), y resultó GTR + G. Se realizaron análisis filogenéticos exploratorios en la matriz utilizando el programa raxmlGUI 2.0 v.2.0.6 (Edler et al., 2021). La búsqueda de un árbol ML óptimo se llevó a cabo con un rápido análisis bootstrap con 100 árboles y 1000 réplicas. Se utilizó como outgroup a *Printzia polifolia* (L.) Hutch., un linaje basal de la tribu Astereae. Este análisis reveló que los genes ETS e ITS1y2 eran los más informativos y tenían el mayor apoyo. Nos centramos en el clado del "linaje norteamericano", en el que están anidadas *Haplopappus* y sus especies estrechamente relacionadas, según la filogenia global de la tribu (Brouillet et al., 2009). Creamos una matriz concatenada de los dos marcadores más informativos para 124 especies incluyendo nuestro clado, cada marcador fue alineado por separado y luego concatenado (Tabla 1). El grupo externo utilizado para los análisis filogenéticos también fue *Printzia polifolia*. Utilizamos PartitionFinder v.2.1.1 (Lanfear et al., 2017) con la opción de línea de comandos "-raxml" (Stamatakis, 2006) para buscar la mejor estrategia de partición y los mejores modelos de evolución molecular para el conjunto de datos moleculares. Estos análisis utilizaron las particiones potenciales que definimos a priori. PartitionFinder seleccionó el modelo GTR como el mejor modelo para los marcadores ETS e ITS1 y2.

Ejecutamos un análisis de inferencia bayesiana sobre esta matriz utilizando MrBayes v.3.2.7 (Ronquist et al., 2012), y heterogeneidad de tasas no ligadas, basada en las frecuencias y tasas de sustitución entre las particiones. El análisis Bayesiano corrió 30 millones de generaciones a través de cuatro corridas independientes con cuatro cadenas cada una, muestreando cada 1000 generaciones. Los mejores modelos fueron GTR+G para ambos marcadores. La

convergencia se controló mediante la desviación estándar de las frecuencias de división, y cuando este valor se estabilizó por debajo de 0,01, se consideró una fuerte indicación de convergencia. Los valores de verosimilitud asociados, los valores de tamaño de muestra efectivo (ESS) y los valores de burn-in de las diferentes ejecuciones se verificaron con el programa Tracer v.1.7.1 (Rambaut et al., 2018). El árbol de consenso y los datos de soporte posterior de los nodos se visualizaron, enraizaron y editaron con el programa FigTree v.1.4.4 (Rambaut, 2023).

2.3.2. Dinámica del nicho climático

Para investigar la dinámica ecoevolutiva de la dispersión a larga distancia, comparamos los nichos climáticos de los linajes de las regiones originales y colonizadas. Hemos optado por centrarnos en el nicho climático por su capacidad predictiva, como lo demuestra los modelos de distribución de especies. Aunque la geomorfología y las variables edáficas también son importantes para la distribución de las especies, las hemos excluido de este análisis del nicho climático debido a la incerteza asociada a la localización geográfica de la mayoría de los puntos de presencia de las especies que fueron usadas. Aunque la resolución de los datos climáticos, obtenidos a 1 × 1 km, se consideró satisfactoria, No fue así para los datos de suelo, que están disponibles a una resolución más fina, de 100 a 300 m, como por ejemplo soilgrids.org.

Las presencias georreferenciadas de los géneros hermanos *Benitoa* (H.M. Hall) D.D. Keck, *Grindelia* Willd., *Hazardia* Greene, *Isocoma* Nutt., *Lessingia* Cham., *Pyrocoma* Hook. y *Xanthocephalum* Willd. (GBIF, 2022) en Norteamérica, así como las presencias de las especies de *Grindelia* en Sudamérica, se obtuvieron de Global Biodiversity Information Facility (GBIF) usando el paquete 'rgbif' v. 3.7.2 (Chamberlain et al., 2023). Se accedió a la plataforma GBIF el 21-4-2022. Los archivos de datos descargados se sometieron a un riguroso proceso de filtrado; sólo se retuvieron las entradas clasificadas como "especímenes preservados" de herbarios válidos listados bajo "Código de Institución". El conjunto de datos se

depuró en busca de entradas geográficas anómalas (Zizka et al., 2019) y de valores ambientales atípicos (Chapman, 2005). Los datos tabulados se presentan en Tabla S1, con información sobre género, especie, latitud, longitud, año de recolección, base de registro y herbario. Los datos climáticos fueron las variables bioclimáticas estándar (19) de BioClim en WorldClim versión 2 (Fick & Hijmans, 2017) para una resolución de 30 s.

La caracterización del nicho climático y las comparaciones de nicho entre los grupos norte y sudamericanos se basaron en Guisan (Guisan et al., 2014) y se ejecutaron en lenguaje R usando el paquete Ecospat v. 3.5 (Di Cola et al., 2017). Las funciones de Ecospat se usaron para comparar los nichos entre los linajes hermanos de Norteamérica y Sudamérica (Broennimann et al., 2007; Broennimann, 2014). Para los análisis, se eliminaron presencias de menos de 1 km. Los parámetros utilizados fueron $R = 600$ (resolución de la grilla), $th.sp = 0,05$ (umbral de especies) para eliminar el 5% de las presencias marginales, y $rep = 500$ (repeticiones) para las pruebas de equivalencia y similitud. Los nichos de los linajes se compararon en un espacio multidimensional. El solapamiento de nichos se calculó utilizando el índice D de Schoener (Schoener, 1968), que calcula los valores de solapamiento de las especies de los dos continentes (0 = sin solapamiento, 1 = solapamiento completo). Basándose en el índice D, se calculó la equivalencia de nicho y la similitud de nicho entre hemisferios (Warren et al., 2008). La prueba de equivalencia determina si los nichos comparados son diferentes comparando el valor D observado con los valores D obtenidos a partir de una distribución de valores D ($n = 1000$; $\alpha = 0,05$), que se calculan a partir de dos muestras aleatorias tomadas del conjunto de todas las presencias. La prueba de similitud de nicho determina si dos nichos son más similares de lo esperado por azar comparando el nicho de una región con nichos simulados al azar en la otra región. El solapamiento de nichos puede dividirse en las categorías de estabilidad, expansión y no llenado. La estabilidad se estimó como la proporción de presencias de cada hemisferio que se encontraba en el espacio de solapamiento de nicho en el espacio multivariante. La expansión se estimó por las presencias que están fuera de la zona de solapamiento, y por lo tanto tiene un nicho único en cada hemisferio. El no llenado se estimó por

el nicho proyectado en el otro hemisferio aún no ocupado por la especie. Esta descomposición proporciona más información sobre los impulsores de la dinámica de nicho entre dos linajes hermanos que han evolucionado nichos diferentes (Guisan et al., 2014; Petitpierre et al., 2012).

2.3.3. Estructura de riqueza y variables explicativas

Para este análisis, los datos de presencia de *Haplopappus* se obtuvieron de diferentes fuentes. En primer lugar, se utilizó un total de 939 especímenes referenciados en la monografía de L. Klingenberg (Klingenberg, 2007). Además, M. Rosas recolectó 180 especímenes desde 2004. Finalmente, se incluyeron 12 especímenes de material depositado en los herbarios CONC y ULS de Chile. Las presencias compiladas se presentan en la Tabla S2. Esta tabla proporciona detalles, incluyendo identificación de la especie, localidad, recolector, número de recolector, fecha de recolección, herbario e información geográfica como latitud, longitud y elevación. Los datos de presencia se ajustaron a una incertidumbre geográfica de menos de 1 km utilizando imágenes de satélite, diarios de viaje (Philippi, 1860), notas de viaje (Muñoz-Schick & Prina, 1987) y cuadernos de campo de los recolectores (Jiles, 1947-1981). Para determinar la zona geográfica recorrida durante el periodo de recolección de especímenes (a pie o a caballo), examinamos detalladamente los cuadernos de herbario comprobando las localidades correspondientes a las entradas numeradas anteriores y posteriores, o reconstruimos la ruta histórica y exploramos las rutas de viaje contemporáneas de la época.

Los patrones de distribución latitudinal de *Haplopappus* se evaluaron a partir de una matriz de especies en bandas latitudinales de 1° de latitud y taxones ausentes o presentes. Se supuso una distribución continua en caso de que faltaran datos intermedios entre latitudes. La riqueza de especies (diversidad alfa) se calculó como la suma de todas las especies dentro de una banda latitudinal. Los patrones altitudinales se determinaron de forma similar utilizando una matriz de presencia/ausencia, con filas correspondientes a bandas de altitud de 200 m y

columnas correspondientes a las especies. La riqueza de especies en la banda altitudinal corresponde a la suma de la fila y el rango de distribución altitudinal de las especies corresponde a la suma de las columnas.

La hipótesis de restricciones geométricas de dominio medio se evaluó comparando los patrones observados de riqueza de especies con curvas simuladas construidas por un modelo nulo utilizando el programa Mid-Domain Null con simulación Monte Carlo (McCain, 2004). Las curvas simuladas se basaron en rangos de tamaño reales dentro de un dominio limitado utilizando modelos estocásticos (Colwell & Hurtt, 1994). Se utilizaron 50.000 muestras de simulación Monte Carlo de tamaños de rango observados sin reemplazo (procedimiento de aleatorización) y con reemplazo (método bootstrap) para calcular las curvas de predicción simuladas con una confianza del 95%. Además, para comprobar si la estructura de los patrones de riqueza de especies no se debe al azar, se realizó una prueba SIMPROF (perfil de similitud) utilizando un procedimiento de permutación en el software PRIMER 6 v.6.1.2 (Clarke et al., 2008).

La hipótesis fuente-sumidero (Pulliam, 1988) se evaluó con un análisis de anidamiento, que calcula el grado de orden en un conjunto de especies mediante una simple matriz de especies-sitio presencia-ausencia, al compararlas con una hipótesis nula adecuada (Ulrich & Gotelli, 2007). Una distribución anidada dará lugar a patrones de distribución no aleatorios, en los que las especies raras sólo estarán presentes en los lugares más ricos en especies, mientras que las especies más comunes estarán presentes en todos los lugares (Ulrich et al., 2009). Para estimar el grado de anidamiento, utilizamos el índice de NODF (Almeida-Neto et al., 2008). La significación estadística para el índice de nidificación NODF se calculó generando un modelo nulo a partir del algoritmo Monte Carlo, comparando los valores observados con una distribución de probabilidad aleatoria. El modelo nulo utilizado en nuestro caso fue el de filas fijas y columnas equiprobables, en el que los totales observados por las filas se mantienen, pero los totales de las columnas varían aleatoriamente (Gotelli, 2000). Para generar una distribución de frecuencias de los datos nulos, se realizaron 50.000 iteraciones. El análisis de anidamiento se

realizó con el programa NODF (Almeida-Neto & Ulrich, 2011) y para la matriz ordenada se utilizó el programa NED (Strona et al., 2014).

Los patrones de endemismo se analizaron mediante un análisis bayesiano del endemismo (BAE) con el método de Monte Carlo Markov Chain para clasificar las áreas en función de sus taxones endémicos compartidos. Los datos de especies por banda producen un filograma que representa conjuntos de áreas anidadas, donde las ramas terminales corresponden a una banda latitudinal de endemismo. Se enraizó el árbol con un área hipotética codificada exclusivamente con ausencias. Los valores de verosimilitud y las hipótesis de relación entre áreas se generaron mediante el modelo M2P con tiempo no reversible (es decir, direccional) utilizando el software BayesPhylogeny 1.0 (Pagel et al., 2004). Este modelo utiliza datos de presencia-ausencia no reversibles en los que la tasa de cambio de 0 a 1 es diferente de la tasa de cambio de 1 a 0 y corresponde al número de especies ganadas en áreas (ramas del árbol), que resultan de los procesos ecológicos de inmigración o de los procesos evolutivos de especiación. El proceso utilizó un millón de árboles muestreados cada 1000 árboles para garantizar la independencia en las muestras sucesivas. Se realizó una detección gráfica de la zona de convergencia de la cadena de Markov en valores de máxima verosimilitud (ML) y se eliminaron todos los árboles anteriores a la zona de convergencia. Con 1000 árboles seleccionados con valores de máxima verosimilitud (ML), se construyó un árbol de consenso utilizando el software BayesTrees1.3 y se editó con el FigTree 1.4.4 (Rambaut, 2023).

Para conocer las relaciones subyacentes entre la riqueza de especies y las variables climáticas, utilizamos una cuadrícula de riqueza de especies con una celda de $0,5^{\circ} \times 0,5^{\circ}$ latitud/longitud y corresponde al número de especies presentes en cada celda, que se aproxima a la densidad de las especies (Rahbek et al., 2007). En este análisis, buscamos reducir la autocorrelación espacial para detectar la influencia del clima y la altitud para determinar la variación en la riqueza de especies. Las variables climáticas fueron las 19 Bioclim de la base de datos WordClim2 (Fick & Hijmans, 2017), todas fueron evaluadas por autocorrelación para seleccionar las variables independientes. Usamos modelos autorregresivos simultáneos (SAM) (Rangel et al., 2010) para estimar los coeficientes de regresión

y evaluar simultáneamente la autocorrelación espacial de cada variable climática junto con la interacción de la temperatura media anual y la precipitación anual. Los análisis geográficos se realizaron con el software DIVA-GIS 7.5.0 (Hijman, 2004) y los análisis de regresión con el software SAM 4.0 (Rangel et al., 2010).

2.4 RESULTADOS

2.4.1. Identificación de linajes hermanos

Concatenamos los marcadores ETS e ITS1&2 y alineamos una matriz de secuencias para 124 especies. La longitud total de la matriz fue de 1184 pb, de los cuales 367 eran variables para la matriz completa y 337 para el ingroup (Tabla 1). De la matriz concatenada alineada, el marcador nuclear no codificante ETS contribuyó con 539 pb (38% de los sitios variables), mientras que el marcador nuclear no codificante ITS1&2 contribuyó con 645 pb (35% de los sitios variables).

Tabla 1. Estadística de alineaciones de secuencias de ADN de 124 muestras para los dos loci utilizados (ETS e ITS1&2) y para la matriz concatenada.

Locus	Largo total	Caracteres variables ingroup	Caracteres variables total	Caracteres informativos parsimonia	Cob. ingroup	Cob. outgroup	% Variabilidad
ETS	539	128	128	63	1	98	35
ITS1&2	645	94	209	123	1	99	57
Matriz concat.	118	337	367	197			
	4						

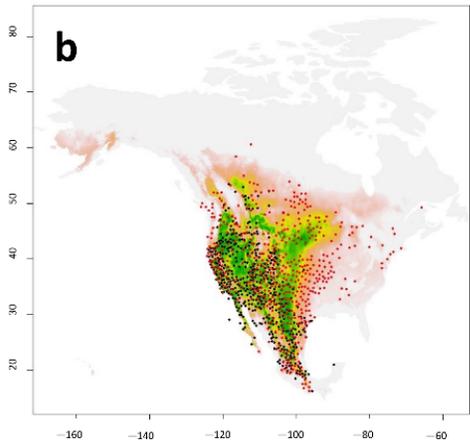
La inferencia filogenética bayesiana arrojó una hipótesis filogenética bien soportada para el "clado norteamericano" de la tribu Astereae (Figura 1a). La topología de la reconstrucción filogenética apoya la monofilia del clado, que incluye los géneros sudamericanos *Haplopappus* y *Grindelia*. Este clado monofilético revela los linajes hermanos de *Haplopappus* y se ramifica en tres clados en una politomía (Figura 1a). Una de las ramas, que representa al género *Haplopappus*, tiene un buen valor ML de soporte (0,74). Las otras dos ramas, que tienen una mayor probabilidad de ser hermanas de *Haplopappus*, incluyen siete géneros dispersos por las ramas con diferentes valores ML de soporte. La segunda de estas ramas, con un buen valor ML de soporte (0,88), incluye grupos que sólo habitan en Norteamérica, concretamente, los géneros *Hazardia* Greene (13 especies), *Lessingia* Cham. (9 especies) y *Benitoa* D.D. Keck (una especie). La tercera rama contiene los géneros norteamericanos *Isocoma* Nutt. (16 especies), *Pyrrocoma* Hook. (14 especies), *Xanthocephalum* Willd. (seis especies) y representantes de *Grindelia* Willd. de Norteamérica y Sudamérica.

2.4.2. Comparación de nicho climático

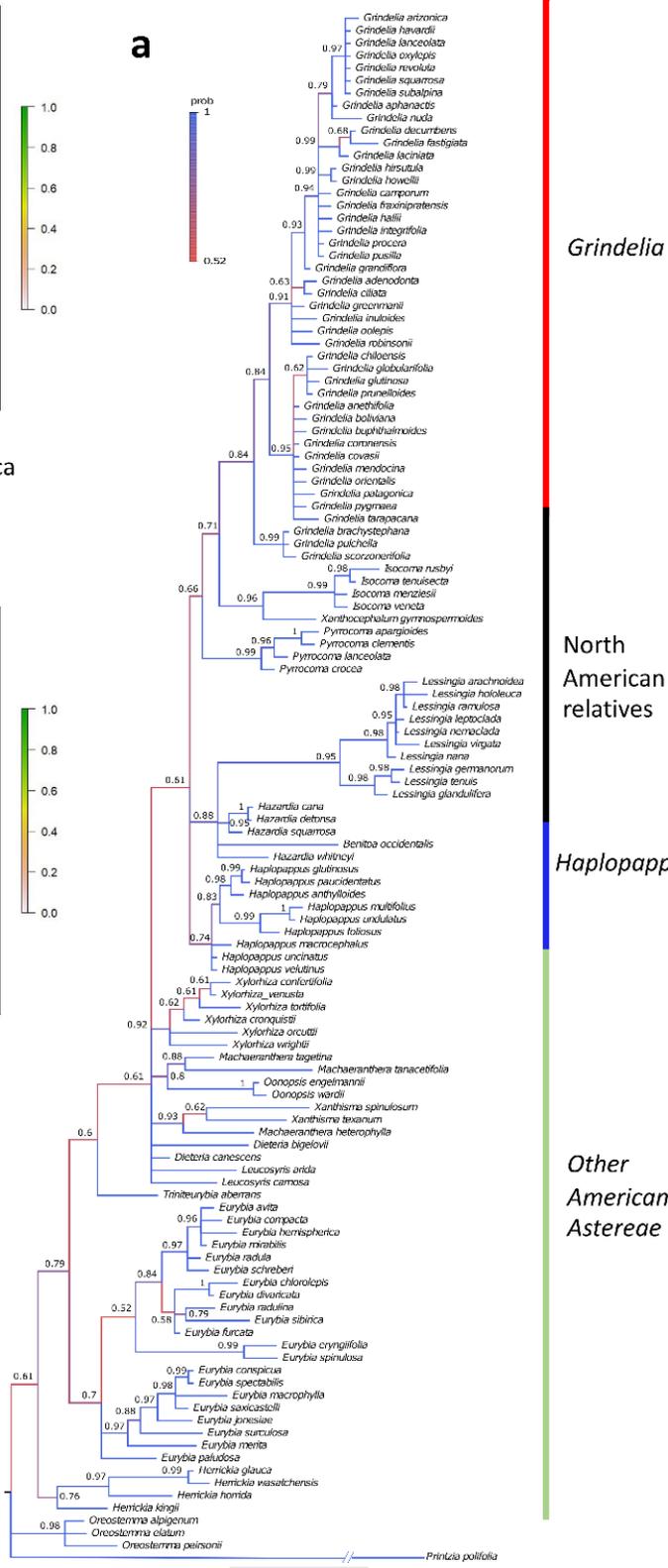
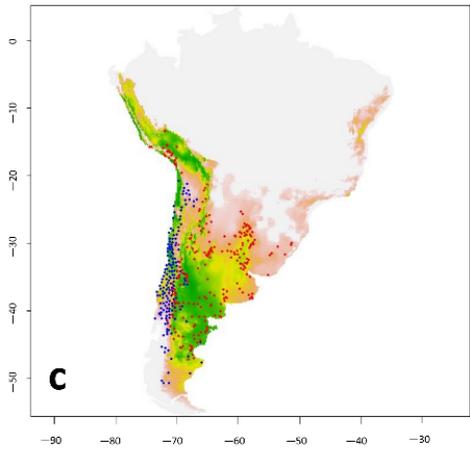
Realizamos una búsqueda de presencias que dio como resultado 10.758 registros. Tras aplicar un umbral de proximidad de 1 km, retuvimos 3353 presencias (Figura 1). Un análisis de componentes principales reveló dos ejes principales, que

explican el 79,66% de la varianza total (Figura 1b, c). Un análisis de la dinámica del nicho climático mostró un notable solapamiento entre los nichos sudamericano y norteamericano (Figura 2c). El índice de solapamiento de Schoener corregido ($D = 0,495$) y el índice no corregido ($D = 0,737$) fueron significativamente superiores a lo esperado por azar. El nicho sudamericano mostró una expansión moderada en dos áreas. El centroide de las condiciones climáticas en Norteamérica se desplazó hacia las nuevas condiciones en Sudamérica a lo largo del eje PC1, mientras que los centroides de las distribuciones de los linajes en Norteamérica se desplazaron ligeramente, pero en la dirección del eje PC2 en el área invadida de Sudamérica (Figura 2c).

El índice de dinámica de nicho señaló índice de estabilidad de 0,863, índice de nicho expandidos de 0,136 y un índice de nichos sin llenar de 0,044. Las pruebas de similitud y equivalencia apoyaron la idea de que los nichos dentro de cada región eran más similares entre sí de lo esperado por azar ($p < 0,001$), en comparación con los nichos simulados al azar en la otra región. En el área invadida, Sudamérica, un área se expandió hacia un grupo de variables bioclimáticas asociadas con la estacionalidad de las precipitaciones, mientras que la segunda área se expandió en dirección opuesta, correlacionada con la estacionalidad de las precipitaciones y el rango anual de temperaturas. En particular, hubo una parte importante del nicho climático de Norteamérica que quedó sin ocupar por los linajes sudamericanos, sobre todo en climas con mayores variaciones diurnas y anuales de temperatura (Figura 2c).



- *Grindelia* in North & South America
- North American relatives
- *Haplopappus* in South America



Grindelia

North American relatives

Haplopappus

Other American Asteraceae

Figura 1. (a) Filogenia molecular de los géneros de la Tribu Astereae distribuidos en América basado en dos loci (marcadores plástidiales) para 124 especies. Las probabilidades bayesianas posteriores se muestran en los nodos y se reflejan en el color de las ramas (de azul oscuro = 1 a rojo = 0,5). La línea vertical describe los linajes monofiléticos, rojo (*Grindelia*), negro (géneros norteamericanos), azul (*Haplopappus*) y verde (otros Astereae americanos) sobre las distribuciones geográficas previstas del clado anfitropical disyunto en América. Los puntos coloreados representan la presencia de especies de *Grindelia* en Norteamérica y Sudamérica (rojo), parientes norteamericanos (negro) y especies sudamericanas (azul). **(b)** Nicho y presencias en Norteamérica. **(c)** Nicho y presencias en Sudamérica.

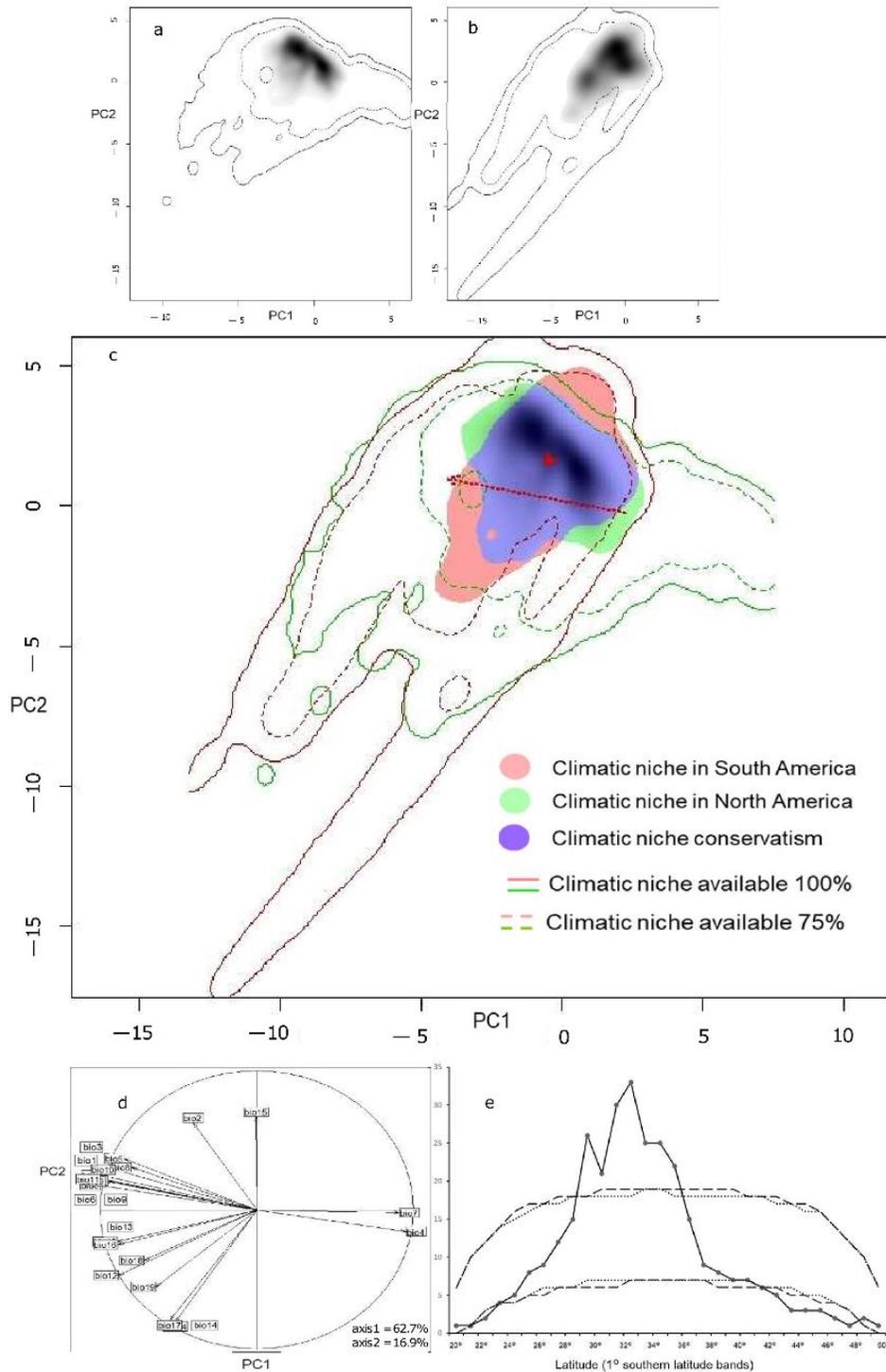


Figura 2. Análisis de componentes principales (ACP). PC1 explica el 62,7% de la varianza de los datos, mientras que PC2 explica el 16,9%. Los nichos climáticos de

los linajes de Norteamérica y Sudamérica se representan en los paneles (a,b), respectivamente, con un sombreado gris que representa la densidad de presencias. En el panel (c), un gráfico muestra el nicho climático de *Haplopappus* y *Grindelia* en Sudamérica (rojo), sus linajes hermanos en Norteamérica (verde), y el color azul indica nichos superpuestos (conservadurismo de nicho). La flecha roja punteada ilustra el desplazamiento del centroide del nicho climático de Norteamérica a Sudamérica, mientras que la flecha roja sólida representa el desplazamiento del centroide de distribución de Norteamérica hacia Sudamérica. (d) Círculo de correlación para la contribución de las variables al análisis, las etiquetas ocultas se proporcionan con una etiqueta adicional. (e) Riqueza de especies encontradas en cada banda de 1° latitud (línea negra con puntos de datos). Las líneas negras discontinuas muestran las curvas de predicción del 95% del muestreo sin reemplazo, y las líneas grises discontinuas con reemplazo.

2.4.3. Estructura de la riqueza y variables explicativas

El linaje monofilético de *Haplopappus* en Sudamérica está geográficamente distribuido en un estrecho cinturón latitudinal, con el centro de su riqueza de especies localizado en Chile central, entre 30° y 34° S (Figura 3a). Los patrones latitudinales y altitudinales en la riqueza de especies de *Haplopappus* mostraron un patrón estructurado. El patrón latitudinal en la riqueza de especies mostró un efecto parcial de dominio medio (Figura 2e). Las comparaciones de los datos empíricos con las curvas de predicción del 95% de las simulaciones, tanto con sustitución como sin ella, mostraron que el 53% (16 de 30 puntos) de los registros empíricos de riqueza caían dentro del rango predicho por el modelo analítico estocástico nulo. Las desviaciones del análisis de simulación se produjeron en la parte central del rango de distribución, entre 30° S y 37° S, una región de gran riqueza y endemismo, donde la acumulación de especies superó los límites de predicción de distribución del 95% del modelo de restricción geométrica. Adicionalmente, la distribución de las especies se desvió levemente de la predicción del modelo en la distribución sur (44° S – 49° S) en la Patagonia argentina y en el

norte de Chile (23° S), presentando menor riqueza en ambos extremos. Un análisis de anidamiento mostró que la distribución latitudinal de la riqueza de especies en *Haplopappus* está significativamente anidada, siendo el valor del índice NODF de 20,28, superior al valor esperado de 9,88 con un intervalo de confianza del 95% entre 9,07 y 10,75, y $p < 0,0001$.

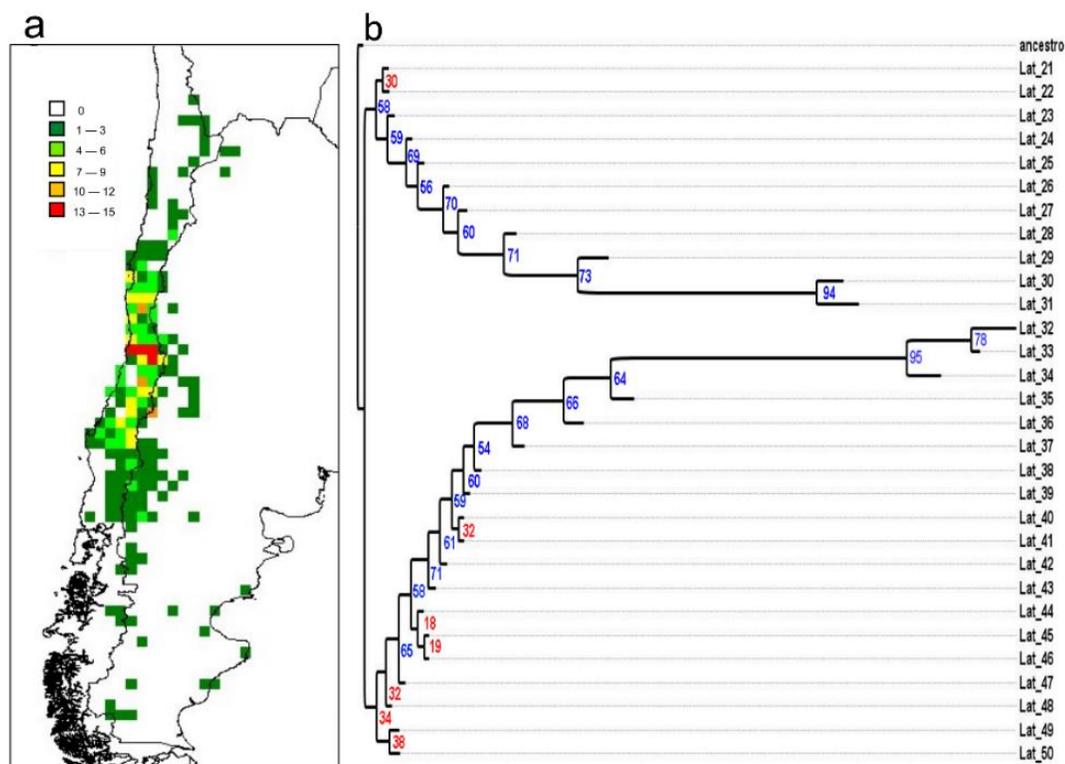


Figura 3. (a) Distribución espacial de la riqueza de especies de *Haplopappus* en Sudamérica en una grilla de $0,5 \times 0,5$ grados de latitud/longitud. Los datos de ocurrencia fueron recopilados de Klingenberg, 2007 y nuestros datos de campo. **(b)** Análisis Bayesiano de Endemismo de la distribución de las especies de *Haplopappus* en bandas latitudinales de 1 grado. Las probabilidades bayesianas posteriores se muestran frente a los nodos y en color, azul $> 50\%$, rojo $< 50\%$. Los valores de latitud están a la derecha y son comunes a ambas figuras.

El análisis bayesiano del endemismo, en el que las longitudes de rama son mayores en las regiones de mayor endemismo, destaca dos grandes zonas de endemismo bien definidas y con buen soporte (Figura 3b). Estas zonas están

separadas en el centro de riqueza, donde, al mismo tiempo, se acumula el mayor número de especies endémicas. La zona septentrional se extiende entre 21° S y 31° S, y la meridional entre 32° S y 50° S. En el filograma, las longitudes de rama más largas se encuentran en el centro del área de distribución, y la longitud de las ramas disminuye bruscamente hacia los extremos norte y sur. La zona sur muestra los niveles más altos de endemismo entre 32° S y 34° S, mientras que la zona norte muestra los niveles más altos de endemismo entre 30° S y 31° S.

Los datos de riqueza de especies mostraron el valor más alto por celda con 15 especies en los 33° S (Figuras 2e y 3a), y una disminución gradual de la riqueza hacia el norte y hacia el sur. El modelo Autorregresivo Simultáneo (SAR) explica el 47% de la varianza ($F = 3,072$, $p < 0,005$) para siete variables explicativas independientes, dos de las cuales fueron significativas en el análisis de regresión: estacionalidad de la temperatura bio4 y temperatura media del trimestre más húmedo bio8 (Tabla 2). La altitud no tuvo un efecto significativo en la variación de la riqueza de especies por celda.

Tabla 2. Estimaciones de los parámetros de siete variables explicativas independientes en el modelo autorregresivo simultáneo (SAR) que explican el 47% de la varianza. La estacionalidad de la temperatura y la temperatura media del trimestre más húmedo resultaron significativas en el análisis de regresión con un valor p inferior al 0,05%.

Variables	SAR Coef.
Rango Diurno Medio (Bio2)	-0,465
Isotermalidad (Bio3)	-0,156
Estacionalidad de temperatura (Bio4)	-0,036 *
Rango anual de temperatura (Bio7)	0,852
Temperatura media anual (Bio1)	0,192
Temperatura media del trimestre más húmedo (Bio8)	-0,181 *
Precipitación anual (Bio12)	-0,001
R ²	0,469

*P ≤ 0,05

2.5 DISCUSIÓN

Nuestros resultados confirmaron la monofilia del clado que contiene los géneros *Haplopappus* y *Grindelia* en Sudamérica y otros 6 géneros de Norteamérica (Figura 1a). También revelamos que los nichos climáticos de las especies de Norteamérica y Sudamérica se solapan en gran medida y son estables (Figura 2a), lo que implica un conservación de nicho a gran escala. Encontramos que *Haplopappus* y *Grindelia* en Sudamérica ocupan un espacio climático similar al ocupado por su linaje hermano norteamericano a pesar de la dispersión a larga distancia. Sin embargo, también detectamos una expansión del nicho en dos direcciones opuestas (Figura 2b,c). La estacionalidad de la temperatura bio4 y la temperatura media del trimestre más húmedo bio8, en consonancia con el clima mediterráneo (Köppen, 1948; Luebert & Pliscoff, 2006), fueron las principales variables climáticas que explican la variación en la riqueza de especies en el diverso género sudamericano *Haplopappus* (Tabla 2).

La inferencia filogenética bayesiana produjo un árbol de consenso de base molecular con ramas con diferente soporte de nodos. La topología de la reconstrucción filogenética identificó los géneros norteamericanos *Hazardia*, *Lessingia*, *Benitoa*, *Isocoma*, *Pyrrocoma*, *Xanthocephalum* y *Grindelia* como linajes hermanos de los géneros sudamericanos *Haplopappus* y *Grindelia*. El árbol filogenético se estructura en tres subclados principales. El primero es el género *Haplopappus*, restringido a Sudamérica, aunque los datos se limitan sólo a 9 de las 70 especies. El segundo, exclusivo de Norteamérica, agrupa tres géneros *Lessingia*, *Hazardia* y *Benitoa*. El tercero, mayoritariamente norteamericano, contiene los géneros *Pyrrocoma*, *Xanthocephalum* e *Isocoma*, y *Grindelia* agrupa las especies norteamericanas y sudamericanas en subclados diferentes. La distribución de *Grindelia* en ambos continentes sugiere una dispersión anfitropical independiente a larga distancia. Aunque una filogenia previa construida para *Grindelia* (Schneider & Moore, 2017) tiene similitudes con la topología presentada

aquí, también tiene diferencias. Mientras que estos autores situaban a *Pyrrocoma* en un clado hermano de *Grindelia*, la reconstrucción filogenética presentada en este estudio sugiere que *Pyrrocoma* está anidada como un linaje basal en la rama que contiene las especies de *Grindelia*. La filogenia de *Grindelia* (Schneider & Moore, 2017) separa las especies norteamericanas de las sudamericanas de forma similar a nuestro análisis. Por lo tanto, ambos análisis filogenéticos son muy coherentes entre sí, excepto en lo que respecta a la posición de *Pyrrocoma*, un género exclusivamente norteamericano. Nuestros resultados proporcionan una fuerte evidencia de un significativo conservación de nicho climático entre las especies sudamericanas de los géneros *Haplopappus* y *Grindelia* y sus linajes hermanos norteamericanos, con una moderada expansión a variables climáticas únicas en Sudamérica que no se encuentran en Norteamérica (Figura 2a,c). Los análisis de nicho climático revelaron un solapamiento significativo entre las dos regiones, y casi ningún cambio en el centroide de la distribución de los linajes (Figura 2c), indicando que *Haplopappus* y *Grindelia* han colonizado un rango de hábitats y climas tal y como predice el nicho climático proyectado de sus parientes cercanos norteamericanos. Esto sugiere que la conservación del nicho climático ha limitado la expansión geográfica dentro de climas análogos entre ambos subcontinentes, mostrando un alto nivel de equilibrio en la distribución (Araújo & Pearson, 2005). Un patrón similar se encontró previamente en la hierba invasora *Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae), que habría alcanzado el equilibrio en un lapso de cien años (Peña-Gómez et al., 2014).

Es probable que la ocupación de hábitats en Sudamérica se vea favorecida por climas análogos a los del subcontinente del norte y el clima más estable del subcontinente sur, donde las influencias oceánicas mitigan los extremos térmicos y de precipitaciones que se dan en Norteamérica (Rundel et al., 1991). El desplazamiento del centroide del espacio de fondo climático de los linajes norteamericanos en comparación con el centroide de los linajes sudamericanos, orientado a lo largo del eje PC1 (Figura 2c), apoya la existencia de climas diferentes. Mientras que el clima norteamericano tiene un amplio rango de variación anual de temperatura, desde inviernos muy fríos hasta veranos calurosos, el clima

sudamericano es más templado, probablemente debido al efecto amortiguador del océano (Moore et al., 2012). Estos resultados sugieren que los clados norteamericanos ocupan un nicho caracterizado por una mayor estacionalidad y un rango de temperaturas más amplio que los clados de Sudamérica.

La expansión del nicho climático en Sudamérica es moderada y se produce en dos dimensiones climáticas diferentes (Figura 2c). Por un lado, el nicho climático del grupo de especies sudamericanas se está expandiendo hacia condiciones caracterizadas por una estacionalidad coordinada de precipitaciones y temperaturas, junto con un rango diurno medio de temperaturas más bajo. Por otro lado, el nicho climático también se está expandiendo en la dirección opuesta, hacia climas caracterizados por una mayor estacionalidad de las precipitaciones y un mayor rango diurno medio de temperaturas. Las primeras condiciones se encuentran en el clima mediterráneo de Chile central (Köppen, 1948; Rundel et al., 1991), mientras que las segundas son típicas de la estepa patagónica y las regiones de gran altitud de los Andes meridionales, que se caracterizan por un clima monzónico (Garreaud et al., 2009).

El patrón biogeográfico de la disyunción anfitropical americana interesa desde hace tiempo a los botánicos (Constance, 1963; Raven, 1963; Simpson et al., 2017;). Una colección de 130 ejemplos ha distinguido tres clases de disyunciones anfitropicales (Raven, 1963): un patrón bipolar con 29 ejemplos, un patrón para linajes templados con 95 casos, y numerosos casos de disyunciones desérticas (Raven, 1963). Algunas disyunciones anfitropicales ocurren entre la misma especie o especies estrechamente relacionadas, como es el caso de *Tiquilia* Pers. (Moore & Jansen, 2006) y *Osmorhiza* Raf. (Wen et al., 2002). Otras disyunciones ocurren en grupos bien diferenciados a nivel de género en ambos continentes, como *Astragalus* L. (Scherson et al., 2008), *Ephedra* L. (Ickert-Bond et al., 2009), *Hoffmannseggia* Cav. (Simpson et al., 2005), *Larrea* Cav. (Lia et al., 2001), entre otros, una revisión detallada en (Wen & Ickert-Bond, 2009).

Los mecanismos explicativos de las disyunciones anfitropicales americanas se han dilucidado para *Tiquilia* utilizando reconstrucciones filogenéticas para los tres linajes principales, siendo necesarios al menos cuatro eventos de dispersión a larga

distancia para explicar su distribución actual (Moore & Jansen, 2006). Un análisis filogenético del género *Hoffmannseggia*, que comprende 21 especies con una distribución anfitropical en Norteamérica y Sudamérica, reveló un origen sudamericano para el linaje, seguido de una división inicial del linaje y dispersiones independientes de Sudamérica a Norteamérica para cada clado. Estas dispersiones ocurrieron en diferentes momentos, lo que implica que el patrón no es el resultado de un único conjunto simultáneo de dispersiones (Simpson et al., 2005). *Lupinus* L. en América es un caso bien documentado, con aproximadamente 260 especies que presentan un rango altitudinal y latitudinal inusualmente alto, así como una rápida tasa de diversificación en plantas (Hughes & Eastwood, 2006). Los datos filogenéticos indican una monofilia bien sustentada del gran clado de *Lupinus* andino, y su posición como grupo hermano de las especies norteamericanas sugiere que su diversificación se produjo tras un único evento de colonización desde Norteamérica. Los autores proponen que la rápida diversificación de *Lupinus* en el altiplano andino no se debió a ningún rasgo morfológico o fisiológico obvio en el género, sino más bien a la disponibilidad de oportunidades ecológicas creadas por la aparición de grandes hábitats tras el levantamiento orogénico y las glaciaciones del Pleistoceno. En el género *Astragalus*, rico en especies, un estudio filogenético apoya dos clados de la especie sudamericana anidados dentro de la especie norteamericana. Esto indica dos invasiones separadas de Norteamérica a Sudamérica. Los clados sudamericanos tienen edades medias muy recientes, pero siguen siendo significativamente diferentes (1,89 y 0,98 My). Las tasas de diversificación son muy altas para ambos clados, confirmando así la ocurrencia de una rápida radiación de plantas en los *Astragalus* sudamericanos. Este hallazgo contribuye a la creciente lista de radiaciones rápidas recientes de plantas en áreas con alta diversidad fisiográfica, como los Andes (Ickert-Bond et al., 2009).

La dinámica ecoevolutiva asociada a la dispersión a larga distancia se ha estudiado en varias regiones, con pruebas tanto de conservación de nicho como de cambio de nicho dentro de los linajes. Se realizó un análisis de la dinámica de nichos para disyunciones biogeográficas en 283 plantas disyuntas del este de Asia y 91 del este de Norteamérica (Yin et al., 2021) en las que se informó de conservación de

nicho. Los autores encontraron una relación negativa significativa entre el solapamiento de nichos y los tiempos de divergencia en las disyunciones de especies por pares, lo que indica un conservación de nichos tras la dispersión a larga distancia y la posterior expansión climática de nichos entre estas especies. Asimismo, se realizó un estudio para evaluar los posibles cambios de nicho entre las regiones de Norteamérica y Sudamérica en cinco especies bipolares del género *Carex* L (Villaverde et al., 2017). El estudio utilizó análisis de solapamiento de nicho para determinar el grado de expansión de nicho climático y ocupación entre las dos regiones. Los resultados indicaron una elevada expansión del nicho climático y bajos niveles de ocupación del nicho entre Norteamérica y Sudamérica, lo que sugiere frecuentes cambios de nicho climático durante la colonización de Sudamérica. La mayoría de las especies han desplazado su nicho de los ocupados en el Norte para colonizar nuevos entornos en el Sur. Los cambios de nicho observados parecen ser consistentes con el tiempo transcurrido desde la colonización. En un estudio realizado sobre 25 especies de plantas desérticas de distribución anfitropical americana, se observaron desplazamientos de nicho climático en 24 de las 25 especies estudiadas. La mayoría de estas especies mostraron un desplazamiento hacia ambientes más frescos y productivos en Sudamérica (Quiroga et al., 2021).

Los análisis del patrón de riqueza de especies en *Haplopappus* proporcionan pruebas convincentes de un gradiente latitudinal no aleatorio en la riqueza de especies, parcialmente influenciado por restricciones geométricas. Específicamente, los niveles más altos de riqueza de especies y endemismo ocurren en las latitudes medias de toda el área de distribución, abarcando desde 30° a 35° S. Esta concentración de especies se encuentra principalmente en Chile mediterráneo, con una riqueza de especies que disminuye hacia hábitats duros para los arbustos, como el hiperárido desierto de Atacama y los bosques templados del sur. El patrón altitudinal de la riqueza de especies muestra una mayor acumulación de especies a 600 m, seguida de una disminución monotonía de la riqueza hacia elevaciones más bajas y más altas. Esto sugiere que los bosques mediterráneos, que tienen una mayor cobertura arbórea que los hábitats de altitud media, junto con

los hábitats alpinos, pueden suponer limitaciones ambientales para la expansión geográfica de este grupo de especies sudamericanas. Estos patrones latitudinales y de elevación son coherentes con la idea de que la conservación del nicho climático es quien los estructura, ya que es más probable que las especies persistan en entornos a los que ya están adaptadas. Por tanto, la concentración de la riqueza de especies en regiones geográficas específicas con condiciones climáticas similares apoya la idea de que la conservación del nicho climático puede estar desempeñando un papel en la configuración de la distribución y diversidad de las especies de *Haplopappus*. Este patrón de alta diversidad en las zonas mediterráneas de Chile entre especies xerofíticas también se ha observado en cactus y geófitas monocotiledóneas (Guerrero et al., 2011; Jara-Arancio et al., 2014).

Además, detectamos un pronunciado patrón de anidamiento en la riqueza de especies de *Haplopappus*, lo que es indicador de una dinámica fuente-sumidero (Pulliam, 1988). Esta dinámica podría estar impulsada principalmente por la interacción entre los procesos de extinción y la posterior recolonización, donde las especies pasan de hábitats favorables y ricos en especies a entornos adyacentes menos óptimos y con menos especies (Ulrich et al., 2009). Las oscilaciones climáticas a gran escala asociadas a periodos glacial-interglacial en el Pleistoceno, pueden haber inducido extinciones en el desierto de Atacama debido a importantes cambios en la vegetación (Díaz et al., 2019).

El estudio del endemismo revela la presencia de dos grandes zonas de endemismo, una situada al norte y otra al sur del área de máximo endemismo y riqueza (Figura 3b). La región de mayor endemismo se sitúa en Chile Central, abarcando desde los 30° hasta los 35° de latitud sur, en un macro bioclima mediterráneo, con marcada estacionalidad, caracterizado por precipitaciones invernales (las mayores precipitaciones ocurren durante el trimestre más frío del año) y sequía estival (las menores precipitaciones ocurren durante el trimestre más cálido). Esta región experimenta un periodo de aridez de un mínimo de dos meses consecutivos (Köppen, 1948). Al norte de esta región de alto endemismo, se desarrolla un macrobioclima tropical cálido, caracterizado por el extenso desierto

costero de Perú-Chile. Este macrobioclima se extiende hasta 300 km entre la costa y los Andes y oscila entre 5° S y 30° S. En la región sureña de la zona de máxima riqueza, el macrobioclima mediterráneo experimenta una transformación gradual hacia el macrobioclima templado, marcado por la ausencia de un periodo estival de déficit hídrico que dure al menos dos meses consecutivos. Esta zona de transición, situada en la interfaz de ambos macrobioclimas, corresponde a la variante Submediterránea del macrobioclima Templado, que se caracteriza por un leve déficit hídrico estival de dos meses consecutivos (Köppen, 1948). Este macrobioclima Templado demarca el límite sur de la distribución de *Haplopappus* a lo largo del margen occidental de la Cordillera de Los Andes. En la región oriental de los Andes existe una zona árida, donde la vertiente oriental de los Andes experimenta subsidencia forzada, lo que resulta en condiciones notablemente secas en la Patagonia Argentina (Garreaud et al., 2009). Esta zona árida contribuye a la distribución de un número limitado de especies de *Haplopappus*. Nuestro análisis sugiere que la expansión de dos linajes distintos hacia nuevos hábitats, originada en un centro de dispersión climáticamente más adecuado, está asociada a la estacionalidad de la temperatura y a la temperatura media durante el trimestre más húmedo, ambas características del bioma mediterráneo.

Conocer las similitudes y diferencias en los espacios ambientales entre especies a través del tiempo es crucial para comprender los patrones de diversidad (Wiens et al., 2010) e identificar los mecanismos o procesos que los impulsan (Wiens et al., 2010; Wiens & Graham, 2005). Los resultados aquí presentados contribuyen a la comprensión de los procesos eco-evolutivos detrás del patrón americano de distribución de especies anfitropicales, permitiéndonos mejorar nuestra comprensión del origen y mantenimiento de la biodiversidad en el sur de Sudamérica.

3. INFERENCIA FILOGENÉTICA PARA LA SISTEMÁTICA Y TAXONOMÍA DEL GÉNERO *HAPLOPAPPUS* (ASTEREA, ASTERACEAE)

3.1 RESUMEN

El género de arbustos Sudamericanos *Haplopappus* es el séptimo más rico en especies de la flora vascular y el segundo en la familia Asteraceae presentes en Chile, es un género bien conocido, pero con dificultades en su identificación y muchas veces es difícil distinguir las especies. El género ha sido revisado desde la morfología con una historia de inestabilidad taxonómica en las especies y en la clasificación, donde las brácteas del involucre y las de la cabezuela tiene un rol principal.

Se analizaron especímenes de *Haplopappus* (51 taxa y 16 morfoespecies) más tres outgroup basándose en la secuenciación de ADN asociada a sitios de restricción y polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) empleando una matriz concatenada de 21.921 SNPs. La reconstrucción filogenética se realizó bajo modelos Bayesianos y generó una filogenia molecular bien soportada.

El análisis filogenético confirma la monofilia del género y, basado en las ramas fuertemente soportadas, se definieron siete clados dentro de *Haplopappus* que producen una clasificación subgenérica diferente a la actual que agrupa taxones no relacionados filogenéticamente.

En nuestro análisis, las especies de *Haplopappus* se agrupan en dos clados de soporte robusto que forman nuestra propuesta de subgénero *Haplopappus* y subgénero *Baylahuen*. El subgénero *Haplopappus* contiene tres clados, nuestra propuesta de sección *Grindeloidae*, *Haplopappus* y *Pinnatifidus* y cinco subclados, nuestra propuesta de series. El Subgénero *Baylahuen* contiene cuatro Clados, nuestra propuesta de sección *Coquimbensis*, *Racemiger*, *Remyanus* y *Baylahuen*) y 11 subclados, nuestra propuesta de series.

Los resultados sugieren que algunas propuestas taxonómicas tienen escaso apoyo filogenético y deben ser mejoradas, como en siete subespecies que aparecen en clados disperso en la filogenia y no están relacionados con la especie típica donde

habían sido colocados. Hemos establecido que *H. integerrimus* (Hook. & Arn.) Hall es sinónimo de *H. punctatus* (Willd.) Hall. Asimismo, hemos identificado once morfoespecies que también demuestran ser linajes independientes y podrían corresponder a nuevas especies.

Sugerimos una clasificación infragénica del género *Haplopappus* informada por la filogenia y presentamos la utilidad de los datos SNPs, obtenidos con el método DarTseq, para elucidar las relaciones filogenéticas entre géneros, especies y niveles taxonómicos infraespecíficos en este grupo taxonómicamente complejo.

3.2 INTRODUCCIÓN

El género *Haplopappus* Cass. pertenece a la familia Asteraceae, que actualmente reporta 43 grupos principales o tribus, donde las Astereae son la segunda tribu más diversa de la familia (Funk, 2009). Las Asteráceas comparten dos rasgos claves que impulsaron su diversificación, la vistosa cabezuela que atrae polinizadores y protege las semillas, y los aquenios, que son eficientes unidades de dispersión arrastradas por el viento que mejoran la movilidad de estas plantas (Panero & Crozier, 2016). Las especies pertenecientes al género *Haplopappus* se caracterizan por ser arbustos perennes erectos o prostrados, cabezuelas con flores del disco amarillas, las flores liguladas, cuando están presentes, también amarillas, aunque excepcionalmente pueden ser rojizas o rojas. El vilano se compone de numerosos pelos cilíndricos, los cuales no se ensanchan en la base y son de longitud desigual. Los capítulos son de tamaño mediano a grande. El número de cromosomas es $n=5$.

La historia del género *Haplopappus* comienza en 1804 con la descripción de *Conyza punctata* Willd, hoy *Haplopappus punctatus* (Willd.) Hall, basado en un ejemplar recolectado en Chile. En 1828 Cassini (Cassini, 1828) publica el género *Aplopappus* (sic) basado en la especie tipo *Aplopappus glutinosus* Willd. colectado por D 'Urville s.n. en Concepción, Chile. La corrección ortográfica para el nombre derivado del griego fue introducida en 1838 por Endlicher (Endlicher, 1838). Después de esto el género fue considerado en las principales revisiones europeas,

una revisión detallada en (Klingenberg, 2007) con un creciente número de especies descritas, cambios de género y diferentes arreglos subgenéricos. En la década de 1920 *Haplopappus* era considerado un gran género que incluía 149 especies de Norte y Sur América, este concepto fue así considerado en la monografía del género (Hall, 1928). Desde la década de 1950, el antiguo gran género norteamericano fue desintegrado en una completa reclasificación en los nuevos géneros *Benitoa* (H.M. Hall) D.D. Keck, *Grindelia* Willd., *Hazardia* Greene, *Isocoma* Nutt., *Lessingia* Cham., *Pyrrocoma* Hook., *Xanthocephalum* Willd. y *Rayjacksonia* R.L. Hartm. & M.A. Lane (Lane & Hartman, 1996), dejando al género *Haplopappus* exclusivamente sudamericano, principalmente en Chile. La naturaleza polifilética de *Haplopappus sensu* Hall fue demostrada por estudios morfológicas, morfología del polen, química de los flavonoides y por estudios del número de cromosomas (Lane & Hartman, 1996)

En Chile, el género ha sido tratado por Jules Remy (Remy, 1849) en la Historia física y política de Chile de C. Gay (Gay, 1845-1854), y para el género *Haplopappus* incluye 30 especies dos secciones, *Leiachaenium* con ocho especies y *Euhaplopappus* con 22 especies, además agrega el género *Pyrrocoma* Hook exclusivamente para cabezuelas discoides con nueve especies y dos secciones *Stichoides* y *Haplopappoides*, la primera con seis especies y la segunda con tres. En total 39 especies en cuatro secciones y dos géneros. En 1894, R. Philippi en su trabajo comprensivo del género (Philippi, 1894), incluye bajo *Haplopappus* 31 especies y dos secciones, *Leiachaenium* con diez especies y aquenio glabro, y *Euhaplopappus* con 21 especies y aquenio peludo. Bajo el género *Haplodiscus* (Benth.) Phil. considera 18 especies. Bajo el género *Steriphe* Phil., considera dos especies. Un total de 4 secciones en cuatro géneros. En todas sus publicaciones, 87 nuevas especies fueron descritas entre los géneros mencionados por Philippi. En 1902, Carl Reiche (Reiche, 1902) incluye en *Haplopappus* 86 especies en cuatro secciones. *Haplodiscus* (*Pyrrhocoma*) con las especies de cabezuelas discoides, *Leiachaenium* de aquenios glabros, *Euhaplopappus* de aquenios peludos y flores liguladas largas y *Steriphe* de aquenios peludos y flores liguladas muy cortas y estériles. En 1928, Harvey Hall (Hall, 1928) en su monografía escrita en USA y solo

revisando ejemplares de herbario, incluye en los *Haplopappus* sudamericanos 75 especies en cuatro secciones *Euhaplopappus* con 37 especies de aquenios peludos y flores liguladas largas, *Steriphe* con 8 especies de aquenios peludos y flores liguladas muy cortas y estériles, *Polyphylla* con 13 especies de brácteas involucrales finas y *Xylolapis* con 9 especies. Otras 13 especies las dejó como insuficientemente conocidas sin asignarlas a secciones. Finalmente, en 2007 Lieselotte Klingenberg (Klingenberg, 2007) realiza una clasificación subgenérica usando un detallado análisis cladístico de caracteres morfológicos. Incluye en *Haplopappus* 56 especies y 9 subespecies, 65 taxa en total, de los cuales nueve son descritos por primera vez. Su clasificación divide el género en tres subgéneros y cinco secciones. El subgénero *Haplopappus* con las secciones *Haplopappus* y *Gymnocoma*, el subgénero *Grindelioidae* con la sección *Grindelioidae* y el subgénero *Baylahuen* con las secciones *Chromochaeta* y *Leiachaenium*. La sección *Haplopappus*, con 22 especies, de brácteas involucrales agudas y las brácteas del pedúnculo subuladas, la sección *Gymnocoma* con 44 especies de brácteas involucrales agudas y más de seis brácteas subuladas en el pedúnculo, la sección *Grindelioidae* con cuatro especies de brácteas involucrales agudas y las brácteas en el pedúnculo similares a hojas, la sección *Chromochaeta* con seis especies de brácteas involucrales de puntas redondas y cóncavas, finalmente la sección *Leiachaenium* con 15 especies de brácteas involucrales de puntas redondas, muy anchas y planas. Esta completa monografía define el alcance actual del género y realiza un análisis crítico de las especies definiendo su morfología, distribución y clasificación subgenérica. En 2018 (García et al., 2018) se describe una nueva especie y revalida otra, dejando para el género 65 taxa, en 58 especies y 9 subespecies y de ellos 51 son endémicos a Chile. Estudios usando marcadores moleculares de DNA nuclear y plástidial han resultado en baja resolución y numerosas politomías (Klingenberg, 2007) o han incluido solo 13 especies (Moore et al., 2012).

En Chile, *Haplopappus* es el séptimo género más rico en especies de la flora vascular y el segundo más rico de los 1.035 géneros de Asteraceae presentes en Chile (Rodríguez et al., 2018). A causa de su riqueza de especies y abundancia, *Haplopappus* es un género bien conocido por los botánicos en Chile, pero con

dificultades en la identificación de las especies. En la primera página de su trabajo comprensivo del género (página 586), Philippi señala: “El género *Haplopappus* es un género muy natural, y un botánico un poco avezado a la clasificación de las plantas reconocerá sin dificultad las que le pertenecen, pero al mismo tiempo es a veces muy difícil distinguir las especies una de otra, por ser ellas muy parecidas entre sí” (Philippi, 1894), y agrega que a veces las descripciones no son adecuadas. *Haplopappus* ocupa una distribución en el borde occidental del cono sur de Sudamérica, desde los 21° Sur en el Desierto de Atacama hasta los 46° Sur en la Patagonia, donde se extiende hacia el océano Atlántico, en un rango de 2,800 kilómetros y altitudinalmente crece desde el nivel del mar hasta 4.000 metros de altitud. En su rango de distribución geográfico, la zona presenta aridez y déficit hídrico (Garreaud et al., 2009). En esta región también se encuentra la cordillera de los Andes que genera condiciones de gradiente climático y heterogeneidad topográfica (Arroyo et al., 1988).

Con el objetivo de investigar la sistemática y aclarar la compleja historia taxonómica del género, así como de conocer sobre las relaciones internas de *Haplopappus*, su vinculación con clados cercanos y la ubicación de las nuevas posibles especies, hemos desarrollado una hipótesis filogenética a nivel de especie basada en datos genómicos de SNPs obtenidos con el método DarTseq. Mediante la filogenia se busca determinar si los tratamientos taxonómicos infragenéricos previos encuentran respaldo en los datos moleculares, evaluar la posición de los taxones infraespecíficos y proponer una clasificación infragénica basada en la filogenia para el género *Haplopappus*.

3.3 METODOLOGÍA

3.3.1 Especies y muestreo de taxa

Nuestro muestreo taxonómico se basó en la monografía del género (Klingenberg, 2007) y las dos especies descritas posteriormente (García et al., 2018) y que alcanza a 58 especies y 9 subespecies, en total 67 taxa publicados. De este

conjunto incluimos en el análisis molecular 52 taxa, 45 especies y seis subespecies. Otras 12 especies no fueron consideradas en el análisis molecular debido a que no encontramos ejemplares en el campo o por problemas en la extracción o secuenciación del ADN. Las especies no incluidas son *H. anthylloides* Meyen & Walp., *H. boelckeii* Tortosa & Adr. Bartoli, *H. decurrens* J. Remy, *H. humilis* (Phil.) Reiche, *H. maulinus* Klingenb., *H. mendocinus* Tortosa & Adr. Bartoli, *H. pusillus* Klingenb., *H. rosulatus* H.M. Hall, *H. schumannii* (Kuntze) G.K. Br. & Clark, *H. setulosus* Klingenb., *H. uncinatus* Phil., *H. undulatus* Klingenb. y *H. villanuevae* Phil. Los 51 taxa alcanzan al 76% de los taxa descritos. Durante el trabajo de campo agregamos 16 morfoespecies que sospechamos podrían ser considerados como especies nuevas como linajes independientes. Como outgroup externo incluimos cuatro especies del género *Grindelia* Willd. y como outgroup lejano a *Symphyotrichum vahlii* (Gaudich.) G.L. Nesom. Los especímenes incluidos en el estudio se muestran en la Tabla 3.

La mayoría del material vegetal fue tomado de plantas creciendo en terreno, principalmente hojas y en algunos casos de raíces. En ocho especies el ADN fue obtenido desde carpetas de herbario CONC. El tejido vegetal se guardó en terreno en bolsas de papel y secado a temperatura ambiente o usando silica gel, luego en laboratorio se almacenó a -80°C, los datos de los ejemplares usados se entrega en Tabla S1.

Los datos de ocurrencia de *Haplopappus* fueron obtenidos de la monografía de género (Klingenberg, 2007) y de la publicación de las especies nuevas (García et al., 2018) y alcanza a 975 ejemplares, a los que agregamos 330 carpetas obtenidas desde nuestro trabajo de terreno para un total de 1305 presencias. Las presencias de 1047 registros de *Haplopappus* fueron usadas para delimitar la distribución de las especies después del análisis de los resultados de la filogenia Tabla S1.

3.3.2 Extracción de ADN, amplificación y obtención de SNPs

Para la extracción del DNA se usó el protocolo de Edwards (Edwards et al., 1991) con modificaciones y apunta a obtener DNA genómico de buena calidad de 0.5 a 1 μg diluido en agua a una concentración mayor a 50 $\text{ng}/\mu\text{l}$ y la relación de absorbancias 260/280 mayor de 1.8. Del tejido vegetal seco se pesaron aproximadamente 20 mg de cada muestra y se molió en un mortero con nitrógeno líquido, se agregaron 500 μL de buffer de extracción y se aplicó 20 segundos de vortex, se centrifugó por 1 min a 13.000 RPM, luego se transfirió 400 μL de sobrenadante a un tubo eppendorf y se agregó 400 μL de isopropanol (100%), se mezcló y se dejó a temperatura ambiente por 2 minutos, se centrifugó por 5 min a 13.000 RPM y se eliminó el sobrenadante, posteriormente agregó 500 μL de etanol (70%) y se centrifugó por 5 min a 13.000 RPM, se eliminó el sobrenadante y se dejó secar, luego del secado se re suspendió en agua libre de RNasas. El ADN extraído se cuantificó usando un espectrofotómetro de micro volumen modelo nanodrop y se verifico su calidad usando electroforesis en gel de agarosa con el primer carril con el patrón de peso molecular de 6 μL y el resto se sembró con una mezcla de 1 μL de buffer de carga y 5 μL de la muestra. La electroforesis se realizó con los siguientes parámetros 80 volt, 400 mAh durante 40 minutos. Finalmente se observó el resultado del gel en el trans iluminador UV. Los datos moleculares del ADN se obtuvieron usando tecnología de secuenciación de alto rendimiento en todo el genoma asociada a sitios de restricción (Rad-Seq). Usamos el método DarTseq (Petroli & Kilian, 2019) implementado por la empresa Diversity Array Technology Pty Ltd en Australia, que genera datos de SNPs en fragmentos presentes en la representación genómica y que selecciona las áreas predominantemente activas de un genoma (secuencia de pocas copias), que son las que contienen la información más útil. Al mismo tiempo, DArTseq enmascara las secuencias repetitivas de menor valor. Lo hace mediante la aplicación de una combinación de enzimas de restricción para fragmentar muestras de ADN de una manera altamente reproducible. Esta metodología ha aplicado frecuentemente en la investigación genómica animal y

vegetal (Zhang et al., 2023; Su et al., 2023), proporcionando datos genómicos de alta resolución a un costo razonable.

Los marcadores DArT se desarrollan mediante el uso de combinaciones de digestiones con enzimas de restricción para reducir la complejidad del genoma, seguidas de secuenciación de próxima generación de representaciones o fragmentos de complejidad reducida para identificar polimorfismos y SNP de ADN que conducen a la producción de miles de loci polimórficos de un solo nucleótido en un solo ensayo incluso con un genoma de referencia limitado (Wang et al., 2017). En el genoma, DArTseq selecciona las áreas predominantemente activas (secuencia de bajas copias), que son las que contienen la información más útil y al mismo tiempo, enmascara las secuencias repetitivas de menor valor, mediante la aplicación de una combinación de enzimas de restricción.

En nuestro análisis fue usado como genoma de referencia *Arabidopsis thaliana* y secuencia mínima de identidad 70% (e-value 0.01). Los datos de SNPs generados por DArT y que usamos en este estudio, son fragmentos de 50 a 60 pares de bases con un polimorfismo informado y usamos la secuencia de alelos en formato de dos filas con la secuencia del alelo de Referencia en la fila Ref (0) y la secuencia del alelo SNP en la fila SNP (1), que se entrega en una tabla (csv) incluyendo datos de identificación de cada SNP, el nucleótido sustituido, la secuencia del fragmento, call rate (proporción de muestras para las que la llamada de genotipo es "1" o "0", en lugar de "-"), frecuencia de heterocigotos y otros estadísticos.

3.3.3 Análisis Filogenético

Los datos genómicos de SNPs co-alélicos fueron manejados usando el ambiente de programación R (R Core Team, 2020) el paquete dartR (Gruber et al., 2018) que permite: cargar los datos generados por DarTseq y proporcionados en archivos delimitados por coma (CSV), aplicar filtros a los datos basados en metadatos de locus como la tasa de llamadas, evaluar el contenido de información o reproducibilidad, asignar individuos a poblaciones, filtrar locus o individuos y

conversión de datos a formatos estándar (ej. fasta). Los datos fueron explorados por calidad usando funciones del paquete dartR y basado en estadísticos de individuos y locus. Se filtro por calidad de lectura en comparación a nivel de individuos, por locus monomórficos que pueden aparecer después de los filtros, overshoot (sobre escritura en el etiqueta) y por datos perdidos (missing data = 0.85) para construir una matriz fasta de SNPs concatenados. El programa elige el alelo con el cambio en la posición del SNPs y en caso que ambos alelos marquen diferencia, se seleccionó uno al azar. Para la reconstrucción filogenética bayesiana usamos el software MrBayes 3.2.7 (Ronquist et al., 2012), con heterogeneidad de tasas de sustitución no ligadas y las frecuencias de bases. Las búsquedas bayesianas se ejecutaron durante 90 millones de generaciones con cuatro cadenas. Consideramos que se alcanzó la convergencia cuando la desviación estándar de las frecuencias de partición se estabilizó bajo 0,001 y el valor de tamaño de muestra efectivo (ESS = 433). Los valores de burn-in se revisaron con el programa Tracer v.1.7.2 (Rambaut et al., 2018) para construir el árbol de consenso. Los árboles se visualizaron y editaron con el programa Figtree v.1.4.4 (Rambaut, 2023) e Inkscape 1.2.1 (www.inkscape.org).

3.4 RESULTADOS

Los datos genéticos generados incluyen 143.595 SNPs (esto es 287.190 lecturas para los dos alelos) para 90 individuos (dos muestras no fueron reportadas). Los datos filtrados por calidad de lectura fueron de 77 individuos y la representación de datos perdidos > 0.87 y que entrego 21.921 SNPs que fueron concatenados en una matriz de 1.345.259 caracteres.

Los árboles filogenéticos obtenidos a partir de ML y BI recuperaron topologías similares y las diferencias se concentraron siempre en uno de los dos clados principales, el clado *Baylahuen*. La reconstrucción bayesiana entregó soporte estadístico para las relaciones evolutivas en el árbol, con valores de probabilidad posterior (PP) entre 0.84 – 1. La mayoría de los nodos entrega PP = 1 y solo en el

clado *Baylahuen*, entrega valores menores en los nodos basales de este clado (PP entre 0,84-0,94), mientras los nodos terminales presentan valor PP=1.

El análisis de la matriz concatenada ha permitido la reconstrucción de una hipótesis de relaciones filogenéticas con alto soporte estadístico para las relaciones evolutivas tanto entre los taxa internos como con el grupo externo (Figura 4).

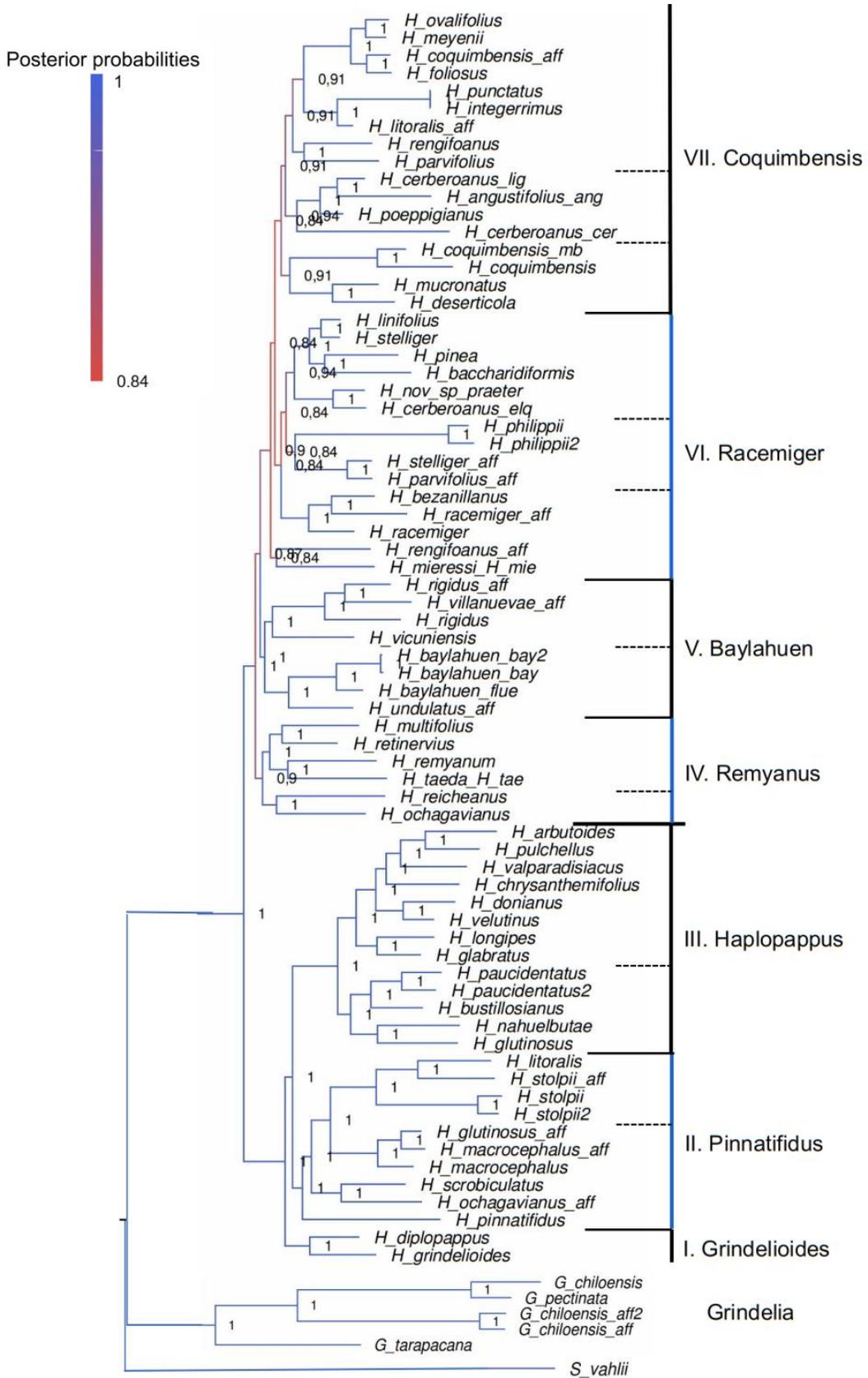


Figura 4 Filogenia molecular de *Haplopappus* basado en 21.921 SNPs para 77 taxones. Las probabilidades bayesianas a posteriori se muestran en los nodos y se reflejan en el color de las ramas (de azul oscuro = 1 a rojo = 0,84). Los números romanos y la línea vertical azul y negra muestra los clados principales dentro de la filogenia separados por líneas horizontales negras. Las líneas horizontales segmentadas indican los clados secundarios. La línea vertical horizontal gruesa separa los sub géneros, *Haplopappus* y *Baylahuen*.

Considerando que nuestro análisis incluye especies formales ya descritas y también morfoespecies no descritas, de aquí en adelante, usaremos el término “especies” para referirnos a las puntas de la filogenia, donde las morfoespecies están anotadas con la terminación “aff.” para identificarlas. Cada vez que nos referimos particularmente a una morfoespecie, expresamos explícitamente esta condición.

El análisis filogenético agrupa las especies de *Haplopappus* en un clado monofilético y que es hermano del clado que agrupa las especies de *Grindelia*. Dentro de *Haplopappus* se reconocen siete clados, identificados con números romanos, incluidos en dos clados principales con PP=1. El primer clado principal incluye tres clados, todos con PP=1. El primer clado (Clado I) incluye dos especies *H. diplopappus* J. Remy y *H. grindelioides* (Less.) DC. El siguiente clado (Clado II) incluye 9 especies *H. ochagavianus* aff., *H. pinnatifidus* Nutt., *H. scrobiculatus* (Nees) DC., *H. glutinosus* aff., *H. litoralis* Phil., *H. macrocephalus* (Less.) DC., *H. stolpii* Phil., *H. stolpii* aff. y *H. macrocephalus* aff. El siguiente clado (Clado III) anida 12 especies *H. bustillosianus* J. Remy, *H. nahuelbutae* Klingenb., *H. glutinosus* Cass., *H. paucidentatus* Phil., *H. arbutoides* J. Remy, *H. chrysanthemifolius* (Less.) DC., *H. donianus* (Hook. & Arn.) Reiche, *H. glabratus* Phil., *H. longipes* Reiche, *H. pulchellus* DC., *H. valparadisiacus* Klingenb. y *H. velutinus* J. Remy.

El segundo clado principal con PP=1 incluye cuatro clados principales. El primer clado con PP= 1 (Clado IV) alberga seis especies *H. ochagavianus* Phil., *H. reicheanus* H.M. Hall, *H. multifolius* Phil. ex Reiche, *H. remyanus* Wedd., *H.*

retinervius (Kuntze) Klingenb. y *H. taeda* Reiche. El siguiente clado con PP=0.87 se divide en dos clados, el primer clado con PP=1 (**Clado V**) incluye cinco especies *H. baylahuen* J. Remy *subsp. baylahuen*, *H. baylahuen subsp. fluehmannii* (Phil.) L. Klingenb., *H. undulatus aff.*, *H. rigidus* Phil., *H. vicuniensis* Klingenb., *H. villanuevae aff.* y *H. rigidus aff.* El siguiente clado con PP=0.9, en la primera división PP=0.84 contiene un clado de dos especies y el segundo clado PP=0.84 se divide y un clado de 10-12 especies, y en conjunto son nombrados **Clado VI** con 14 especies *H. mieresii* P. Medina & Nic. García, *H. rengifoanus aff.*, *H. philippii* (Kuntze) Hall, *H. stelliger aff.*, *H. parvifolius aff.*, *H. baccharidiformis* Klingenb. nueva combinación, *H. linifolius* (Phil.) Reiche, *H. nov sp praeter*, *H. pinea* (Phil.) Reiche, *H. stelliger* J. Remy, *H. cerberoanus aff.*, *H. bezanillanus* (J. Remy) Reiche, *H. racemiger* Klingenb. y *H. racemiger aff.* El clado terminal (Clado VII) PP = 0.84 y soporte interno entre PP = 0.91 y PP = 1, incluye 16 especies *H. angustifolius* (DC.) Reiche *subsp. angustifolius*, *H. cerberoanus* (J. Remy) Reiche *subsp. cerberoanus*, *H. poeppigianus* (Hook. & Arn.) A. Gray, *H. cerberoanus lig.*, *H. coquimbensis* (Hook. & Arn.) Klingenb., *H. deserticola* Phil., *H. mucronatus* Hook. & Arn., *H. coquimbensis mb.*, *H. foliosus* (Hook. & Arn.) Hook. & Arn., *H. litoralis aff.*, *H. meyenii* Walp, *H. ovalifolius* Klingenb. nueva combinacion, *H. parvifolius* (DC.) A. Gray, *H. punctatus* (Willd.) Hall, *H. rengifoanus* J. Remy y *H. coquimbensis aff.*

3.5 DISCUSIÓN

El análisis molecular generó una filogenia cuya topología confirma la monofilia del género, clarifica las relaciones filogenéticas dentro del género, establece la posición de los taxones infraespecíficos y determina la ubicación de las posibles nuevas especies. Se demuestra que la anterior clasificación infragénérica, de sub género y secciones propuesta por Klingenberg (2007), y que recoge las clasificaciones de autores anteriores, no es monofilética y nos proporciona datos que respaldan una nueva propuesta de clasificación infragénérica.

Los resultados recuperan dos clados principales que incluyen siete subclados monofiléticos con fuerte soporte dentro del género *Haplopappus*. Estos clados monofiléticos son la base para establecer una nueva propuesta de clasificación subgenérica que recupere las relaciones naturales, es decir evolutivas, entre las especies (Stuessy, 2009).

El género está claramente separado en dos clados o linajes principales que reconocemos como subgéneros en una propuesta taxonómica. De aquí en adelante los rangos taxonómicos infragénéricos y a nivel de especie de nuestra propuesta de clasificación taxonómica basada en la filogenia, son indicados como nuestra propuesta. Los dos sub géneros es una diferencia con la clasificación anterior (Klingenberg, 2007) que indica tres subgéneros, donde el subgénero *Grindelioidea* Klingenb. está incluido en nuestro subgénero *Haplopappus*. Seis especies del subgénero *Haplopappus* Klingenb. están incluidos en nuestro subgénero *Baylahuen* (*H. poeppigianus*, *H. punctatus*, *H. philippii*, *H. coquimbensis*, *H. ochagavianus* y *H. rigidus*) y una especie del subgénero *Baylahuen* Klingenb. (*H. litoralis*) está incluido en nuestro subgénero *Haplopappus*.

Los clados monofiléticos con fuerte soporte dentro del género (Clados I a VII), corresponden a grupos infragénéricos asimilables al rango taxonómico de Secciones y son diferentes a las propuestas por los autores anteriores basadas principalmente en la morfología (Remy, 1849; Philippi, 1894; Reiche, 1901; Hall, 1928; Klingenberg, 2007).

Entre los resultados de nuestro estudio se demuestra que las especies *H. integerrimus* y *H. punctatus* corresponden a un único linaje, indicando que se trata de la misma especie y se debe realizar la sinonimización correspondiente.

Las tres subespecies *H. multifolius subsp. baccharidiformis*, *H. multifolius subsp. multifolius* y *H. multifolius subsp. ovalifolius* no son recíprocamente monofiléticos y se ubican en clados diferentes, lo que constituye una clara indicación que deben ser tratadas como especies independientes, aquí tratadas como *H. multifolius*, *H. baccharidiformis* y *H. ovalifolius*. Las dos subespecies en *H. foliosus subsp. foliosus* y *H. foliosus subsp. meyenii* no son recíprocamente monofiléticos y se ubican en clados diferentes, por lo que deben ser tratadas como especies independientes, aquí tratadas como *H. foliosus* y *H. meyenii*. Las dos subespecies en *H. cerberoanus subsp. cerberoanus* y *H. cerberoanus* (J. Remy) Reiche *subsp. elquianus* Klingenb. se ubican en clados diferentes, por lo que deben ser tratadas como especies independientes, aquí tratadas como *H. cerberoanus* y *H. elquianus*. Las subespecies en *H. velutinus subsp. longipes* y *H. velutinus subsp. velutinus* no son recíprocamente monofiléticos y se ubican en clados diferentes, por lo que deben ser tratadas como especies independientes, aquí tratadas como *H. longipes* y *H. velutinus*. Los individuos asignados a la especie *H. glutinosus* y *H. glutinosus aff.* incluyen dos linajes que no son recíprocamente monofiléticos y se ubican en clados diferentes, por lo que deben ser tratadas como especies independientes y se debe buscar un nombre para *H. glutinosus aff.*

El único representante del género *Notopappus*, *N. pectinatus*, incluido en el análisis está anidado dentro de las especies de *Grindelia*. Los ejemplares de la especie *Grindelia chiloensis* recogidos en Argentina y en Chile no son recíprocamente monofiléticos y se anidan en clados diferentes, lo que sugiere la existencia de linajes independientes. Cabe señalar que este resultado es de carácter preliminar, dado que la muestra se limitó a cuatro especies y seis individuos del género *Grindelia*. En consecuencia, podría derivar en la necesidad de abordar su tratamiento taxonómico como entidades específicas distintas.

Nuestros análisis reportan 66 linajes independientes, de los cuales siete fueron consideradas como subespecies en (Klingenberg, 2007) y aquí son

considerados linajes independientes y deben ser apropiadamente tratadas como especies taxonómicas. Una especie fue sinonimizada y otra debe ser dividida en dos especies. Los resultados distinguen otros 17 linajes independientes, de los cuales 13 podrían ser descritos como especies taxonómicas.

3.5.1 Propuestas taxonómicas derivadas del análisis filogenético

Propuestas para el género *Grindelia*

El clado de *Grindelia* en nuestro análisis incluyó cuatro especies y a pesar de su escasa cobertura, entrega interesantes novedades. La especie *Notopappus pectinatus* (Phil.) Klingenb esta anidada con alto valor de soporte (PP = 1) dentro del clado *Grindelia*, lo que indica fuertemente la posibilidad de incluirla en el género *Grindelia*. En este caso, el nombre correcto sería *Grindelia pectinata* (Phil.) combinación nueva.

La especie *Grindelia chilensis* (Cornel.) Cabrera, cuyo tipo, *Hoorebeckia chilensis* Cornel, fue inicialmente descrito en el año 1817 (Mussche, 1817) desde un ejemplar originado a partir de semillas recolectadas en Chile “al pie de la cordillera” por Pierre de Grave en 1811, y fue cultivado en el jardín botánico en Gante, Bélgica. La planta utilizada en nuestro estudio, que se ajusta a la descripción morfológica de la especie, fue recolectada en la precordillera de Linares, Región del Maule, Chile, y corresponde aproximadamente al sitio original del espécimen tipo. Este ejemplar está anidado en un clado separado de otro espécimen identificado como *Grindelia chilensis* de acuerdo a su morfología y distribución, pero recolectado en Malargüe, Mendoza, Argentina y que es considerado como la especie *G. chilensis* por los botánicos contemporáneos (Bartoli & Tortosa, 2003). Nuestro hallazgo obligaría a reservar el nombre *Grindelia chilensis* (Cornel.) Cabrera para el linaje que crece en Chile y buscar un nuevo nombre entre los disponibles para el linaje que crece en Argentina. De acuerdo al principio de prioridad del código de nomenclatura botánica (Turnland et al., 2018), el nombre más antiguo disponible para la especie conocida como *Grindelia chilensis* (Cornel.) Cabrera en Argentina es *Grindelia speciosa* Gillies ex Hook. & Arn. y el nombre

Grindelia chiloensis (Cornel.) Cabrera quedaría reservado para la especie que crece en Chile, en el lugar donde fue recolectado el tipo de la especie

Propuestas para el género *Haplopappus*

Desde la filogenia del género desarrollamos una propuesta de clasificación subgenérica que incluye las categorías taxonómicas de subgénero, sección y serie (Turnland et al., 2018). La creación de series se justifica a partir del análisis de diversificación del capítulo 4, donde las secciones y series ocupan espacios ecológicos climáticos y geográficos particulares, condición que refuerza la creación de estas categorías taxonómicas. En la Figura 5 fotos de 16 plantas, una de cada serie de la propuesta taxonómica.

Subgénero *Haplopappus* Klingenb. modificado

Dentro de *Haplopappus* se reconocen dos clados principales con alto soporte (PP = 1) y que son reconocidos como los dos subgéneros en que ordenamos nuestra propuesta para la sistemática del género (Figura 1, Tabla 3).

El primer clado con fuerte soporte (BS = 1) incluye 23 especies entre ellas *H. glutinosus* Cass. que es la especie tipo del género, por esta razón debe ser nombrada Subgénero *Haplopappus*. Este subgénero corresponde solo en parte al subgénero de Klingenberg (2017). Las Secciones están señaladas y nombradas, mientras que las series solo están señaladas en el árbol filogenético de la Figura 1.



Figura 5 Especies de *Haplopappus* creciendo en el campo, de arriba hacia abajo y de izquierda a derecha, *H. grindelioides*, *H. bustillosianus*, *H. velutinus*, *H. scrobiculatus*, *H. cerberoanus*, *H. parvifolius*, *H. stolpii*, *H. coquimbensis*, *H. philippii*, *H. pinea*, *H. mieresii*, *H. bezanillanus*, *H. ochagavianus*, *H. remyanus*, *H. baylahuen* y *H. rigidus*. Fotos Marcelo Rosas.

Sub género	Sección	Serie	especie	
Hapopappus	Grindelioidae	Grindelioidae	<i>H. diplopappus</i>	<i>H. grindelioides</i>
	Haplopappus	Haplopappus	<i>H. bustillosianus</i>	<i>H. nahuelbutae</i>
			<i>H. glutinosus</i>	<i>H. paucidentatus</i>
		Velutinus	<i>H. arbutoides</i>	<i>H. chrysanthemifolius</i>
			<i>H. donianus</i>	<i>H. glabratus</i>
			<i>H. longipes</i>	<i>H. pulchellus</i>
	Pinnatifidus	Pinnatifidus	<i>H. ochagavianus aff.</i>	<i>H. pinnatifidus</i>
			<i>H. scrobiculatus</i>	
		Stolpii	<i>H. glutinosus aff.</i>	<i>H. litoralis</i>
			<i>H. macrocephalus</i>	<i>H. stolpii</i>
		<i>H. stolpii aff.</i>	<i>H. macrocephalus aff.</i>	
Baylahuen	Coquimbensis	Cerberoanus	<i>H. angustifolius ang</i>	<i>H. cerberoanus cer</i>
			<i>H. poeppigianus</i>	<i>H. cerberoanus lig</i>
		Coquimbensis	<i>H. coquimbensis</i>	<i>H. deserticola</i>
			<i>H. mucronatus</i>	<i>H. coquimbensis mb</i>
		Parvifolius	<i>H. foliosus</i>	<i>H. litoralis aff.</i>
			<i>H. meyenii</i>	<i>H. ovalifolius</i>
	<i>H. parvifolius</i>		<i>H. punctatus</i>	
	<i>H. rengifoanus</i>		<i>H. coquimbensis aff.</i>	
	Racemiger	Mieresii	<i>H. mieressi</i>	<i>H. rengifoanus aff.</i>
		Philippii	<i>H. philippii</i>	<i>H. stelliger aff.</i>
			<i>H. parvifolius aff.</i>	
		Pinea	<i>H. baccharidiformis</i>	<i>H. linifolius</i>
			<i>H. nov sp praeter</i>	<i>H. pinea</i>
			<i>H. stelliger</i>	<i>H. cerberoanus aff.</i>
	Racemiger	<i>H. bezanillanus</i>	<i>H. racemiger</i>	
		<i>H. racemiger aff.</i>		
	Remyanus	Reicheanus	<i>H. ochagavianus</i>	<i>H. reicheanus</i>
		Remyanus	<i>H. multifolius</i>	<i>H. remyanus</i>
<i>H. retinervius</i>			<i>H. taeda</i>	
Baylahuen	Baylahuen	<i>H. baylahuen bay</i>	<i>H. baylahuen flu</i>	
		<i>H. undulatus aff.</i>		
	Vicuniensis	<i>H. rigidus</i>	<i>H. vicuniensis</i>	
		<i>H. villanuevae aff.</i>	<i>H. rigidus aff.</i>	

Tabla 3 Propuesta de clasificación infragenerica para el Género *Haplopappus*, donde se presentan las categorías taxonómicas fundamentadas en clados monofiléticos. Los nombres de las categoría son de referencia y deben ser formalizados en una publicación formal de acuerdo al código de nomenclatura botánica.

Sección *Grindelioidae* Klingenb. modificado

El clado subgénero *Haplopappus* se divide en dos ramas, una de ellas con dos especies del sur de Chile, es el **Clado I** y corresponde a la propuesta de sección ***Grindelioidae***, incluye a *H. diplopappus* y *H. grindelioides*, la primera crece entre -32.8° y -36.0° lat. y la segunda desde 35.9° a -39.6° lat., ambas en la precordillera de Los Andes a 1800 y 1500 m de altitud promedio respectivamente. Las dos especies son arbustos bajos, poco lignificados, que viven en arenas volcánicas o asociados con rocas o pedregales, en su aspecto general recuerdan a *Grindelia chiloensis*.

La sección y subgénero *Grindelioidae* de la clasificación anterior (Klingenberg, 2007) incluye a *H. grindelioides* y agrega *H. macrocephalus* que en nuestro árbol filogenético está incluido en otra sección.

Sección *Pinnatifidus*

La siguiente rama se divide en dos clados con fuerte soporte (BS = 100), cada uno de ellos corresponde a un clado.

El **Clado II** corresponde a la propuesta de **sección *Pinnatifidus***, que agrupa nueve especies y habita en el centro y sur de Chile. Esta sección se divide en dos ramas con alto soporte (PP=1).

El clado que incluye especies de la parte norte del rango de la sección es nuestra propuesta de **serie *Pinnatifidus*** nov ser. formada por tres especies *H. scrobiculatus*, *H. ochagavianus aff.* y *H. pinnatifidus*.

H. ochagavianus aff. cuyo aspecto recuerda al de *H. ochagavianus*, pero esa especie pertenece al sub género *Baylahuen*, es decir son linajes distantes. *H. ochagavianus aff.* y *H. scrobiculatus* son arbustos bajos, de hojas anchas, que tienden a formar cojines hojosos de donde asoman los pedúnculos que sostienen capítulos solitarios ligulados, crecen en la cordillera o en cerros isla entre 2000 y 3000 m de altitud.

H. pinnatifidus es también un arbusto bajo, pero de hojas angostas, ramas ascendentes, de aspecto compacto, de donde asoman los pedúnculos más grandes

y rígidos que sostienen capítulos solitarios ligulados, crece en suelos secos o pedregales en el pie monte de la cordillera entre los 600 a 1200 m de altitud.

El otro clado en la sección *Pinnatifidus* es nuestra propuesta de **serie *Stolpii*** nov ser. que contiene seis especies *H. glutinosus aff.*, *H. litoralis*, *H. macrocephalus*, *H. macrocephalus aff.*, *H. stolpii* y *H. stolpii aff.* La serie se distribuye desde Santiago hacia el Sur, todas las especies tienen amplia distribución latitudinal y ocupan en matorral del valle central principalmente entre 200 y 600 m de altitud y bajo los 1000 m. Son arbustos bajos, algunos casi prostrados como en *H. macrocephalus* y *H. glutinosus aff.*

H. glutinosus aff. crece en el sur de Chile, desde los 800 a los 1600 m de altitud en la cordillera de los Andes, asociada a los arenales volcánicos. Esta especie corresponde a los ejemplares de cordillera identificados como *H. glutinosus* en los herbarios, es decir son muy parecidas morfológicamente, sin embargo, *H. glutinosus* en nuestro estudio está incluido en otra Sección, la sección *Haplopappus* del mismo sub género y crece a menor altitud, en los arenales desde la costa, donde fue recolectado el Tipo, hasta los 400 m de altitud. Es necesario estudiar la morfología y buscar un nombre para esta especie críptica detectada con datos moleculares.

H. macrocephalus aff. corresponde a ejemplares plateados de *H. macrocephalus*, solo hemos detectado dos ejemplares hasta el momento, y aparece en la filogenia en un clado independiente e intermedia entre *H. macrocephalus* y *H. glutinosus aff.*, lo que sugiere que este presunto linaje puede ser una especie independiente con introgresión de la especie más sureña y de la cordillera.

También en el sur en el valle central se encuentra *H. stolpii* y *H. stolpii aff.* que en la filogenia aparecen en clados separados y no son recíprocamente monofiléticos. Son arbustos erguidos de hojas angostas y crecen desde los -38°, Angol a los -33° de latitud, cerca de Santiago. Los ejemplares del sur son más bajos y compactos y hacia el norte son más altos, leñosos y erguidos. Las plantas del sur incluyen el lugar del tipo, por lo que debería conservar el nombre *H. stolpii* y los

ejemplares desde Talca al Norte correspondería a otra especie, *H. stolpii aff.* en nuestro estudio.

Un caso especial en la sección es *H. litoralis*, que crece en la parte norte de la distribución, exclusivamente por las planicies costeras, en cierto modo invadiendo el área de distribución del otro subgénero *Baylahuen*. Es un arbusto bajo, con aspecto de hierba perenne, con grandes hojas basales en modo de roseta desde donde se levantan 2 o 3 ramas con escasas hojas, poco ramificadas y con los capítulos ligulados en los extremos. En la temporada de sequía las hojas y ramas se secan y la planta pasa desapercibida.

La clasificación anterior (Klingenberg, 2007) incluye a seis de estas especies en tres secciones diferentes *Gymnocomma*, *Haplopappus* y *Leiachaenium*.

Sección *Haplopappus* Klingenb. modificado

El **Clado III** incluye doce especies y corresponde a nuestra propuesta de **sección *Haplopappus***. El clado se divide en dos ramas y cada una corresponde a una propuesta de serie en este estudio.

Un clado agrupa ocho especies y es nuestra propuesta de **serie *Velutinus*** nov ser., la integran las especies *H. arbutoides*, *H. chrysanthemifolius*, *H. donianus*, *H. glabratus*, *H. longipes*, *H. pulchellus*, *H. valparadisiacus* y *H. velutinus*. La serie presenta amplia distribución desde la Región de Coquimbo (-30.8° lat.) hasta la Región del Maule (-36.2°lat.). Son arbustos erguidos, altos de 0,6 hasta más de un metro, excepto *H. glabratus* que es más bajo, acostado y vive en la cordillera a 2000 m de altitud.

H. pulchellus y *H. arbutoides* tienen amplia distribución, el primero crece desde -30.8° lat., en Ovalle hasta -33.9° lat. cerca de Rancagua en el valle central entre 100 a 900 m de altitud. La segunda especie se encuentra desde Ovalle (-30.8°lat.) a Curicó (-35.2°lat.), pero por la cordillera entre los 1000 a 2000 m de altitud.

H. valparadisiacus, *H. donianus* y *H. chrysanthemifolius* tienen distribución más estrecha en la zona central de Chile. *H. valparadisiacus* crece en una estrecha franja costera, bajo los 240 m de altitud en un rango de unos 300 km entre Los Vilos

(-31.7° lat.) a Pichilemu (-34.5° lat.), *H. donianus* es un estrecho endemismo de la zona central y crece en las laderas secas de los cerros del Valle Central hasta los 1000 m de altitud, *H. chrysanthemifolius* es también un estrecho endemismo de la zona costera de la zona central alrededor de Valparaíso en un rango latitudinal de apenas 50 km y hasta 20 km hacia el interior, entre la costa y los 400 m de altitud.

H. velutinus y *H. longipes* son arbustos erguidos, frecuentes y de amplia distribución. En la clasificación de Klingenberg (2007) ambas taxa son considerados sub especies de *H. velutinus*, pero en nuestro estudio se recuperan en ramas independientes de la filogenia, *H. velutinus* es especie hermana de *H. donianus* y *H. longipes* es especie hermana de *H. glabratus*, y al ser linajes independientes deben ser consideradas en el rango de especie. *H. velutinus* crece desde La Campana en la zona central (-32.9° lat.) hasta Linares (-36.1° lat.), unos 350 km de rango latitudinal, en alturas medias y precordillera, entre los 500 y los 1800 m de altitud. *H. longipes* tiene una distribución más pequeña, de unos 120 km de rango latitudinal, es menos frecuente y crece a mayor altura, de los 1000 a los 2300 m de altitud.

H. glabratus es un arbusto más bajo y de la alta cordillera desde los 1700 a los 2800 m de altitud, crece desde la Región de Valparaíso hasta la Región del Maule.

El clado alterno incluye cuatro especies es nuestra propuesta de **serie *Haplopappus*** nov ser., con las especies *H. bustillosianus*, *H. glutinosus*, *H. nahuelbutae* y *H. paucidentatus*. Al ser *H. glutinosus* la especie tipo del género, las categorías entre especie y género deben conservar el nombre del género, de acuerdo al Código internacional de nomenclatura botánica (Turnland et al., 2018). La serie tiene amplia distribución y es la más sureña dentro del género, desde la Región del Maule (-35.3° lat.) hasta la Región de Aysén (-46.2° lat.). Son arbustos bajos, forman un tapiz cerca del suelo, con ramas cortas hojosas de donde se elevan los pedúnculos que sostiene un capítulo solitario ligulado.

H. glutinosus tiene una distribución amplia desde la Región del Ñuble (-35.4° lat.) a la Región de los Ríos (-43.7° lat.), crece asociado a las dunas litorales y a los arenales de origen volcánico, bajo los 400 m de altitud.

H. nahuelbutae es un estrecho endemismo en cerros isla del valle central, como en la cordillera de Nahuelbuta, crece a mayor altura entre los 800 a los 1300 m.

H. paucidentatus y *H. bustillosianus* son especies de amplia distribución en la precordillera andina, aunque no son frecuentes, crecen desde el Río Maule (-35.3° lat.) hasta la Región de Los Lagos (-43.6° lat.).

Las especies incluidas en la sección *Haplopappus* en nuestro estudio, están todas incluidas en la misma sección *Haplopappus* en la clasificación anterior (Klingenberg, 2007), pero que incluye especies de nuestra sección *Grindelioideae* y *Pinnatifidus* e incluso incorpora cinco especies que en nuestro estudio pertenecen al sub género *Baylahuen*.

Subgénero *Baylahuen* Klingenb. modificado

El clado alterno de la primera división en el género es nuestro Subgénero *Baylahuen* que contiene 43 especies ordenadas en cuatro propuestas de secciones y 11 propuestas de series.

El subgénero *Baylahuen* de Klingenberg (2007) corresponde en parte a nuestra clasificación y seis especies incluidas en el subgénero en nuestro estudio, fueron puestos en el sub género *Haplopappus* por Klingenberg, *H. rigidus*, *H. poeppigianus*, *H. coquimbensis*, *H. punctatus*, *H. philippii* y *H. ochagavianus*, además, *H. litoralis* que fue anteriormente incluido en el sub género *Baylahuen*, debe pasar al sub género *Haplopappus*.

Sección *Remyanus* nov sec.

El clado basal del subgénero *Baylahuen* es el **Clado IV** y corresponde a nuestra propuesta de **sección *Remyanus*** nov. sec. e incluye seis especies. La rama se divide en dos clados y cada una corresponde a una propuesta de serie en nuestro estudio.

Un clado agrupa dos especies *H. ochagavianus* y *H. reicheanus* y es nuestra propuesta de **serie *Reicheanus*** nov. ser., ambas especies tienen una distribución muy restringida en la zona central de Chile, en cerros isla en el valle

central y crecen entre los 1300 y los 2000 m de altitud. Son arbustos bajos de hojas anchas dentadas y capítulos ligulados.

El clado alterno incluye cuatro especies es nuestra propuesta de **serie *Remyanus*** nov. ser., con las especies *H. multifolius*, *H. remyanus*, *H. retinervius* y *H. taeda*. Las especies en la serie son muy resinosas y tienen capítulos discoideos, esto es solo con flores tubulares, sin flores liguladas en los márgenes.

H. remyanus y *H. taeda* son especies hermanas alopátricas y comparten un hábito similar, son arbustos bajos con el follaje agrupado en la parte inferior desde donde se elevan largos pedicelos con el capítulo discoideo solitario en el extremo. *H. taeda* crece en la cordillera al sur de Santiago (-32.9° lat.) hasta la cordillera de Curicó (-35.2° lat.) entre los 1300 y 1800 m de altitud, mientras que *H. remyanus* crece en la cordillera de la Región de Coquimbo desde el Río Turbio (-29.9° lat.) hasta el Río Choapa (-31.7° lat.) entre los 1700 y 2400 m de altitud.

Sección *Baylahuen* nov. sec.

El siguiente linaje es el **Clado V** (PP=0.87), que incluye siete especies y corresponde a nuestra propuesta de **sección *Baylahuen***. El clado se divide en dos clados de alto soporte (PP=1) y cada una corresponde a una propuesta de serie en nuestro estudio.

Un clado anida tres taxa, es nuestra propuesta de **serie *Baylahuen*** nov ser., con los taxa *H. baylahuen* subsp. *baylahuen*, *H. baylahuen* subsp. *fluehmannii* y *H. undulatus* aff. La serie se distribuye en la cordillera de Los Andes en la Región de Coquimbo y en el sur de la Región de Atacama. Son arbustos de tamaño mediano, de ramas erectas, abundante follaje muy resinoso desde donde se levantan los pedúnculos que sostienen los capítulos ligulados y solitarios.

H. baylahuen subsp. *baylahuen* crece principalmente en la Región de Coquimbo (-28.5° lat.) hasta la cordillera de Ovalle (-30.9° lat.), entre 2100 m y 3300 m de altitud, también crece en Argentina. *H. baylahuen* subsp. *fluehmannii* crece en la parte norte de la distribución de la especie, en cordillera desde Vallenar (-28.8° lat.) hasta El Salvador (-26.9° lat.), entre 2500 m y 3300 m de altitud.

H. undulatus aff. es una posible nueva especie de distribución restringida en la cordillera del Río Elqui y separada del rango de su especie hermana *H. baylahuen*. Su hábito es cercano a *H. baylahuen*, aunque menos rígido y más flexible, las brácteas con aspecto de hoja en el pedúnculo del capítulo recuerdan las de *H. undulatus*.

El clado alterno incluye cuatro especie y corresponde a nuestra propuesta de **serie *Vicuniensis*** nov ser., con las especies *H. rigidus*, *H. rigidus aff.*, *H. vicuniensis* y *H. villanuevae aff.* Esta serie ocupa el rango más norteño de todo el género, expandiéndose en el ultra árido desierto de Atacama. Son arbustos bajos, resinosos, de tallos levantados, pueden alcanzar más de un metro de diámetro, con grandes dientes en la hoja. Las especies conocidas hasta ahora como *H. rigidus* y *H. villanuevae* forman un grupo de al menos tres linajes alopátricos, genética y morfológicamente distinguibles. En nuestro estudio incluimos 4 individuos de diferentes localidades bajo estos nombres.

H. villanuevae aff es la especie septentrional en la serie, el ejemplar fue recolectado en el cerro Pajonales (-22.0° lat.) a 3400 m de altitud. Esta especie crece desde la cordillera de Iquique (-20.7° lat.) hasta Toconce entre 3000 a 3800 m de altitud. Su hábito es de arbustos hojosos, redondeados, bajos (0.4 m), de tamaño pequeño a mediano (0.4 a 1.5 m diámetro.), con abundantes capítulos ligulados. Este ejemplar y otros del rango fueron identificados por morfología como *H. villanuevae*.

H. rigidus aff. crece más al sur que la especie anterior, hacia San Pedro de Atacama y el Salar de Atacama, para este linaje tomamos dos ejemplares, uno en Machuca (-22.7° lat.) y el otro en Socaire (-23.6° lat.) a 3600 m y 3100 m de altitud respectivamente. Esta linaje crece desde Machuca (-22.7° lat.) hasta Peine (24.8° lat.), entre 3000 m a 3900 m de altitud. Su hábito es algo similar a la especie anterior, pero las ramas son más erguidas, más altas y con más follaje. Consistentemente la identificación de los ejemplares de esta especie usando el tratamiento anterior (Klingenberg, 2017), mostraban caracteres de ambas especies (*H. Villanueva* y *H. rigidus*) y eran anotados como presuntos híbridos. Ejemplares de estas localidades

también fueron anotados como presuntos híbridos en el tratamiento anterior (Klingenberg, 2007)

H. rigidus fue asignado a un linaje de distribución restringida que crece al sur y al interior del desierto de Atacama, en la Cordillera de Domeyko, el ejemplar fue recolectado en Pastos Largos (-25.2° lat.) la localidad del tipo de la especie. Corresponde a un estrecho endemismo al oeste del Parque Nacional Llullaillaco y tenemos tres registros entre (-24.7° lat.) y (-25.2° lat.), entre 3400 y 3600 m de altitud. Su hábito, aunque algo similar a los dos linajes anteriores, es inconfundible por sus hojas más angostas y agudamente dentadas y por las brácteas del capítulo no revolutas y menos glandulosas.

Estos tres linajes con diferencias genética, morfológica y de distribución, aparecen en la filogenia en un clado, es decir son recíprocamente monofiléticos, por lo que no pueden ser reconocidos como especies independientes hasta el momento.

Otra especie, aparentemente no incluida en nuestro estudio es *H. villanuevae* Phil., que fue originalmente descrita a partir de un espécimen recolectado en Acerillos (-26.1° lat.) ubicado a 18 km al norte de El Salvador, en la Región de Atacama, aproximadamente 95 km al sur de la especie previamente mencionada. Los registros de esta especie abarcan hasta la cordillera de Copiapó (-27.5° lat.) a altitudes que oscilan entre 2300 m y 3800 m. Esta notable diferencia en la distribución nos hace sospechar que es un linaje independiente de los ejemplares asignados por morfología a *H. villanuevae*, pero recolectados muy al norte del grupo principal de ejemplares de la especie. Dada la estrecha distribución geográfica que incluye a tres especies genéticamente distintas, pero que presentan desafíos en la identificación basada en rasgos morfológicos, y considerando la ausencia de ejemplares del lugar tipo o dentro de su rango de distribución en nuestra muestra, hemos optado por excluir a la especie *H. villanuevae* Phil. de nuestro estudio.

La especie más sureña del clado es *H. vicuniensis*, crece en un estrecho rango en la cordillera de la Provincia de Elqui entre Baños del Toro (-29.8° lat.) hasta Cochiguaz (-26.1° lat.) entre 1000 a 3200 m de altitud. Es un arbusto con el follaje suelto y hojas de bordes ondulados.

En la clasificación anterior (Klingenberg, 2007) incluyó nuestras especies en la sección *Leiachaenium* y sorprendentemente a *H. rigidus* en el sub género *Haplopappus*.

Sección *Racemiger* nov sec.

El siguiente linaje es el **Clado VI**, con soporte algo menor (PP=0.84), incluye 14 especies y corresponde a nuestra propuesta de **sección *Racemiger***. Esta sección agrupa dos nodos sucesivos, de modo que no es completamente monofilética, pero agrupa especies muy cercanas. En algunas reconstrucciones bayesianas este linaje aparece monofilético. La sección alberga cuatro propuestas de series.

El primer clado incluye dos especies y es nuestra propuesta de **serie *Mieresii*** nov. sec. con dos especies *H. mieresii* y *H. rengifoanus aff.* Esta serie corresponde al linaje basal de la sección *Racemiger* y del Clado VII.

H. mieresii crece en la Provincia de Choapa entre Aucó (-31.5° lat.) y Tilama (-32.0° lat.), entre 300 m y 1500 m de altitud en quebradas y laderas más húmedas. Existe un registro en Hurtado (-30.2° lat.), unos 140 km más al norte, lo que ampliaría el rango de la especie. *H. mieresii* es un arbusto alto (1.2 a 1.6 m), con hojas anchas y fuerte dentadas, de pocas ramas delgadas que se dividen hacia el ápice en pedúnculos hojosos que sustentan capítulos ligulados solitarios. *H. rengifoanus aff.* corresponde a una nueva especie que crece en los alrededores de Andacollo (-30.2° lat.) constituyendo un muy estrecho endemismo de apenas unos 100 km². Es un arbusto alto, robusto, de hojas muy grandes, con un tallo principal cubierto de hojas que habitualmente se divide en el cuarto superior un verticilo en varias ramas ascendentes que termina en racimos de capítulos discoideos y sésiles. El hábito de esta especie recuerda al de *H. rengifoanus* que crece algo más al norte y que no es una especie cercana (pertenece a la siguiente sección).

El clado alterno se divide en un nodo (PP=0.84) donde una rama agrupa la siguiente sección VII y el clado alterno lleva un nodo (PP=0.84) donde un clado incluye tres especies y es nuestra propuesta de **serie *Racemiger*** nov ser. que la integran *H. bezanillanus*, *H. racemiger* y *H. racemiger aff.*

H. racemiger crece desde Vallenar (-28.4° lat.) hasta Caimanes (-31.9° lat.) entre 300 m y 1800 m de altitud en las cadenas de cerros y lomas de los valles transversales de la Región de Coquimbo y sur de la Región de Atacama. Es un arbusto frecuente, alto (1.2 m), de hojas obovadas angostas, ramificado desde la base en numerosas ramas ascendentes delgadas que terminan en una inflorescencia de capítulos sésiles, apretados, discoideos.

H. bezanillanus crece en la mitad sur de la Región de Coquimbo, entre Guatulame (-30.8° lat.) y Pedernal (-32.0° lat.), entre 800 m a 1700 m de altitud. Es un arbusto de 1 m o poco más, con las hojas agrupadas en la base de la planta y pocas ramas ascendentes, hojas angostas, brillantes, la parte terminal de las ramas con capítulos sésiles, separados, discoideos.

H. racemiger aff. es un linaje independiente, aparece como especie hermana de *H. bezanillanus* e intermedia con *H. racemiger*, su aspecto recuerda a *H. racemiger*, pero con hojas brillantes. Encontramos una población creciendo en el Estero Camisas (-31.9° lat.) a 750m de altitud.

El clado alterno termina en un nodo que separa dos cladogramas donde cada uno es una serie. El clado con seis especies corresponde a nuestra propuesta de **serie *Pinea*** nov ser. y anida las especies *H. baccharidiformis*, *H. cerberoanus subsp. elquianus*, *H. linifolius*, *H. nov sp praeter*, *H. pinea* y *H. stelliger*. La serie crece desde la Región de Atacama (-28.5° lat.) hasta la Región Metropolitana (-33.6° lat.) en cerros del interior desde 1100 m a 2700 m de altitud.

Las especies *H. cerberoanus subsp. elquianus*, *H. nov sp praeter*, *H. stelliger* son arbustos altos (0.6 a 1 m), con ramas ascendentes desde la base, hojosos, hojas obovadas, dentadas, la ramas terminan en un racimo de capítulos discoideos pediceladas a casi sésiles, mientras que *H. pinea* y *H. pinifolium* son arbustos más bajos (0.3 a 0.5 m) compactos, muy ramosos, de hojas lineales sin dientes y capítulos solitarios en el extremo de las ramas.

Se destaca en la serie *H. baccharidiformis* por su distribución y morfología, crece muy al sur, en la Región Metropolitana y tiene hojas obovadas anchas. Esta especie fue descrita como *H. multifolius subsp. baccharidiformis* Klingenb. Nuestro estudio incluyó las tres sub especies de *H. multifolius* (*subsp. multifolius*, *subsp.*

ovalifolius y *subsp. baccharidiformis*), que sorprendentemente aparecieron cada una como linajes independientes y especies lejanas, *H. multifolius subsp. multifolius* en la sección *Remyanus* y *H. multifolius subsp. ovalifolius* en la próxima sección del Clado VII. Al considerar *H. multifolius subsp. baccharidiformis* Klingenb. como especie válida, su nombre es modificado a *Haplopappus baccharidiformis* (Klingenb.) nueva combinación. *H. baccharidiformis* corresponde a un endemismo restringido a la Región Metropolitana en la cordillera de Los Andes, entre Cordón de Los Españoles (-33.2° lat.) y Lagunillas (-33.6° lat.), desde 1700 hasta 2400 m de altitud.

La especie *H. pinea* crece en la Región de Coquimbo, entre Monte Patria (-30.6° lat.) y Pelambres (-31.8° lat.) entre 1900 a 2500 m de altitud. Sorprendentemente aparece como especie hermana de *H. baccharidiformis* que habita 150 km más al sur y con un hábito y morfología muy diferente.

Más al norte se distribuye *H. linifolius*, desde la Quebrada de Algarrobal (-28.4° lat.) hasta Carén (-30.8° lat.), entre 2000 a 2600 m de altitud.

Su especie hermana *H. stelliger* ocupa un estrecho endemismo en la cordillera de la Provincia de Elqui a 1600 m de altitud. Fue descrita en 1849 y no ha vuelto a ser reportada hasta nuestro estudio, donde la encontramos en Quebrada El Pangue (30.1° lat.). *H. linifolius* y *H. stelliger* son especies hermanas, simpátricas, pero de hábito y morfología notablemente diferente.

Una nueva especie que crece en la cordillera de Elqui a 1500 m de altura es *H. nov sp praeter*, donde encontramos varias poblaciones en un valle cerca del Río Hurtado y que debe ser adecuadamente descrita.

La subespecie *H. cerberoanus subsp. elquianus* (Klingenb.), que fue definida en base a morfología, pero en nuestra filogenia aparece en otro clado, no recíprocamente monofilético de *H. cerberoanus subsp. cerberoanus*, por lo que debe ser considerado como una nueva especie independiente y válida con el nombre *Haplopappus elquianus* (Klingenb.) nov. sp. Crece en la latitud de *H. nov sp praeter*, pero en cordones montañosos cerca de la costa a 1100 m. Ambos linajes tienen cercanía morfológica y deben ser apropiadamente descritos como nuevas especies.

El clado alterno de la serie *Pinea* incluye tres especies y es nuestra propuesta de **serie *Philippii*** nov ser. con las especies *H. philippii*, *H. parvifolius aff.* y *H. stelliger aff.* Esta serie ocupa el extremo norte de la sección *Racemiger* en la Región de Atacama y en la parte norte de la Región de Coquimbo. Son arbustos de tamaño medio (0.6 a 1.2 m), con numerosas ramas ascendentes desde la base, hojosos y capítulos angostos discoideos con pocas flores.

Una especie bien conocida es *H. philippii* y crece en la región de Atacama, desde Totoral (-27.8° lat.) hasta Vallenar (-28.7° lat.), entre 100 y 700 m de altitud.

Las morfoespecies *H. parvifolius aff.* y *H. stelliger aff.* son dos linajes independientes y hermanos que encontramos en nuestro estudio al norte de La Serena entre 1700 y 2000 m de altitud.

La morfoespecie *H. parvifolius aff.* recuerda en su aspecto general a *H. parvifolius* de la sección VII, pero las ramas se ven más gruesas en la parte inferior por concentración de hojas grandes, en *H. parvifolius* las ramas hojosas son más compactas y tienen el aspecto de varas independientes desde abajo con crecimiento más vertical. Encontramos poblaciones creciendo en Los Morros (-29.4° lat.) a 1700 m de altitud. Aparentemente los ejemplares asignados a *H. parvifolius* sobre 1500 m de altitud y al norte de Los Morros podrían corresponder a este linaje.

La morfoespecie *H. stelliger aff.* corresponde a ejemplares identificados por morfología como *H. stelliger*, pero en nuestra filogenia aparecen como linajes separados en diferentes clados, en la misma Sección, pero en diferente serie. Encontramos poblaciones creciendo en Condoriaco (-29.6° lat.) a 1900 m de altitud.

Las especies de la Provincia de Elqui, que corresponde al tercio norte de la Región de Coquimbo, necesitan ser estudiadas con detalle. La aridez y sucesión de años de sequía con pocos y espaciados años con eventos de años con lluvia dificulta recolectar individuos que expresen bien su morfología, situación que complica su conocimiento taxonómico.

En la clasificación anterior (Klingenberg, 2007), las especies incluidas en nuestra sección *Racemiger* fueron asignados al sub género *Baylahuen* en dos secciones, sección *Leiachaenium* y sección *Chromochaeta* y sorprendentemente *H. philippii* fue incluida en el sub género *Haplopappus*, sección *Haplopappus*.

Sección *Coquimbensis* nov sec.

El **Clado VII** es monofilético, incluye 16 especies y corresponde a nuestra propuesta de **sección *Coquimbensis***. El nodo basal de la sección *Coquimbensis* se divide con buen soporte (PP=0.91) en dos ramas.

La primera rama agrupa cuatro especies y es nuestra propuesta de **serie *Coquimbensis* nov ser.**, la integran *H. coquimbensis*, *H. coquimbensis* mb, *H. deserticola* y *H. mucronatus*. *H. coquimbensis* mb corresponde a una población de Majada Blanca en La Serena. La serie agrupa especies con distribución cerca de la costa en un amplio rango latitudinal, desde la Región de Antofagasta, Aguada de Miguel Diaz en Paposo (-24.5° lat.) hasta la Región de Valparaíso (-33.1) y desde la costa hasta 500 m de altitud. Son arbustos de tamaño medio, de 0.5 a 09 m de altura, ramificados desde la base, ramas ascendentes, hojas obovadas a obovadas anchas, las ramas soportan en los extremos vistosos capítulos ligulados.

La especie más norteña de la serie es *H. deserticola*, su rango va desde Miguel Diaz (-24.5° lat.) hasta Pan de Azúcar (-26.2° lat.), entre 90 m y hasta 900 m en los farellones costeros a no más de 7 km de la costa.

Otra especie bien conocida es *H. coquimbensis*, abundante en los alrededores de La Serena, crece desde la Quebrada de Los Choros (-29.3° lat.) hasta Valparaíso (-33.0°S), entre la costa y 500 m de altura, hasta unos 10 km de la costa.

Una especie frecuente en los cerros costeros de la Región de Coquimbo es *H. mucronatus*, crece desde Huasco (28.4° lat.) hasta Valparaíso (-33.0°S), entre los 100 m y 600 m de altitud, esta especie avanza hacia el interior hasta 40 o 50 km desde la costa.

Un linaje algo diferente entre los cinco individuos identificados como *H. coquimbensis* incluidos en nuestro estudio molecular es *H. coquimbensis* mb. Crece en la cima de un cerro a 500 m de altitud en la localidad de Majada Blanca (mb) cerca de La Serena (-30.0 lat.) y presenta hojas lustrosas y menos indumento que la especie de las terrazas litorales más abajo. Aparece como linaje hermano de *H.*

coquimbensis, lo que nos sugiere podría ser una divergencia poblacional o una subespecie.

El clado alterno se divide en dos clados con buen soporte (PP=0.91) y cada rama constituye una propuesta de serie en nuestro estudio. El primer clado anida cuatro especies y es nuestra propuesta de **serie Cerberoanus** nov ser., formada por las especies *H. angustifolius*, *H. cerberoanus*, *H. poeppigianus* y un linaje independiente *H. cerberoanus* lig. Esta última especie corresponde a ejemplares ligulados (lig.) con aspecto de *H. angustifolius* (DC.) Reiche *subsp. saxatilis* (J. Remy) Klingenb. La serie se distribuye desde el Valle de Elqui (-30.0° lat.) en la Región de Coquimbo, hasta la Región Metropolitana (-33.7° lat.). Son arbustos erguidos, de tamaño mediano, de 0.4 m a 0.8 m de altura, ramificados desde las base con numerosas ramas ascendentes terminadas en panículas de capítulos discoideos sésiles o pedunculados.

La especie *H. cerberoanus* conforma extensas poblaciones en la terraza litoral de Coquimbo con la presencia de ejemplares longevos, crece desde Tambillos (-30.2° lat.) hasta Talinay (-30.9° lat.), situándose entre altitudes entre 200 m a 600 m, crece en planicies y serranías desde la costa hasta unos 30 km al interior, es un arbusto con capítulos pedunculados. Este taxa fue descrito como *H. cerberoanus* subsp. *cerberoanus* junto con *H. cerberoanus* subsp. *elquianus* (Klingenberg, 2007). Nuestro estudio revela que ambos taxa son linajes independientes y ubicados en clados separados y lejanos, con la sub especie *H. cerberoanus* subsp. *elquianus* (*H. cerberoanus* aff. en nuestro estudio) incluida en la sección *Racemiger*, serie *Pinea*.

Frecuente en el centro de la Región de Coquimbo es *H. angustifolius*, un arbusto de follaje denso y capítulos sésiles, crece entre Tongoy (-30.4° lat.) hasta Cuesta El Espino (-31.3° lat.), entre 100 m hasta 1700m de altitud.

La morfoespecie *H. cerberoanus* lig. es un linaje hermano de *H. angustifolius*, pero robustamente diferenciado. El ejemplar recolectado en El Teniente (-31.0° lat.), presenta flores liguladas con el resto de la morfología similar a la subespecie *H. angustifolius* subsp. *saxatilis*.

Una especie poco frecuente es *H. poeppigianus* y es un endemismo de la zona central, crece entre Papudo (-32.5° lat.) hasta Pirque (-33.7° lat.) entre 400 m y 900 m de altitud. Su rango de distribución está unos 120 km al sur del resto de las especies de la serie.

El clado alterno anida ocho especies y es nuestra propuesta de **serie *Parvifolius*** Nov ser. donde están las especies *H. foliosus*, *H. litoralis* aff., *H. meyenii*, *H. ovalifolius*, *H. parvifolius*, *H. punctatus*, *H. rengifoanus* y *H. coquimbensis* aff. La serie presenta un sorprendente amplio rango de distribución latitudinal, desde Vallenar (-28.5° lat.) en la Región de Atacama hasta Los Ángeles (-37.7° lat.) en la Región del Biobío.

En el clado basal de la serie está *H. parvifolius* y *H. rengifoanus*. *H. parvifolius* crece entre Vallenar (-28.5° lat.) hasta Quebrada Millahue (-31.6° lat.), entre la costa hasta los 1800 m de altitud. Es un arbusto alto, hasta 1.5 m de alto, ramificado desde la base, las ramas se ven compactas cubierta por la hojas, a modo de varas independientes y separadas, la inflorescencia terminal lleva numerosos capítulos discoides sésiles.

La especie *H. rengifoanus* tiene una distribución estrecha en la costa en el norte de la Región de Coquimbo, crece entre Quebrada Los Choros (-29.4° lat.) hasta La Serena (-29.9° lat.), entre 100 m a 600 m. de altura. Es un arbusto robusto de hojas grandes, algo parecido a *H. parvifolius*. Su hábitat está asociado a la presencia de neblina costera.

Una especie del sur de Chile es *H. punctatus*, pero sorprendentemente está incluido en esta serie que es propia del norte. En nuestro análisis molecular incluimos un ejemplar de esta especie recolectado en Cabrero (-37.1° lat.), Región del Biobío y un ejemplar identificado por morfología y distribución como *H. integerrimus*, recolectado en Cuesta La Dormida (-33.0° lat.) Región Metropolitana, los que resultaron ser casi idénticos genéticamente indicando que son la misma especie. En este estudio establecemos a *Haplopappus punctatus* (Willd.) Hall como especie válida y *Haplopappus integerrimus* (Hook. & Arn.) Hall como su sinónimo. La elección del nombre se basa en la regla de prioridad (Turland et al., 2018), el epíteto específico *punctatus* fue publicado el año 1804 en la combinación *Conyza*

punctata Willd., mientras que el epíteto *integerrimus* fue publicado 32 años más tarde, el año 1836 en la combinación *Diplopappus integerrimus* Hook. & Arn., por lo que se debe elegir el primero en ser publicado, en este caso *punctatus*. Esta sinonimia ya había sido sugerida (Brown & Clark, 1982), donde en base a la morfología se incluyó a *H. punctatus* como una variedad de *H. integerrimus* en la combinación *Haplopappus integerrimus* (Hook. & Arn) Hall var. *punctatus* (Willd.) Brown & Clark.

La morfoespecie *H. litoralis aff.* es un linaje independiente y constituye una especie hermana de *H. punctatus* y también tiene una distribución desplazada hacia el sur de Chile. Crece entre Pichidanguí (-32.1° lat.) en la Región de Coquimbo hasta Cauquenes (-36.0° lat.) en la Región del Maule, su hábitat está profundamente intervenido por cambio de uso del suelo. Es un arbusto bajo, de 0.4 m de alto, ramificado desde la base, ramas erguidas con capítulos discoideos sésiles en racimo, las hojas son obovadas, angostadas hacia la base a modo de un pseudopeciolo.

La especie *H. foliosus* tiene una distribución exclusivamente costera, crece desde Sarco (-28.9° lat.) en la Región de Atacama hasta Iloca (-34.9° lat.) en la Región del Maule, entre la costa y 500 m de altitud en cerros afectados con neblina, se le encuentra muy cerca de la costa y hasta 12 km al interior. Es un arbusto de tamaño medio, 1.0 de alto o más bajo, ramas erectas cubiertas de hojas que terminan bruscamente en un capítulo ligulado sésil. Es abundante y conocido con el nombre común de “cacho de cabra”

La morfoespecie *H. coquimbensis aff.* es un linaje independiente y hermano de *H. foliosus*. Corresponde a un ejemplar tomado de una población que crece cerca de la desembocadura del Río Limarí (-30.7° lat.) y que fue identificado por su morfología como una forma muy cercana a *H. coquimbensis*. Esta novedad nos indica la necesidad de indagar sobre este linaje y aumentar el muestreo en la rica diversidad de la Región de Coquimbo.

La nueva especie *H. meyenii* crece en la Región de Coquimbo, entre Chalinga (-30.8° lat.) hasta Amolanas (-31.2° lat.), entre 200 m a 400 m de altura, desde la costa y hasta unos 25 km hacia el interior. Es un arbusto muy parecido

morfológicamente a *H. foliosus*, pero de hojas más angostas y con margen entero, no dentado. En la clasificación anterior (Klingenberg, 2007), esta especie fue descrita como una sub especie, *H. foliosus* DC. *subsp. meyenii* (Walp.) Klingenb. Nuestro estudio indica que es una especie independiente y separada de *H. foliosus*. El epíteto *meyenii* fue publicado en 1843 como *Haplopappus meyenii* Walp. basado en un ejemplar recolectado por Meyen con la indicación “Chile, Cordillera de San Fernando”, lugar donde claramente no crece esta especie y su tipo, depositado en el Herbario de Berlín, se quemó (Klingenberg, 2007), esto sugiere que el epíteto *meyenii* no ha sido asignado a la especie que crece en Coquimbo y se debe buscar un nuevo nombre.

La especie hermana de *H. meyenii* es *H. ovalifolius*. Crece en la cordillera de los Andes en el centro de Chile, desde el Río Aconcagua (-32.8° lat.) hasta el Río Maipo en Cruz de Piedra (-34.2° lat.), entre 1000 m y 2900 m de altitud. Es un arbusto de hasta 0.5 m de alto, de ramas erectas o tendidas, hojas obovadas anchas con la base brevemente estrechada. Fue descrita como *Haplopappus multifolius* Reiche *subsp. ovalifolius* Klingenb, una de las subespecies de *H. multifolius*. De acuerdo a nuestro estudio, el taxa debe cambiar de categoría y ser elevado de subespecie a especie con el nombre *Haplopappus ovalifolius* (Klingenb.) nueva combinación.

En la clasificación anterior (Klingenberg, 2007) las especies incluidas en nuestra sección *Coquimbensis* fueron asignadas al Subgénero *Baylahuen* en dos secciones, sección *Leiachaenium* y sección *Chromochaeta*, pero también *H. coquimbensis* fue incluido en el sub género *Haplopappus*, sección *Haplopappus*.

3.6 CONCLUSIONES

El establecimiento de sistemas de clasificación en taxonomía que están basados en la morfología, frecuentemente aparece como un desafío principal especialmente en grupos ricos en especies y cuando es muy difícil distinguir las especies entre sí, porque son muy similares (Hall, 1924; Klingenberg, 2007). Las clasificaciones basada en la morfología frecuentemente, como en el caso de

Haplopappus tiene largas historias de desencuentros, contradicciones y cambios nomenclaturales.

Establecer una sistemática implica conocer las relaciones filogenéticas y evolutivas para identificar patrones de diversidad biológica, establecer la genealogía evolutiva de las especies y desarrollar una taxonomía que refleje la historia evolutiva compartida entre las especies.

El desarrollo de una filogenia molecular robusta nos ha proporcionado el soporte para aclarar la sistemática del género y establecer una propuesta taxonómica basada en la historia evolutiva.

Este enfoque nos ha permitido estructurar las especies en categorías taxonómicas y establecen un avance con respecto a las clasificaciones históricas arraigadas en la morfología. Demostramos de manera concluyente que tales clasificaciones morfológicas anteriores estaban en parte equivocadas y que la morfología, aunque valiosa, ha sido motivo de confusión para los investigadores previos.

Este conocimiento mejora la caracterización y delimitación de las especies y ha sido un resultado directo de nuestra aproximación sistemática molecular. Este avance no solo fortalece nuestro conocimiento sobre las especies de *Haplopappus*, sino que también enriquece nuestra comprensión de sus áreas de distribución. También, hemos logrado trascender los desafíos derivados de las limitaciones morfológicas, identificando similitudes que no se basan en parentesco.

La aplicación de la sistemática molecular ha permitido delimitar con mayor precisión el área de ocupación de cada especie, identificar valores atípicos y mejorar nuestro entendimiento de la diversidad y distribución de *Haplopappus* en Sudamérica.

4. DIVERSIFICACIÓN DE *Haplopappus* Y MECANISMOS QUE LA PROMOVIERON

4.1 RESUMEN

Los Andes es una región conocida por su notable riqueza de especies, alberga numerosos clados emblemáticos que se distinguen por exhibir tasas de diversificación aceleradas. Aunque diversos estudios han documentado este patrón, son limitados los esfuerzos destinados a desentrañar los procesos subyacentes a este patrón. Además, la mayoría de los estudios se han realizado en los Andes tropicales, con limitada atención en los Andes extratropicales. El propósito de nuestro estudio es comprender el modo evolutivo y el mecanismo regulador de las radiaciones. La cordillera establece una barrera para la dispersión que ha generado una flora con altos niveles de endemismo, además está influenciada por heterogeneidad climática asociada a la elevación y por los ciclos de glaciaciones del Pleistoceno que han afectado la distribución y las barreras de dispersión. El género *Haplopappus* (Asteraceae) es un arbusto de zonas áridas y mediterráneas que incluye unas 60 especies y es el séptimo género más rico en la flora de Chile. Exploramos los mecanismos que explican la diversificación mediante análisis de regresiones estadísticas que consideraron diversos predictores en la tasa de diversificación y método comparado filogenético. El estudio incorpora datos paleoclimáticos en la explicación de un modelo macroevolutivo.

Mostramos evidencia sobre la edad y el modo de diversificación de los clados y demostramos que la diversificación se explica por un proceso de radiación adaptativa que es regulada por la evolución del nicho climático y que junto a la dispersión están correlacionados de manera significativa con la rápida radiación que entrega una tasa de diversificación de 2.77 eventos/millón años por linaje. La tasa de diversificación está relacionada con las ocho glaciaciones de ciclos largos desde el Pleistoceno medio y la acumulación de especies coincide con los periodos interglaciares, mientras en los periodos glaciares se interrumpe la generación de especies. Entregamos evidencia que respalda la idea de que la diversificación fue impulsada por eventos de dispersión y especiación simultánea. Apoyamos la idea

que la rápida diversificación de plantas en las regiones montañosas frecuentemente es producto de oportunidades ecológicas, y estas oportunidades son estimuladas por la innovación evolutiva generada por la preadaptación a zonas áridas.

4.2 INTRODUCCIÓN

Determinar qué procesos han generado biodiversidad es un objetivo principal de los biólogos evolutivos, ecólogos y biólogos conservacionistas. Los mecanismos explicativos se basan en cambios en las tasas de diversificación y capacidad de dispersión. La tasa de diversificación es la velocidad a la cual se acumulan las especies de un linaje en el tiempo y corresponde a la diferencia entre la tasa de especiación menos la tasa de extinción (Futuyma & Kirkpatrick 2017). Conocer cómo y por qué las tasas de especiación y extinción han variado en el tiempo, es decir interpretar la dinámica de la diversificación es un tema de interés principal en la biología evolutiva (Ricklefs 2007; Morlon, 2014; Vamosi et al., 2018).

Un mecanismo que puede impulsar la diversificación es el aislamiento geográfico (Mayr, 1947), donde el clima puede ser un factor importante al inducir cambios en la distribución geográfica de taxones ancestrales que favorezcan el aislamiento, especialmente cuando se presentan oscilaciones climáticas con fases húmedas y que permiten ampliar los rangos de distribución y fases secas que restringen la distribución aislando las especies en refugios con el clima apropiado (Hua & Wiens, 2013; Hazzi, 2018). El efecto del aislamiento causado por heterogeneidad climática en el tiempo y el espacio geográfico puede ser especialmente importante en zonas áridas donde las variables de precipitación y temperatura son críticas para las plantas (Axelrod, 1967; Evans et al., 2009).

La diversificación impulsada por el clima está relacionada con el concepto de nicho ecológico, definido comúnmente como el conjunto de condiciones, tanto bióticas como abióticas, que permiten a una especie mantener una población viable (Hutchinson, 1957). Este concepto distingue entre nicho fundamental, que está determinado por rasgos intrínsecos del organismo con base genética y fisiológica, y el nicho realizado, que incorpora las restricciones causadas por interacciones

biológicas (Soberón, 2007). El nicho fundamental o grinnelliano incluye las variables escenopoéticas o variables ambientales donde las interacciones entre especies no son relevantes. El nicho grinnelliano puede ser caracterizado mediante variables ambientales que describen indirectamente las tolerancias fisiológicas inferidas desde las presencias de las especies a lo largo de estas variables (Soberón, 2007). La fuerte relación de las variables grinnellianas con las especies proporciona la oportunidad de examinar el nicho climático multivariado de las especies actuales utilizando sus datos de ocurrencia y variables bioclimáticas asociadas (Colwell & Rangel 2009). El modelo de nicho multivariado combinado con información filogenética en el método comparativo filogenético nos permite evaluar el modo y ritmo de la evolución del nicho (Harmon, 2018; Revell & Harmon, 2022). El análisis comparativo posibilita evaluar la diferenciación del nicho entre clados, así como el estudio de la dinámica temporal en la evolución de nichos, permitiendo la verificación de correlaciones de la dinámica del nicho climático con la diversificación de especies (Revell & Harmon, 2022).

La topografía del borde occidental de Sudamérica extratropical incluye la Cordillera de los Andes, caracterizada por una muy alta heterogeneidad fisiográfica (Sarkinen et al., 2012) que implica la presencia de numerosas barreras potenciales para la dispersión y oportunidades para el aislamiento geográfico. Este escenario puede respaldar un componente geográfico robusto en el proceso de diversificación (Givnish, 2015). En las regiones montañosas en los Andes, los gradientes ambientales asociados con la elevación exhiben una marcada intensidad y extensión. Estos gradientes representan robustos ejes de adaptación para la diversificación, propiciando la divergencia ecológica que se manifiesta en la diversificación en numerosos grupos de plantas andinas (Lagomarsino et al., 2016).

El borde occidental de Sudamérica extratropical también presenta heterogeneidad climática en el espacio, expresada en gradientes climáticos latitudinales notables, donde la precipitación media anual varía desde cero a los 23°S hasta unos 3.000 mm de lluvia anual a los 41°S (Garreaud et al., 2009). La región también exhibe heterogeneidad climática temporal manifestada en su historia de oscilaciones climáticas desde el inicio del Pleistoceno, hace 2,6 millones de años,

donde el planeta entraba y salía de profundos períodos de glaciación a intervalos regulares de 40.000 años. Hace aproximadamente 800.000 años, durante la transición del Pleistoceno Medio, se produjo una modificación en la frecuencia de los ciclos de edad de hielo. En este periodo, dichos ciclos, que anteriormente tenían una periodicidad de 40,000 años, extendieron sus intervalos a 100,000 años (Zachos et al., 2001; Paillard, 2006).

Esta dinámica climática del Pleistoceno ha provocado cambios sobre la vegetación, donde se han producido cambios significativos de elevación en las zonas de vegetación. Estos cambios están correlacionados con los sucesivos periodos glaciales e interglaciares, causando la transitoriedad y fluctuación en las barreras de dispersión, que han mostrado una dinámica amplia en este periodo (Maldonado & Villagrán 2006; Placzek et al. 2009). Las oscilaciones climáticas del Pleistoceno pueden proporcionar el mecanismo detrás de los patrones de alta diversificación, donde en periodos cálidos, los interglaciares, las plantas del hábitat del matorral mediterráneo pudieron ampliar sus áreas de distribución y en los periodos fríos, los glaciares, cuando los cinturones de vegetación se redujeron quedaron aislados en cumbres disjuntas, donde pudo producirse la diferenciación (Vuilleumier, 1971; Hazzi et al., 2018).

En este estudio revisamos la diversificación en el género *Haplopappus* de la familia Asteraceae. Este género, compuesto por arbustos de zonas áridas y mediterráneas, en la actualidad cuenta con 65 taxa y es el séptimo género con mayor riqueza entre las plantas vasculares Chile (Rodríguez et al., 2018). La diversidad de climas y hábitats que ocupan, su morfología relativamente homogénea y sus interacciones bióticas similares hacen de *Haplopappus* un buen grupo para enfocarse en las fuerzas climáticas como potenciales reguladores de la diversificación. El origen del género muestra haber ocurrido por divergencia surgida en un único evento de dispersión a larga distancia, seguido por procesos de diversificación y expansión geográfica en Sudamérica (Funk et al., 2009; Moore et al., 2012). La edad de este evento, que corresponde al ancestro común del género *Haplopappus* fue estimada en 2,06 Ma (1,12-3,47 Ma) (Schneider & Moore, 2017). El linaje de origen en Norteamérica está en arbustos del desierto pertenecientes a

la Subtribu *Machaerantherinae*, un grupo monofilético de 17 géneros, que habitan principalmente en zonas áridas del oeste de Norteamérica (Brouillet et al., 2009).

La dispersión entre zonas áridas nos acerca a la hipótesis de Axelrod, donde plantea que la expansión a nuevas condiciones áridas puede estimular la diversificación en aquellos linajes ya adaptados a la aridez (Axelrod, 1967). Este patrón ha sido reportado en otras plantas altamente diversificadas, como en el caso de 19 especies de *Oenothera* en el oeste de América del norte donde los datos son consistentes que la propagación entre condiciones áridas ha impulsado la diversificación de linajes adaptados a ambientes áridos (Evans et al., 2009). Asimismo, se ha informado un patrón similar en el cual plantas originarias de entornos desérticos migran para colonizar nuevas tierras áridas, como se evidencia en el origen de 41 especies pertenecientes a 25 géneros de arbustos esclerófilos de la familia Rosaceae en el desierto de Norteamérica (Vásquez & Sosa, 2019).

El nicho climático identificado como impulsor de altas tasas de diversificación ha sido reportado en varios estudios. En 19 especies de *Oenothera* en América del Norte (Evans 2019); en un estudio de la confianza en las predicciones basadas en el nicho climático y la biodiversidad (Pearman et al. 2008); en 25 especies del género *Lonicera* (Caprifoliaceae) en el hemisferio norte (Smith and Donoghue 2010); en 7657 especies de aves a escala global (Cooney, et al., 2016); en 151 especies de arbustos esclerófilos y arboles del género *Hakea* (Proteaceae) endémicos de Australia (Cardillo et al. 2017); en 24 especies de *Menonvillea* (Brassicaceae) en Sudamérica extratropical (Salariato & Zuloaga, 2017); en 89 taxa de *Babiana* (Iridaceae) en la flora del Cabo en el sur de África (Schnitzler et al. 2012); en la notable radiación de 112 especies del clado *Pelargonium* (Geraniaceae) en África del Sur (Martinez-Cabrera and Peres-Neto 2013); en 28 especies del clado silversword endémicas de Hawái (Baldwin & Sanderson, 1998). En animales este mecanismo ha sido reportado para 7657 especies de aves a escala global (Cooney, et al., 2016); en 342 taxa en 12 clados de aves cantoras de la familia Thraupide (Passeriformes) en América (Title & Burns, 2015) y en 150 especies de salamandras plethodontidas con radiación extensiva en los trópicos de América Central (Kozak & Wiens, 2010).

La relación entre los ambientes de montaña y las elevadas tasas de diversificación se ha explicado mediante la influencia del gradiente de elevación, que genera una mayor zonificación climática. Esta relación está expresada en la hipótesis de Janzen (Janzen, 1967) que postula que el mayor recambio de especies en los gradientes de elevación es causado por rangos estrechos de tolerancias climáticas, en especies tropicales. En salamandras tropicales, se ha documentado un aumento en las tasas de diversificación y en la riqueza de especies, impulsada por la zonificación climática (Kozak & Wiens, 2007). En dos grandes tribus de orquídeas neotropicales, se ha informado que la temporalidad y geografía de la diversificación sugiere que la elevación de las montañas promovió la diversificación en todas las zonas de altura al crear oportunidades ecológicas como aumento del paisaje mediado por cambio climático local, creando nuevos hábitats y formando ambientes insulares que afecten migración y especiación alopátrica a través de aislamiento (Pérez et al., 2017). En el clado andino de arbustos del género *Lupinus* (Fabaceae), se propone que la rápida diversificación se debió a la disponibilidad de oportunidades ecológicas creadas por la aparición de nuevos hábitats tras el levantamiento orogénico y las glaciaciones del Pleistoceno. Tasas elevadas de diversificación que coincide con la elevación andina ha sido reportado en varios estudios. En el caso de 144 especies de frailejones (Espeletiinae, Asteraceae) en paramos andinos, la diversificación refleja una influencia muy fuerte de la geografía en las relaciones filogenéticas y su rápida radiación podría explicarse mediante hipótesis tanto de especiación simpátrica por partición de nichos, como por especiación alopátrica por separación de poblaciones impulsada por los ciclos glaciares (Diazgranados & Barber, 2017).

Este estudio busca contribuir al creciente número de publicaciones que informan sobre la alta diversificación de especies de plantas que habitan en la cordillera de Los Andes de Sudamérica extratropical y cuáles han sido los reguladores implicados en la evolución de las especies. Este conocimiento nos permite explicar los actuales patrones de riqueza y biogeográficos de las especies y proyectarlos en futuros escenarios climáticos de calentamiento global.

Para conocer que ocurrió luego de la llegada del ancestro común de *Haplopappus* desde las zonas áridas de Norteamérica a las nuevas zonas áridas de Sudamérica, donde ha experimentado una notable diversificación de especies y una significativa expansión del nicho climático, en esta investigación buscamos conocer cómo y en qué medida la dinámica del nicho climático ha influido en la diversificación del linaje, estudiando los mecanismos históricos de diversificación en el patrón de acumulación de especies en el tiempo.

Se formula la hipótesis de que la diversificación del género *Haplopappus* se corresponde con una radiación adaptativa, mediada por la evolución del nicho climático, evaluada a través de variables independientes filogenéticamente y que poseen mayor varianza en los ejes del nicho multivariado. Si la diversificación de *Haplopappus* fue impulsada por la evolución del nicho climático, se anticipa la presencia de una relación entre la tasa de diversificación neta y la tasa de cambio del nicho climático a lo largo de la filogenia. Para abordar las causas de diversificación, se emplea una combinación de filogenias datadas y datos climáticos de las especies usando análisis multivariados.

4.3 METODOS

Con el objetivo de evaluar el impacto de la evolución del nicho climático en la tasa de diversificación de *Haplopappus*, empleamos análisis de regresiones estadísticas que consideraron diversos predictores en la tasa de diversificación. En nuestro estudio los predictores incluyeron variables climáticas, una variable topográfica asociada a la altitud y una variable de distancia en relación con la ubicación geográfica. En este análisis identificamos los predictores que tuvieron un efecto significativo sobre la tasa de diversificación, diferenciando entre radiación adaptativa asociada a cambio en el nicho climático y radiación basada únicamente en distancia o topografía.

La selección de especies se basó en los resultados de la filogenia de 66 taxa del género *Haplopappus*, así como sus respectivos registros de accesiones actualizados en esta tesis.

Para realizar el análisis filogenético utilizando los datos de SNPs, como se detalla en el Capítulo 2 (2.3 Extracción de ADN y obtención de SNPs), utilizamos el paquete R dartR (Gruber et al., 2018). En este análisis realizamos una nueva selección de especies y de SNPs. En una primera instancia, seleccionamos 70 individuos que, según la información derivada del análisis filogenético, pertenecen a linajes dentro del género *Haplopappus* y *Grindelia* a los que agregamos *Symphyotrichum vahlii* como outgroup. A partir de los datos genómicos de SNPs, aplicamos los filtros mencionados en el capítulo precedente y en este análisis, un filtro de calidad para datos perdidos de callrate = 0.90. Las SNPs seleccionados fueron concatenados con el paquete R dartR v. 2.72, usando la función "gl2fasta" para crear un archivo fasta destinado a análisis filogenéticos que requieren información sobre la frecuencia de bases y coeficientes de transición y transversión. Los loci heterocigotos fueron resueltos asignando aleatoriamente una u otra variante SNP al individuo. Este procedimiento generó una matriz fasta. Con el objetivo de eliminar los sitios no informativos que producen problemas en el análisis bayesianos, como en BAMM, y al mismo tiempo adecuar los datos a nuestras capacidades computacionales, redujimos el tamaño de la matriz extrayendo sitios

invariantes de los SNPs mediante el uso del software Mesquite v. 3.81 (Maddison & Maddison, 2023). De este modo, generamos una nueva matriz de 6052 nucleótidos que incluye únicamente los sitios informativos. La validez de esta matriz reducida se confirmó al comparar los árboles resultantes con raxmlGUI 2.0 (Edler et al., 2021), observando resultados consistentes y similares al árbol de consenso bayesiano de alto soporte. Esta matriz fue usada para generar arboles filogenéticos con dos grupos de especies, incluyendo *Grindelia* y solo con *Haplopappus*.

4.3.1 Datación de la filogenia

Las fechas de divergencia molecular fueron estimadas usando el programa BEAST 2.7.4 (Bouckaert et al., 2014) con 80 millones de generaciones, muestreando cada 80000 y usando un modelo de reloj relajado optimizado, que fue el mejor evaluados entre los tres disponibles en BEAUti 2.7.4 (Bouckaert et al., 2014), modelo de Yule de nacimiento puro. Los datos de calibración secundaria por nodos fueron tomados de la filogenia de *Grindelia* que incluyó trece especies de *Haplopappus* (Schneider & Moore, 2017). Incluimos como priors de calibración el nodo de separación del outgroup *Symphotrichum vahlii* con el resto (edad en millones de años) con edad media = 4.394 (2.7225 – 7.6257), el nodo de separación de *Grindelia* de *Haplopappus* con edad media = 2.0634 (1.1427 – 3.5229) y nodo de separación de subgénero *Haplopappus* del subgénero *Baylahuen* con edad media = 1.301 (0.5966 -2.2673). El árbol de máxima credibilidad de los clados se obtuvo con TreeAnnotator 2.7.5 incluido en el mismo grupo de programas de BEAST, el primer 20% de la ejecución fue descartando como burn-in. Los árboles se visualizaron utilizando el programa FigTree v1.4.4 (Rambaut, 2023).

4.3.2 Obtención de los datos del nicho climático

Los 66 taxa estudiados corresponden a 45 especies, seis subespecies y 15 morfoespecies que podrían corresponder a nuevas especies. Para cada uno de los taxa obtuvimos sus presencias desde publicaciones (Klingenberg, 2007; García et

al., 2018), herbarios (CONC y SGO) y nuestros datos. Todos los registros fueron mapeados usando Google Earth 7.3.6 para inspección visual y limpiados por datos duplicados y presencias más cercanas a 1 km. Los registros georreferenciados corresponden a especies de *Haplopappus* y a cuatro especies de *Grindelia*.

Para cada uno de los registros de ocurrencia de ejemplares de las especies, obtuvimos la información climática actual desde la base de datos WorldClim v.2 (Fick & Hijmans, 2017) para las 19 variables climáticas estándar (Bioclim) basadas en la temperatura y precipitación a una resolución espacial de cerca de 1 km cuadrado. Para cada registro de presencia extrajimos la información climática y se calcula los valores medios para cada variable para las especie. Fue realizado, como la todos los siguientes análisis en ambiente R, usando los paquetes “raster” 3.6.26, “tidyverse” 2.0.0, “dplyr” 1.1.4.

4.3.3 Selección de variables del nicho climático

En nuestro estudio consideramos nicho climático de una especie a un conjunto de vectores definidos por variables climáticas obtenidas para cada localidad de la especie, en este sentido es una aproximación del nicho realizado de la especie (Hutchinson, 1957). Para identificar las variables climáticas independientes, usamos un análisis de correlación en un estudio exploratorio usando el paquete “corrplot” 0.92. Utilizamos análisis de componentes principales, que es una operación de reducción de dimensiones basada en la ocurrencia de especies que nos permite conocer el aporte de cada variable para caracterizar el nicho climático y cuantificar la divergencia de las especies en el espacio climático ecológico, donde los componentes principales son ortogonales, usando el paquete R “FactoMineR” 2.9.

Para tener en consideración la falta de independencia entre especies al calcular correlaciones (o covarianzas), debido a que las especies están vinculadas por su historia evolutiva, se llevó a cabo un análisis filogenético de componentes principales (pPCA) que corrige el ordenamiento de las observaciones por distancias filogenéticas. Las variables climáticas seleccionadas en el pPCA son aquellas que

concentran la mayor varianza en los ejes del nicho a lo largo de la filogenia, siendo, por lo tanto, las más informativas para estudiar la evolución del nicho en el proceso de diversificación. Este método tiene en cuenta la dependencia derivada de las relaciones de parentesco, donde los componentes principales son evolutivamente ortogonales (Revel & Harmon, 2022). Este análisis se ejecutó con la biblioteca “phytools” 2.0.3, utilizando los valores promedio de las 19 variables climáticas derivadas de las presencias de una especie.

Aunque otros factores ambientales, como el suelo o geomorfología, puedan ejercer influencia en la distribución de las especies, nuestro enfoque se dirige hacia los parámetros climáticos porque se pueden obtener de forma relativamente fácil a partir de bases de datos públicas y dada la presencia de gradientes altitudinales y climáticos en ocasiones abruptos en la cordillera de Los Andes al Oeste de Sudamérica, es plausible que estos parámetros climáticos ejerzan un impacto significativo en la distribución de las especies y en la dinámica evolutiva (Hughes & Eastwood, 2006; Lagomarsino et al., 2006).

4.3.4 Análisis de la evolución de las variables del nicho

El estudio de la dinámica evolutiva del nicho climático lo iniciamos evaluando el ajuste de nuestros datos frente a modelos alternativos de modos de macroevolutivos. En este análisis, examinamos cinco modelos en relación con cinco variables: 1) Modelo de movimiento browniano (BM), en el que los rasgos evolucionan como un proceso estocástico sin dirección, donde la variación en el nicho se acumula de forma lineal a lo largo del tiempo y sus parámetros son σ^2 que es la tasa de acumulación de varianza o tasa instantánea del proceso, y X_0 que es el valor inicial o valor del rasgo en el ancestro común más reciente (Revell & Harmon, 2022); 2) Modelo Ornstein-Uhlenbeck (OU) (Hansen, 1997) es una extensión del movimiento browniano con un parámetro adicional (α) que describe la tendencia a volver hacia un valor central particular (θ), lo que se puede interpretar como evolución adaptativa en el que α corresponde a la fuerza de la selección natural y θ a la posición del óptimo; 3) Modelo “early burst” (EB) de “explosión

temprana" (Blomberg et al., 2003) asume que, la tasa de evolución, σ^2 , comienza con un valor inicial en la raíz del árbol y luego disminuye monotónicamente a lo largo del tiempo según una función de decaimiento exponencial. En este modelo las diferencias entre linajes tienden a acumularse cerca del inicio de una diversificación y puede ser interpretado con el concepto de radiación adaptativa; 4) Modelo rate trend es un modelo de difusión con tendencia lineal en las tasas a través del tiempo (hacia tasas mayores o menores) 5) Modelo White de ruido blanco, en el que la evolución del nicho es independiente de las relaciones filogenéticas (sin estructura de covarianza entre especies). El ajuste de estos modelos se realizó utilizando los paquetes de R *phytools* 2.0.3 y *geiger* 2.0.11 con la función *fitContinuous* que nos entrega los parámetros de tasa de evolución σ^2 y el estado raíz x_0 , para ajuste entrega verosimilitud del modelo y los valores del criterio de información de Akaike (AIC) y AIC para muestras pequeñas (AICc).

También con el propósito de estimar el modo de evolución de las variables seleccionadas del nicho climático en la filogenia del género, evaluamos para cada una de ellas su señal filogenética utilizando los índices *lambda* λ de Pagel, *kappa* de Pagel y *delta* de Pagel (Pagel, 1999). El *lambda* de Pagel λ es un parámetro de escala para las correlaciones entre especies, en relación con la correlación esperada bajo la evolución browniana. Este índice varía entre 0 y 1, indicando ausencia de señal filogenética cuando $\lambda = 0$, y un patrón filogenético como el esperado bajo un movimiento browniano cuando $\lambda = 1$. Este coeficiente no está bien definido fuera del intervalo 0 a 1. Para el cálculo usamos la función *phylosig* de *phytools* con 10,000 simulaciones. El índice de *delta* ajusta las contribuciones relativas de la evolución temprana frente a la tardía en el árbol a la covarianza de los valores de cada variable en las especies. Cuando *delta* es mayor que 1, la evolución reciente ha sido relativamente rápida; si *delta* es menor que 1, la evolución reciente ha sido comparativamente lenta. El índice *kappa* evalúa un modelo puntuado de evolución de rasgos, en el que la divergencia de caracteres está relacionada con el número de eventos de especiación entre dos especies. Para el cálculo de *delta* y *kappa* usamos la función *fitContinuous* del paquete *geiger*.

Para conocer la dinámica evolutiva del nicho climático a través de la filogenia, estimamos los estados ancestrales de las variables seleccionadas bajo movimiento browniano, que resultó el modelo mejor evaluado de acuerdo al λ de Pagel. Usamos el árbol ultramétrico y las variables de nicho climático previamente seleccionadas mediante el pPCA, a las cuales le agregamos la altura como una variable topográfica informativa para el análisis. Esto se realizó en el paquete R *phytools* (Revell 2012), utilizando la función *fastAnc*. Esta función de estimación de estados ancestrales calcula los valores de probabilidad en un nodo específico utilizando exclusivamente la información de las puntas (y ramas) que descienden de este nodo.

Para indagar en la dinámica del nicho climático también evaluamos su heterogeneidad en la filogenia. Exploramos si las variables de nicho climático sugieren que la tasa cambio evolutivo varía entre ramas o entre clados en nuestro árbol. Además, analizamos el modelo sin especificar cuántos regímenes diferentes podríamos hipotetizar para cada variable (Revell, 2021). Usamos el paquete *phytools* y el paquete *bayou* 2.0 (Uyeda y Harmon 2014), con un enfoque de cadenas de Markov Monte Carlo de salto reversible o rjMCMC (Green 1995), que es un procedimiento de estimación bayesiano que muestrea valores para los parámetros de nuestro modelo evolutivo en un intento de aproximar su distribución de probabilidad posterior conjunta, donde además salta entre parametrizaciones alternativas del modelo. El paquete *bayou* ajusta un modelo OU multi régimen, que permite un parámetro de tendencia que refleja la evolución adaptativa conducida por la selección natural. Además, este modelo permite que los datos de la variable del nicho climático determinen cómo se disponen en el árbol los diferentes regímenes evolutivos. Como método bayesiano, se establecieron las probabilidades a priori para todos los parámetros de nuestro modelo usando la función *make.prior* que genera las densidades de probabilidad a priori. Los valores iniciales de los parámetros del modelo fueron elegidos al azar con la función *priorSim*. El análisis se corrió 100,000 generaciones, la fracción de quemado fue establecida en el 30% de nuestra muestra. Los resultados entregan el número de cambios de tasa detectados y el intervalo de alta densidad de probabilidad (HPD) del 95%. El gráfico

del árbol con la muestra posterior se entrega para los regímenes con más de 0.25 de probabilidad posterior.

La diversificación fue analizada con el método linaje a través del tiempo (LTT) del paquete ape 5.7-1, que es un gráfico simple de la acumulación de linajes a lo largo del tiempo desde la base de nuestro árbol hasta la actualidad, bajo un modelo de especiación a tasa constante, sin extinción, llamado modelo de nacimiento puro o modelo de Yule.

La dinámica de diversificación fue evaluada usando la aproximación de cadena de Markov Monte Carlo de salto reversible implementadas en el programa BAMM, Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures (Rabosky et al., 2014) que detecta heterogeneidad de tasas evolutivas estimando el número de regímenes macroevolutivos distintos. El programa se ejecutó en ambiente R con el paquete BAMMtools v 2.1.10 (Rabosky, 2014) donde se determinan los parámetros para el análisis y se crea el archivo divcontrol.txt con las instrucciones de la ejecución y 10 millones de generaciones. En los archivos de salida revisamos por convergencia con el programa Tracer v.1.7.2 (Rambaut et al., 2018) y eliminamos el 25% de las muestras como burn-in. Con el paquete R *coda* v. 0.19-4 calculamos el tamaño efectivo de la muestra, los valores de logaritmos de la verosimilitud y en número de tasas de cambio durante la simulación de MCMC. Los resultados de este análisis entregan un filograma con los valores de las tasas de diversificación marcado en colores y un gráfico de tasa de diversificación en el tiempo.

4.3.5 Análisis de áreas ancestrales

Para inferir la historia biogeográfica del linaje realizamos un análisis de áreas ancestrales en el paquete R BioGeoBEARS (GitHub diciembre 2023) (Matzke, 2013) que usa análisis evolutivo bayesiano y máxima verosimilitud para probar y seleccionar modelos de cómo la biogeografía evolucionó en la filogenia bajo dos modelos. El modelo DEC (Dispersión-Extinción-Cladogénesis), considera tres procesos que probablemente participen en la evolución de la distribución de las especies a lo largo del tiempo macroevolutivo, (D) las especies pueden desplazarse

de una zona a otra por dispersión, (E) las especies pueden extinguirse (localmente) de una zona y, por último, (C) las especies pueden sufrir cladogénesis, esto es la división de un linaje en dos (Revell & Harmon, 2022). El segundo modelo es DEC+J que agrega un cuarto proceso, (J) especiación por salto o jump speciation, en el que un linaje se dispersa a un nuevo lugar y simultáneamente se especia (Matzke, 2014).

Estos modelos toman como valores de entrada valores discretos que corresponden a un conjunto pequeño de áreas y luego clasifica cada taxón de nuestro árbol como presente o ausente en cada área. La información de presencia/ausencia entrega los datos de entrada del análisis biogeográfico filogenético con la distribución de los taxones en las puntas de la filogenia. Fijamos el número de estados de carácter en dos áreas por especie.

Para establecer el conjunto pequeño de áreas geográficas usamos un criterio latitudinal, que se refleja el clima local. Definimos cinco áreas y de norte a sur son: "Norte grande", "Valles transversales", "Centro", "Mediterráneo", "Templado". El área "Norte Grande" ocurre desde el río Huasco (-28.7° lat.) en la Región de Atacama hacia el norte, el área "Valles transversales" ocurre principalmente en la Región de Coquimbo (-28.7° lat. hasta -32.1° lat.), el área "Centro" ocurre en la Región de Valparaíso y Metropolitana (-32.1 hasta -34.1° lat.) el área "Mediterráneo" ocurre en la Región de O'Higgins y Región del Maule (-34.1 hasta -36.2° lat.) y finalmente el área "Templado" ocurre desde la Región de Ñuble (-36.2°) al Sur. Las presencias de las especies fueron codificadas en estas áreas, permitiendo la pertenencia solo a dos áreas por especie. La tasa de salto de especiación fue de 0.0001, el parámetro de especiación j fue dejado libre. Los resultados se presentan en una filogenia con las áreas ancestrales marcadas en los nodos.

Para evaluar la relación entre distancia geográfica y distancia evolutiva realizamos un análisis de correlación matricial y un test de Mantel en R usando los paquetes ape v. 5.7.1 y vegan v. 2.6.4. A partir de nuestra filogenia ultramétrica y los datos con las especies, latitud y longitud obtenidos del promedio de las presencias. La matriz de distancia filogenética fue construida desde el árbol con la

función *cophenetic* del paquete *ape*. Para la matriz de distancia geográfica convertimos las coordenadas geográficas en coordenadas cartesianas (X, Y, Z) para calcular la distancia euclidiana entre los puntos geográficos. Luego realizamos el test de Mantel para evaluar la correlación entre las matrices de distancia filogenética y geográfica para evaluar si la distancia filogenética y la distancia geográfica están correlacionadas, usando la función *mantel.randtest* del paquete *vegan* y obtener un valor p, donde un valor de p pequeño indica una correlación significativa.

4.4 RESULTADOS

4.4.1 Datación de la filogenia

La datación de la filogenia proporciona una edad de 4.6 (2.1 – 7.8) millones de años (My en adelante) para el ancestro común más reciente, que corresponde al momento en que el dispersor llegó a América del Sur. Esta edad precede a la estimación del clado (Schneider & Moore, 2017) que se sitúa en 2.06 My (1.1 – 3.5). Esta diferencia en la datación puede estar relacionada a la ausencia de sitios informativos para los linajes lejanos de la mayoría en la placa, en la metodología DarTseq para SNPs. Por esta razón preferimos mantener la edad de la dispersión y del origen del linaje en 2.06 My (1.1 – 3.5). La filogenia datada se presenta en la Figura 5 y en la Figura 6 están marcados los rangos al 95% de la probabilidad posterior. La primera división del ancestro, edad de la corona, ocurrió hace 1.26 My (0.62 – 1.9), y creó los ancestros de los actuales subgéneros *Haplopappus* y *Baylahuen* de nuestra propuesta taxonómica, el subgénero *Haplopappus* incluye 23 especies con distribución hacia el sur del rango del género (latitud promedio -35.1°) y el subgénero *Baylahuen* agrupa 43 especies con distribución hacia el norte (latitud promedio -30.3°). Esta disposición refleja una relación con dispersión y distancia geográfica que genera barreras reproductivas y separación de poblaciones evolucionando en los ejes del nicho climático al ocupar ambientes disímiles. Luego

cada rama sufrió divisiones subsecuentes en el tiempo hasta la más reciente hace unos 140.000 años de acuerdo a nuestra filogenia.

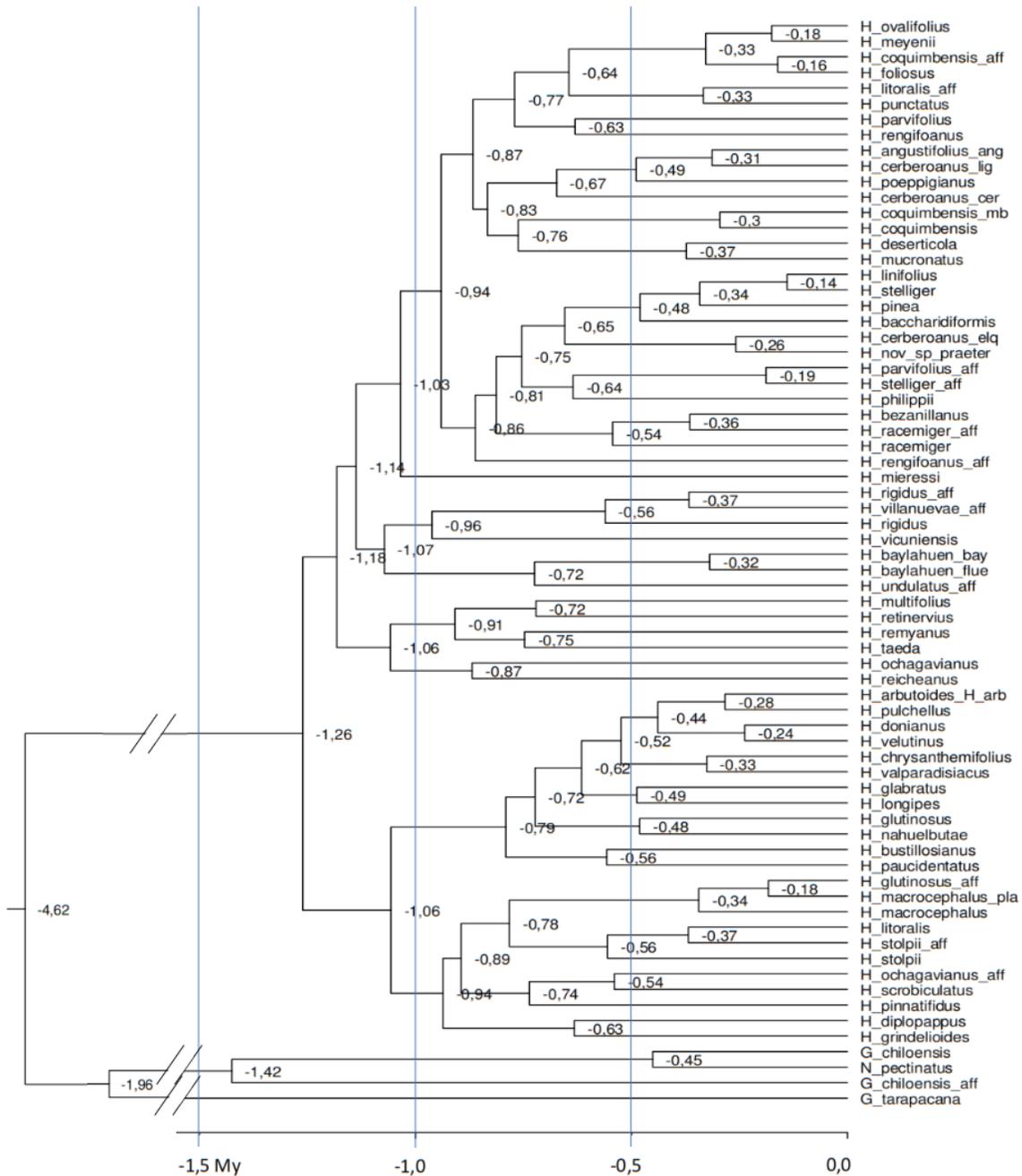


Figura 6 Filogenia datada de *Haplopappus* y grupo externo de *Grindelia*, derivada de un análisis de 6.052 SNPs mediante el método de coalescencia implementado en BEAST. Se empleó un modelo de reloj relajado optimizado, y se aplicaron dos calibraciones secundarias mediante distribuciones a priori normales. Los valores de edad se encuentran anotados en cada nodo del árbol filogenético.

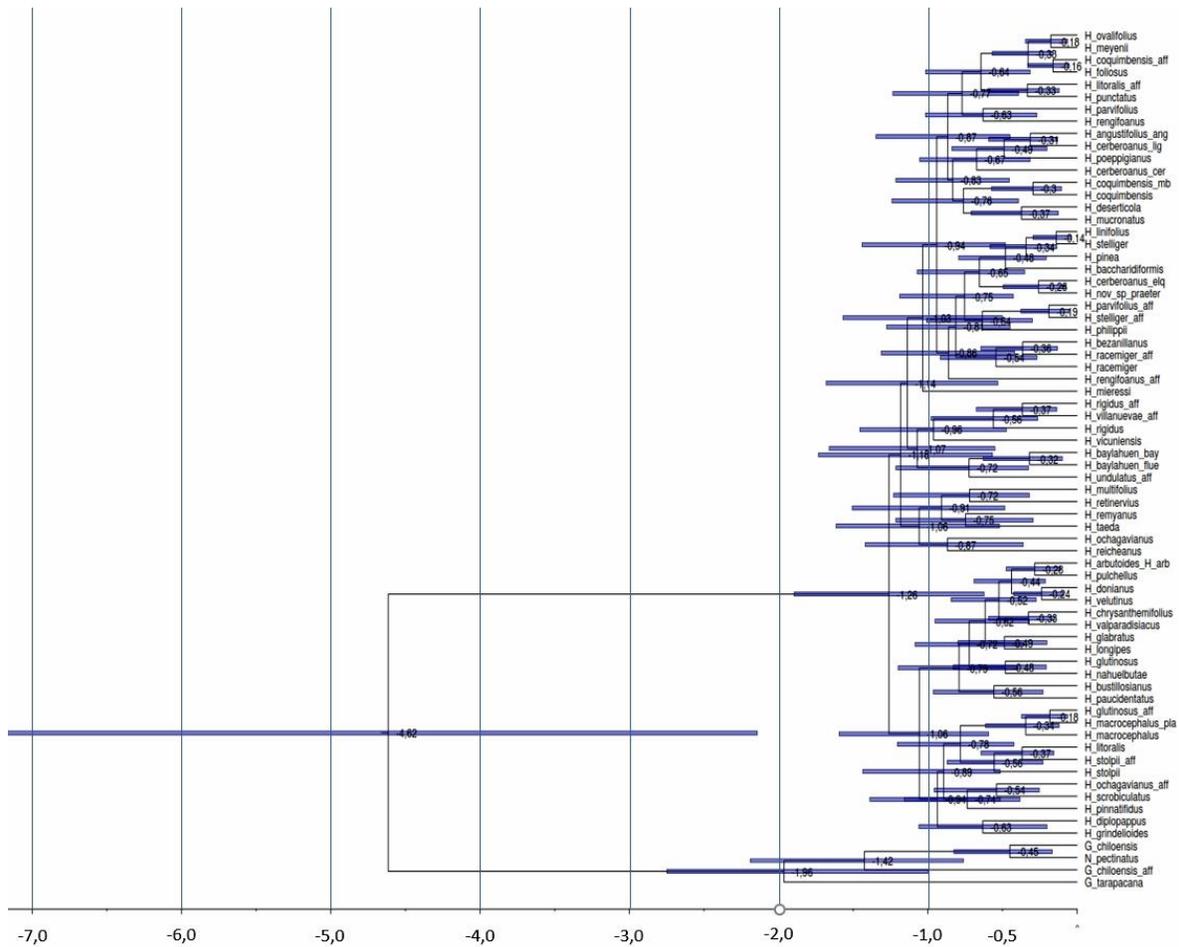


Figura 7 Filogenia de especies de *Haplopappus* y outgroup de *Grindelia* estimada de 6.052 SNPs usando el método de coalescencia implementado en BEAST, modelo de reloj relajado optimizado y dos calibraciones secundarias bajo distribuciones a priori normales. Los valores de edad se indican en cada nodo. Las barras horizontales sombreadas muestran las densidades posteriores del 95% de los tiempos de divergencia.

4.4.2 Datos del nicho climático

De acuerdo a los resultados de la sistemática de *Haplopappus* presentada en el capítulo 2, se reconfiguraron las especies incluyendo la asignación de individuos, es decir los registros de herbario, a las nuevas especies. De la lista original se excluyeron 31 registros que se encontraban fuera del rango de

distribución de la especie o que presentaban información de localidad ambigua, resultando en un total de 1047 registros para 66 especies de *Haplopappus* (Tabla S2 haplo_1047).

Los datos de las variables ambientales de las 66 especies están en la Tabla S3 que incluye para cada uno de los 1047 registros los datos de coordenadas geográficas de latitud y longitud, altura, colector, número del colector, subgénero, sección, serie y datos bioclimáticos de las variables 1 a 19 de Bioclim. Para cada especie calculamos el promedio de cada variable y de sus coordenadas geográfica. En la Tabla S4 se entrega para las 66 especies de *Haplopappus* su categoría taxonómica subgenérica, número de registros, altura promedio y desviación estándar, latitud media, máxima y mínimas y rango latitudinal en grados. Los datos de los ejemplares usados en la filogenia en Tabla S5 que incluye para las 66 especies de *Haplopappus* localidad, nombre y número del colector, altura, latitud, longitud y herbario. Estos datos están proyectados en un mapa asociado a la filogenia en la Figura 8.

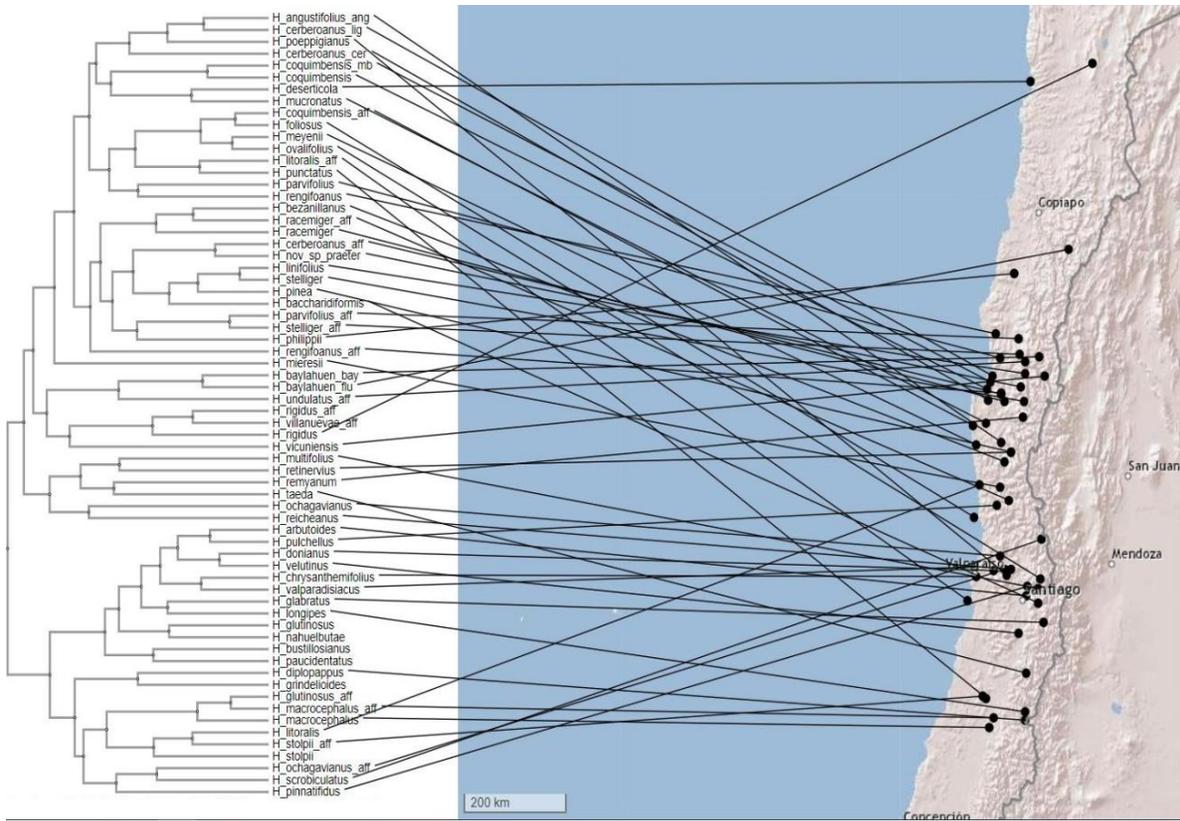


Figura 8 Ubicación geográfica de los ejemplares usados en el estudio molecular asociado a la filogenia que produjeron.

4.4.3 Selección de variables del nicho climático

Iniciamos el estudio de las variables del nicho climático examinando los datos de las especies actuales y sin considerar la historia evolutiva. El análisis de independencia entre ellas, reveló que existen 8 variables correlacionadas para un valor de correlación absoluta por pares de 0.9, mientras otras 11 resultaron independientes para ese umbral. El PCA de estas 11 variables se presenta en gráficos de PCA ecológico en la Figura 6. Los dos primeros componentes principales acumulan el 71.9% de la varianza total. El PC1 aporta con 42.9% y el PC2 con 29.0%. Las variables con mayor aporte en el PC1 son: bio7 rango anual de temperatura, bio8 temperatura media del trimestre más húmedo, bio6 temperatura mínima del mes más frío, bio15 estacionalidad de precipitación y bio4 estacionalidad de precipitación. Todas, excepto bio15, están relacionadas con la

temperatura. En cuanto al eje PC2, las variables con mayor aporte son: bio3 isothermalidad, bio9 temperatura media del trimestre más seco, bio13 precipitación del mes más húmedo y bio2 rango diurno medio de temperatura, las cuales están asociadas tanto a temperatura como a precipitación.

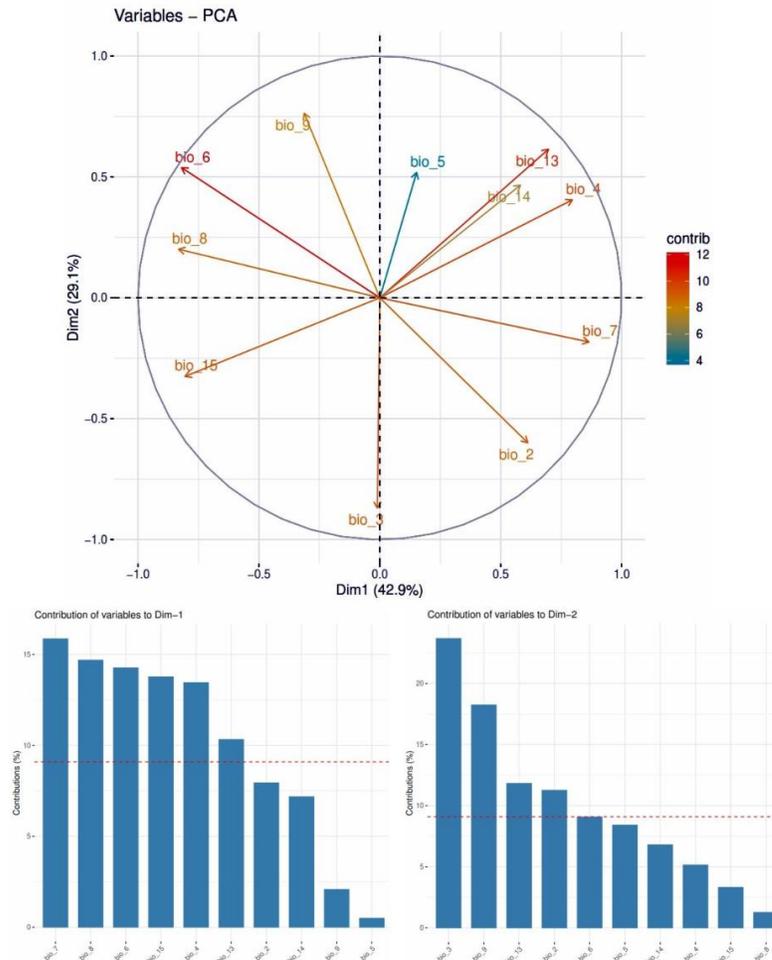


Figura 9 Análisis de componentes principales ecológico, el PC1 explica el 42,9% de la varianza de los datos, mientras que PC2 explica el 29,0%. En el círculo de correlación para la contribución de las variables al análisis, las flechas de las variables están coloreadas de acuerdo a su contribución en la varianza. Abajo a la izquierda, histograma con la contribución de cada variable al PC1, abajo a la derecha, histograma con la contribución de cada variable al PC2.

Seguidamente, examinamos las variables teniendo en cuenta el componente histórico de las relaciones evolutivas mediante el **análisis de componentes principales filogenético**. Los resultados señalan que los dos primeros componentes principales logran explicar el 85.9 % de la varianza (ver Figura 9), y las variables que más contribuyen a dicha varianza están asociadas a la estacionalidad del clima y al rango de las variables, características propias del clima mediterráneo en Sudamérica. Estas variables también guardan coherencia con las seleccionadas para los clados de Norteamérica y Sudamérica, las cuales fueron abordadas en un capítulo anterior. Este conjunto de variables, vinculado a la historia evolutiva de *Haplopappus*, refleja las condiciones ambientales que las especies ocuparon en el nuevo espacio colonizado. El componente principal PC1 está principalmente vinculado a la temperatura, con las variables clasificadas según su contribución a la varianza, encabezadas por bio4 estacionalidad de la temperatura, seguida de bio7 rango anual de la temperatura y en menor medida por la temperatura media y mínima de invierno (bio11, bio6 y bio8) y la precipitación en invierno (bio16 y bio13). Todas estas variables están relacionadas a la estacionalidad o diferencias en régimen de temperatura y precipitación, condiciones estrechamente asociados a las estaciones del año, un rasgo característico de climas con estaciones bien definidas, como el clima mediterráneo. Este eje separa las especies en función del subgénero a través de variables asociadas a la temporalidad climática. Los valores más bajos indican una mayor estacionalidad de la temperatura y una mayor variación anual de la temperatura, discriminando principalmente las especies del subgénero *Baylahuen*. Por otro lado, los valores más altos indican una menor estacionalidad y un menor rango anual de temperatura, agrupando así a las especies del subgénero *Haplopappus*. El componente principal PC2 está asociado principalmente a la precipitación en verano y las precipitaciones en invierno, que corresponden a la precipitación en el trimestre más seco bio17 y en el mes más seco bio14. También incluye a la precipitación del trimestre más cálido bio18, la precipitación anual bio12. Para las precipitaciones en invierno, incluye las variables de lluvia en el mes más húmedo bio13, la lluvia en el trimestre más húmedo bio16 y la precipitación en el mes más frío bio19. El PC2 separa las

especies principalmente por la lluvia en verano, la precipitación anual y la lluvia en invierno, los valores mayores indican veranos muy secos, alta aridez y poca lluvia en invierno, aquí se agrupan las especies del sub género *Baylahuen* y algunas especies del sub género *Haplopappus* asociadas a mayor aridez; los valores menores señalan mayores precipitaciones en verano, mayor precipitación anual e inviernos con más lluvia, aquí se agrupan exclusivamente especies del sub género *Haplopappus*. Este análisis sugiere diversificación por evolución adaptativa en el nicho climático en los clados a causa de climas diferentes.

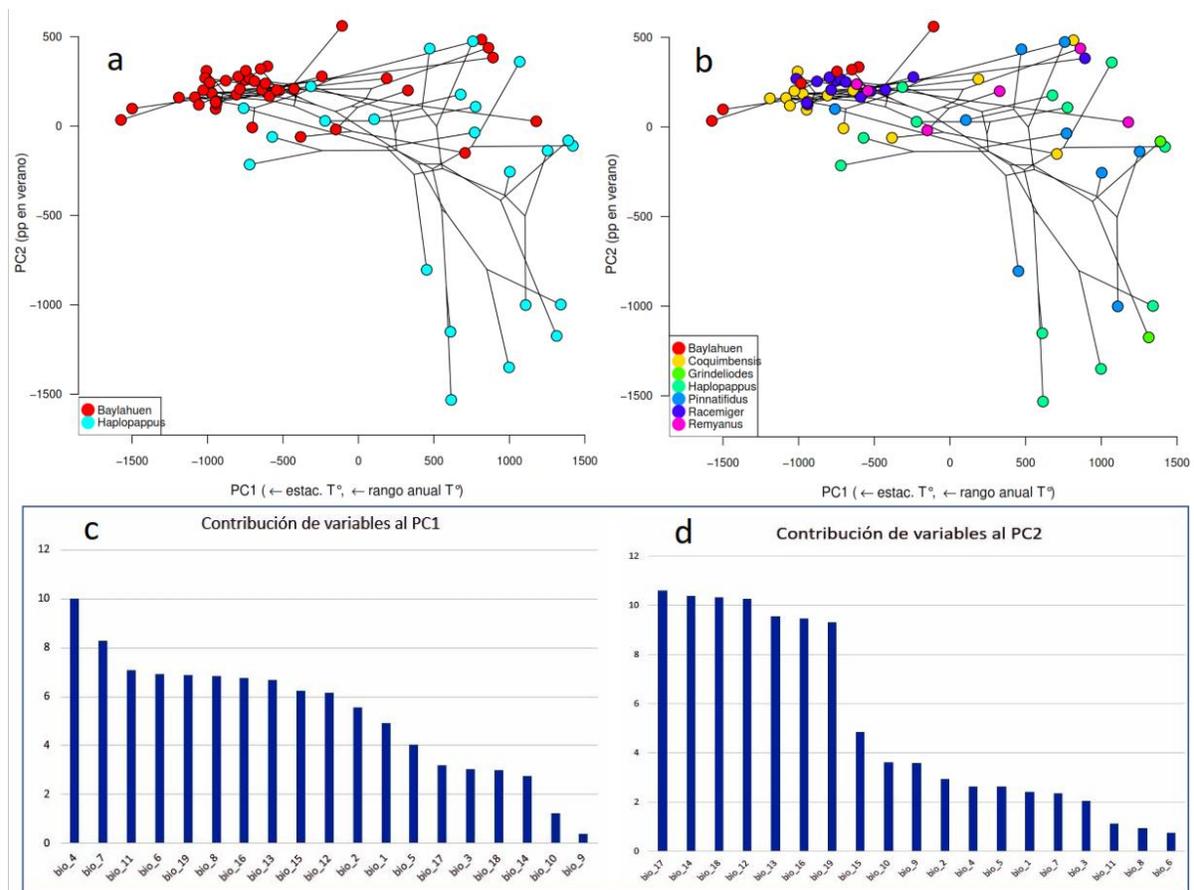


Figura 10 Análisis de componentes principales filogenético. a) Espacio filoclimático del género *Haplopappus*, los círculos representan las puntuaciones medias de las variables para cada taxón. Los colores indican los subgéneros *Haplopappus* y *Baylahuen*. b) Espacio filoclimático del género *Haplopappus*, los círculos representan las puntuaciones medias de las variables para cada taxón. Los colores

indican los siete clados que corresponden a las Secciones. c) histograma con la contribución de cada variable al PC1. d) histograma con la contribución de cada variable al PC2.

A partir de este análisis seleccionamos las variables que acumulan mayor varianza en los datos climáticos y con mayor importancia en el proceso de diversificación del linaje para nuestras siguientes comparaciones. Las cinco variables climáticas seleccionadas son: bio4 estacionalidad de la temperatura, bio7 rango anual de temperatura, bio 17 precipitación del trimestre más seco, bio18 precipitación del trimestre más cálido y bio12 precipitación anual. Estas variables están relacionadas con la estacionalidad del clima y rango de las variables, características propias del clima mediterráneo de Sudamérica y son similares a las seleccionadas en la superposición de nicho entre Norteamérica y Sudamérica tratado en el Capítulo 3. Este grupo de variables relacionadas con la historia evolutiva refleja las condiciones ambientales del nuevo espacio colonizado donde ocurrió la diversificación y evolución de *Haplopappus*.

4.4.4 Análisis de la evolución de las variables del nicho

La señal filogenética para **lambda** de Pagel λ , presentó valor $\lambda=1$ para la variable precipitación anual bio12 y valores altos, cercanos a uno para la altura, precipitación del trimestre más seco bio17 y precipitación del trimestre más cálido bio18 ($\lambda=0.95, 0.83$ y 0.79 respectivamente). Estos valores indican correlación con un proceso evolutivo esperado bajo evolución browniana. Para la estacionalidad de la temperatura bio4 y el rango anual de la temperatura bio7, lambda presentó un valor intermedio entre cero y uno ($\lambda=0.61$ en ambos casos), este valor indicando que otro modelo de evolución explica mejor la correlación entre especies. El **kappa** de Pagel presentó valor cero para las variables altura, precipitación del trimestre más seco bio17, precipitación del trimestre más cálido bio18 y rango anual de la temperatura bio7 ($j=0$), indicando que la cantidad de evolución está asociada únicamente con el evento de especiación, es decir, evolución puntuada. Otras dos

variables, la estacionalidad de la temperatura bio4 ($j=0.62$) y precipitación anual bio12 ($j=0.19$), presentaron un valor de kappa intermedio entre uno y cero. Estos valores indican que las ramas más largas contribuyen más a la evolución de la variable, y está asociado a evolución adaptativa. **Delta** de Pagel presenta valores menores de uno para la variable precipitación anual bio12 (0.57) y para altura (0.74), estos valores de delta menores a uno, indican que la evolución reciente ha sido comparativamente lenta en estas variables. Las otras cuatro variables climáticas, rango anual de la temperatura bio7, estacionalidad de la temperatura bio4, precipitación del trimestre más cálido bio18 y precipitación del trimestre más seco bio17, entregan valores mayores de uno, entre 1.24 al valor máximo de 1.66 para la variable estacionalidad de la temperatura bio4. Los valores de delta mayores de uno indican que la evolución reciente ha sido relativamente rápida. Los valores de lambda, kappa y delta en la Tabla 4.

Variable	lambda de Pagel	kappa de Pagel	delta de Pagel	ajuste de modelo
Estacionalidad de la temperatura bio4	0.61	0.62	1.66	OU
Rango anual de la temperatura bio7	0.61	0	2.2	OU
Precipitación del trimestre más seco bio17	0.83	0	1.24	BM
Precipitación del trimestre más cálido bio18	0.79	0	1.44	OU
Precipitación anual bio12	1.00	0.19	0.57	BM
altura	0.95	0	0.74	BM

Tabla 4 Señal filogenética para las cinco variables más importantes que caracterizan el nicho climático más la altura en el género *Haplopappus*. Se entrega los valores de lambda, kappa y delta de Pagel. La columna de la derecha indica el modelo seleccionado por ajuste con AICc

La evaluación por ajuste de modelo macroevolutivo para las variables estacionalidad de la temperatura bio4, rango anual de la temperatura bio7 y precipitación del trimestre más cálido bio18 reveló mejor ajuste al modelo de evolución OU favoreciendo un modelo de evolución adaptativa que ajusta el paso aleatorio a una tendencia (θ) que es el óptimo para el valor de la variable y con una

fuerza de atracción (α), que restringe el cambio de un rasgo lejos de su óptimo. El parámetro de selección refleja un proceso evolutivo que puede estar estabilizándose en el valor del rasgo ancestral, o puede divergir cuando el óptimo fuerza al clado a evolucionar alejándose de su ancestro. (Hernández et al., 2013). Mientras que las variables precipitación del trimestre más seco **bio17** y precipitación anual **bio12** presentaron mejor ajuste al modelo de evolución browniano, indicando evolución neutral en estas variables del nicho.

En resumen, el análisis del modo de evolución de las variables indica que la variable estacionalidad de temperatura **bio4** se ajusta a un proceso OU de tendencia, donde el cambio de la variable se mueve hacia un óptimo adaptativo, la señal kappa indica que el cambio ocurre en las ramas y la señal delta indica que la evolución reciente ha sido rápida. La variable rango anual de la temperatura **bio7** se ajusta a un proceso OU de tendencia, donde el cambio de la variable se mueve hacia un óptimo adaptativo, mientras kappa indica que el cambio ocurre en los nodos y la evolución reciente ha sido rápida. La variable precipitación del trimestre más seco **bio17** se ajusta a un modelo de evolución browniano, el cambio ocurre en los nodos y la evolución reciente ha sido medianamente rápida. La variable precipitación del trimestre más cálido **bio18** se ajusta a un proceso OU de tendencia, donde el cambio de la variable se mueve hacia un óptimo adaptativo, el cambio ocurre en los nodos y la evolución reciente ha sido medianamente rápida. La variable precipitación anual **bio12** se ajusta a un modelo de evolución estrictamente browniano, el cambio ocurre en las ramas y la evolución reciente ha sido lenta.

La **estimación de estado ancestral** de la variable climática **bio4**, estacionalidad de la temperatura, (es la desviación estándar de los promedios mensuales de la temperatura) estima un valor en el ancestro común más reciente (MRCA de aquí en adelante) en 33.9°C con intervalo de confianza al 95% entre 28.4 - 39.5°C, mientras que la disparificación del rango en las especies actuales varía entre 19.5°C y 46.6°C (Figura 11 a). La reconstrucción del estado ancestral de la variable estacionalidad de la temperatura, **bio4**, presenta una notable variación

entre los clados asociados a nuestras series taxonómicas, reforzando la importancia de este rasgo en la evolución del género y el uso del hábitat. La asociación entre la estacionalidad de la temperatura bio4 y las series ocurre en ambos subgéneros.

Para la variable de rango anual de la temperatura, **bio7**, estima el valor ancestral en el MRCA en 2.25°C con intervalo de confianza al 95% entre 1.96 °C y 2.25 °C, mientras que la disparificación del rango en las especies actuales varía entre 1.37 °C y 2.69 °C (Figura 11 c). Los estados ancestrales para el rango anual de temperatura, bio7, distingue en el subgénero *Baylahuen* a las secciones *Remyanus* (V) y *Baylahuen* (VI) una historia de mayor rango anual de temperatura que para el resto del subgénero. En la sección *Coquimbensis* (VII) indica una tendencia hacia menor rango anual de temperatura. En el subgénero *Haplopappus*, asociado en general a mayor rango anual de temperatura, destaca la divergencia de las historias en la serie *Stolpii* donde dentro del clado las especies divergen evolucionando a mayor rango anual de temperatura y otro grupo a menor rango, sugiriendo evolución adaptativa.

Las variables climática bio17 precipitación del trimestre más seco y bio18 precipitación del trimestre más cálido, ambas asociadas al PC2. La precipitación del trimestre más seco (la lluvia en verano en nuestra área de estudio), **bio17**, estima su valor en el MRCA en 24.0 mm con intervalo de confianza al 95% entre 0.0 – 53 mm, mientras que su disparificación de las especies actuales varia ente 0.0 mm y 190 mm de lluvia en el trimestre más seco (Figura 9 a). Los estados ancestrales para la variable precipitación del trimestre más seco bio17, revela para todo el subgénero *Baylahuen* valores muy bajos, para los nodos ancestrales y recientes, de precipitación para la estación seca y divergencia a lo largo de la rama terminal en las especies *H. punctatus* y *H. taeda* sugiriendo evolución adaptativa. El subgénero *Haplopappus* revela en sus nodos ancestrales evolución a valores de mayor precipitación en la temporada seca, valores que se mantienen en solo en la serie *Haplopappus*, pero se revierte en las serie *Pinnatifidus* y *Velutinus* de modo independiente de regreso hacia condición de sequía en verano, revelando un patrón de variación temporal en la historia evolutiva del linaje para este rasgo.

La precipitación del trimestre más cálido (también corresponde a la lluvia en verano en nuestra área de estudio), **bio18**, estima su valor en el MRCA en 26.7 mm con intervalo de confianza al 95% entre 0.0 – 59 mm, mientras que su disparificación de las especies actuales varia ente 0.0 mm y 195 mm de lluvia en el trimestre más cálido (Figura 9 c). Los estados ancestrales para la variable precipitación del trimestre más cálido bio18, son muy similares a la que presenta bio17, pero revela cambio evolutivo hacia valores de mayor precipitación en el trimestre más cálido en las morfoespecies del desierto de Atacama donde *H rigidus aff.* y *H. villanuevae aff.*, evolucionan hacia mayor lluvia en verano coherente con el régimen climático de alisios con lluvia de verano que existe en esta latitud. Por su parte *H rigidus* que vive más al sur y fuera del área de influencia de la lluvia de verano mantiene el carácter ancestral de adaptación a muy baja precipitación en el trimestre más cálido. Este análisis ayuda a explicar las diferencias en este linaje de estas candidatas a especies.

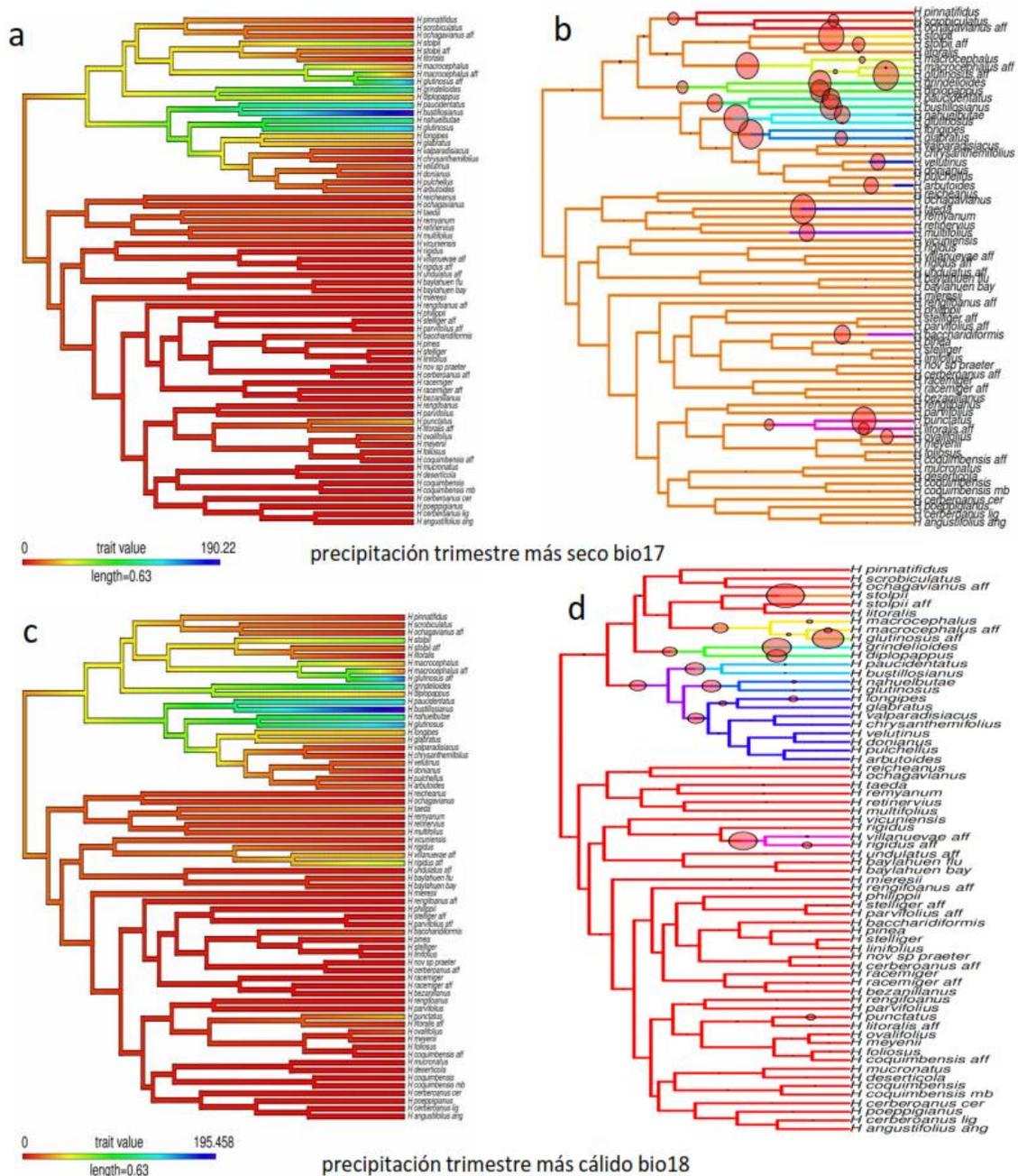


Figura 12 Izquierda. Reconstrucción estado ancestral, proyección de la variable sobre el árbol de *Haplopappus*. El gradiente de color muestra los valores de rasgos observados en las puntas o estimados en las ramas y nodos. Derecha. Cambio de tasa de la variable, los tamaños del círculo muestran la probabilidad posterior de cambio de tasa en la rama y los colores de la rama muestran los regímenes con pp de cambio de régimen $>0,25$. Arriba, a y b, la variable **bio17** precipitación del

trimestre más seco. Abajo, c y d, la variable **bio18** precipitación del trimestre más cálido.

La estimación de estado ancestral de la variable climática bio12, precipitación anual, asociada al PC2, **bio12**, estima el valor en el MRCA en 534.0 mm con intervalo de confianza al 95% entre 239 – 829 mm, mientras que su disparificación de las especies actuales varía entre 15.7 mm y 1922 mm de lluvia anual (Figura 12 a). Los estados ancestrales para la variable precipitación anual bio12, en el subgénero *Haplopappus* revela evolución hacia mayor lluvia al año en todo el linaje, desde 530 mm en el ancestro del género hacia valores de 850 a 1000 mm de precipitación al año hace 07 -0.7 My, tendencia que se mantiene solo en la sección III *Haplopappus* y que incluso se intensifica hasta valores de 1900 mm de precipitación al año en la serie *Haplopappus*, mientras que en su serie hermana *Velutinus* la tendencia se revierte hacia menor precipitación anual con valores de 550 mm al año. Lo mismo ocurre de modo independiente en la sección II *Pinnatifidus* que presenta una tendencia hacia menor precipitación anual, pero presentando notablemente disparificación en las ramas terminales. La especie *H. litoralis* muestra cambio evolutivo a lo largo de su rama terminal hacia menor lluvia al año (pero habita muy cerca de la costa). Lo mismo ocurre con la especie *H. pulchellus* en la serie *Velutinus* que también muestra cambio evolutivo a lo largo de su rama terminal hacia menor lluvia al año. El subgénero *Baylahuen* revela que desde sus nodos ancestrales se produce evolución a valores de menor precipitación anual en todo el clado, excepto en la sección IV *Remyanus* donde tiende a mantener el valor ancestral en torno a 430 mm. La sección V *Baylahuen* muestra evolución hacia valores extremos de baja precipitación anual. Las especies *H. poeppigianus*, *H. foliosus*, *H. ovalifolius*, *H. punctatus*, *H. litoralis aff.* y *H. baccharidiformis* muestran cambio evolutivo a lo largo de su rama terminal hacia valores de mayor precipitación anual, sugiriendo evolución adaptativa.

La variable topográfica **altura** estima el valor en su MRCA en 1482 msnm con intervalo de confianza al 95% entre 928 – 2035 msnm, mientras que su

disparificación de las especies actuales varia ente 68 msnm y 3486 msnm (Figura 13 c). Los estados ancestrales para la variable topográfica de altura, en el subgénero *Baylahuen* muestra estar correlacionada con las Secciones, de esta manera la sección VII *Coquimbensis* presenta una tendencia hacia menor altitud desde los 854 msnm en el ancestro hasta unos 400-500 msnm. La sección VI *Racemiger* presenta una tendencia hacia mayor altitud, que es más fuerte en la serie *Pinea*, desde 1157 msnm en el ancestro hacia altitud de 1700 – 2000 msnm. La sección V *Baylahuen* presenta la más notable evolución hacia mayor altitud, donde desde su ancestro a 1800 msnm avanza hasta los 3000 msnm. La sección IV *Remyanus* tiende a mantener los valores ancestrales de altura geográfica. En el Subgénero *Haplopappus* la altura geográfica varia en las Secciones y solo muestra tendencia hacia valores de mayor o menor altitud en las especies hermanas o en las ramas terminales.

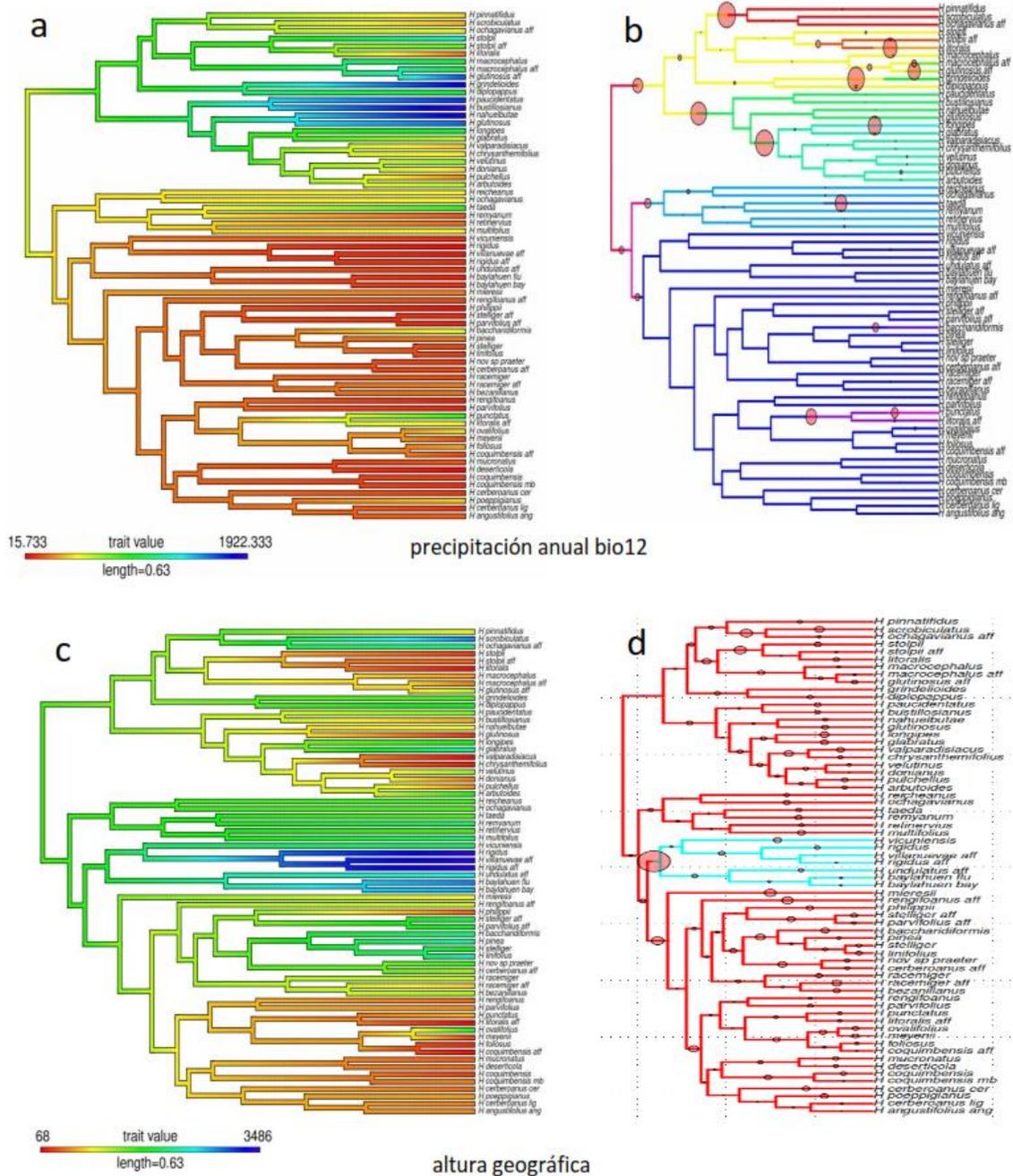


Figura 13 Izquierda. Reconstrucción estado ancestral, proyección de la variable sobre el árbol de *Haplopappus*. El gradiente de color muestra los valores de rasgos observados en las puntas o estimados en las ramas y nodos. Derecha. Cambio de tasa de la variable, los tamaños del círculo muestran la probabilidad posterior de cambio de tasa en la rama y los colores de la rama muestran los regímenes con pp de cambio de régimen $>0,25$. Arriba, a y b, la variable **bio12** precipitación anual. Abajo, c y d, la variable **altura**

Para conocer si la **tasa de cambio** de las variables permaneció constante o fue heterogénea en el tiempo o entre los diferentes clados usando la aproximación bayesiana de MCMCrj para las variables del nicho climático, bio4 estacionalidad de la temperatura, bio7 rango anual de la temperatura, bio12 precipitación media anual, bio17 precipitación del trimestre más seco, bio18 precipitación del trimestre más cálido, y para una variable topográfica, la altitud geográfica. Los resultados del análisis de heterogeneidad en la tasa, entrega para cada variable el número medio de cambios de tasa detectado, su desviación estándar y el intervalo de alta densidad de probabilidad del 95%. Para cada variable evaluada se entrega un gráfico con la muestra posterior para un árbol con los diferentes regímenes con más de 0.25% de probabilidad posterior y con círculos indicando cuyo tamaño muestran la probabilidad posterior de cambio de tasa en la rama. Resultados en la Tabla 8.

Variable evaluada por cambio de tasa	cambios de tasa	desv estandar	Menor HPD 95	Mayor HDP 95
Estacionalidad de la temperatura bio4	11.3	3.2	5	17
Rango anual de la temperatura bio7	13	2.7	8	18
Precipitación del trimestre más seco bio17	19.7	5.4	11	26
Precipitación del trimestre más cálido bio18	14.8	2.5	9	19
Precipitación anual bio12	14.9	3.3	8	20
altura	11.9	3.3	5	18

Tabla 5 Estadística de análisis de cambio de tasa en las diferentes ramas y clados del árbol de *Haplopappus* usando la aproximación bayesiana de MCMCrj para seis rasgos evaluados. Se indica el número medio de cambios de tasa entre regímenes, su desviación estándar en la muestra posterior y el intervalo de alta densidad de probabilidad del 95%.

En la variable estacionalidad de la temperatura, **bio4**, detectamos 11 cambios de tasa (desviación estándar SD = 3.2), y de ellos 3 con PP>0.25 (Figura 11 b). El estado ancestral de 33.9°C se mantiene en la primera división alopátrica del linaje que separa los dos subgéneros hacia el norte y el sur, el primer cambio de tasa fue detectado hace 1.18 My en el Subgénero *Baylahuen* donde cambia a valores menores cercanos a 30°C para las Secciones V *Baylahuen*, VI *Racemiger* y VII *Coquimbensis*. Por su parte la sección IV *Remyanus* y el Subgénero

Haplopappus mantiene el estado ancestral. Posteriormente, hace uno 0.38 My en la sección IV *Remyanus* ocurre una serie de cambios de tasa independientes en cada linaje que conduce a las especies actuales hacia valores de menor variabilidad estacional de la temperatura, donde destaca *H. multifolius* hacia un valor extremo menor de 13°C, y *H. taeda* hacia valores de 15°C. Otro importante cambio de tasa ocurre hace unos 0.35 My en el linaje de *H. baccharidiformis* también hacia valores de menor estacionalidad de temperatura. Por su parte, en el Subgénero *Haplopappus* destaca un cambio de tasa a valores de mayor estacionalidad de temperatura hace unos 0.44 My en el linaje ancestral de *H. chrysanthemifolius* y *H. valparadisiacus*. Otro cambio importante en el subgénero *Haplopappus* ocurre hace 0.28 My en el nodo de división de *H. pulchellus* y *H. arbutoides*, donde el primero cambia hacia mayor menor variación (13°C) y crece a menor altitud y el segundo hacia valores de mayor estacionalidad de temperatura (30°C) y crece a mayor altitud. Los resultados muestran que la variable estacionalidad de la temperatura, bio4, está relacionada con la evolución del Subgénero *Baylahuen* excluida la sección IV *Remyanus* (Figura 8 b). Este cambio de tasa hacia una temperatura más homogénea a lo largo del año, se ajusta también con la dispersión geográfica del linaje hacia el norte (Figura 17) lo que fortalece el aislamiento reproductivo y la diversificación. El cambio evolutivo en estacionalidad de la temperatura esta también correlacionado con el origen de las especies *H. baccharidiformis* y *H. pulchellus*, donde también concurre un evento de dispersión geográfica (Figura 17). El origen de la especie *H. angustifolius* también está correlacionado con cambio evolutivo en esta variable, pero en este caso sin concurrir cambio en el área geográfica, los que nos señala evolución simpátrica correlacionada con otro eje del nicho ecológico.

En la variable rango anual de la temperatura, **bio7**, detectamos 13 cambios de tasa (desviación estándar SD = 2.7) y de ellos 7 con PP>0.25 (Figura 11 d). El estado ancestral de 2.25°C (1.96 - 2.25 °C) se mantiene para casi la totalidad del Subgénero *Haplopappus* y para la mitad del sub genero *Baylahuen*. El primer cambio de tasa se detecta en el Subgénero *Baylahuen* en el ancestro de la serie *Coquimbensis* hace 0.94 My hacia temperatura con menor variación anual en el

rango (1.5°C), en esta misma rama posteriormente hace 0.87 My se detecta un nuevo cambio regresando a valores más amplios de temperatura (2.4°C) en nuestra serie *Cerberoanus*. En la serie *Parvifolius* se detecta 2 cambios de tasa de regreso hacia valores mayores, en el linaje de *H. ovalifolius* hace 0.18 My aumentando (2.2°C) y en el linaje de la especie *H. punctatus* hace 0.33 My (2.2°C). Otro cambio menor ocurre en la serie *Philippi* hace 0.86 My hacia menor rango de temperatura (1.8°C). En el Subgénero *Haplopappus* se detecta dos cambios importantes, uno en el ancestro de las especies *H. valparadisiacus* y *H. chrysanthemifolius* hace 0.52 My hacia menor rango anual de temperatura (1.2 °C) y en el ancestro de la especie *H. litoralis* hace 0.37 My a menor rango (1.1°C). El rango anual de temperatura, bio7 (Figura 8 d), esta correlacionada con la evolución de cuatro clados y tres especies independientes. La sección VII *Coquimbensis* del subgénero *Haplopappus* muestra cambio de tasa hacia climas de temperatura con menor variación diaria y anual, indicando evolución adaptativa en este eje del nicho. El análisis de áreas ancestrales no muestra cambio de área (Figura 17), aunque desde los datos de ocurrencia de las especies es posible observar distribuciones alopátricas. La serie *Cerberoanus* de esta sección VII *Coquimbensis* muestra un cambio de tasa de regreso hacia climas con mayor rango anual de temperatura, sugiriendo evolución adaptativa en este eje del nicho climático. Aquí solo *H. poeppigianus* está asociada con cambio en el rango geográfico, sugiriendo especiación alopátrica, mientras *H. angustifolius* se mantiene en la misma área ancestral del linaje. Las especies *H. valparadisiacus* y *H. chrysanthemifolius* están correlacionadas a cambio evolutivo hacia clima con menor rango anual de temperatura y a una distribución muy restringida a la cercanía de la costa. La especie *H. litoralis* está correlacionada a cambio evolutivo hacia menor rango anual de temperatura y en este caso a asociada a dispersión geográfica hacia el norte, sugiriendo evolución alopátrica. El origen de la especie *H. ovalifolius* está correlacionada a cambio evolutivo hacia clima con mayor rango anual de temperatura y cambio en su área geográfica hacia las montañas del centro de Chile, sugiriendo evolución alopátrica y posiblemente evidencia de oscilaciones climáticas que la restringieron al clima de la montaña.

En la variable precipitación media anual, **bio12**, detectamos 15 cambios de tasa (desviación estándar SD = 3.3) y de ellos 11 con $PP > 0.25$ (Figura 13 b). El estado ancestral de 534 mm (239 - 829 mm) sufre un cambio de tasa en la primera división del linaje, hace 1.26 My y separa el Subgénero *Baylahuen* hacia menor pp. anual (425 mm) y en Subgénero *Haplopappus* hacia mayor pp. anual (816 mm). En el Subgénero *Haplopappus*, en el ancestro del linaje de la sección III *Haplopappus* hace 1.06 My hay un cambio de tasa hacia mayor pp. (1090 mm), condición que se mantiene en toda la serie *Haplopappus*, mientras que en la serie hermana *Velutinus* hace 0.72 My ocurre un cambio hacia menor pp. anual (863 mm), en este mismo linaje, hace 0.49 My ocurre un cambio en el linaje de la especie *H. longipes* de regreso a mayor pp. (1035 mm). Mientras en la hermana sección II *Pinnatifidus* ocurre una serie de cambios de tasa independientes hacia valores de menor pp. anual. Hace 0.74 My en el ancestro de la serie *Pinnatifidus* ocurre un fuerte cambio hacia menor pp. anual (688 mm), en la serie hermana *Stolpii* hace 0.56 My también ocurre otro fuerte cambio hacia menor pp. anual (667 mm). En esta serie hace 0.18 My ocurre un fuerte cambio hacia mayor pp. (1679 mm) en el ancestro de *H. glutinosus aff.* En el Subgénero *Baylahuen* la primera división hace 1.18 My, el ancestro de la serie *Remyanus* se mantiene en el valor de pp. anual (430 mm) y hace 0.75 My el ancestro de *H. taeda* muestra un cambio hacia mayor pp. (453 mm). Por su parte las Secciones *Baylahuen*, *Racemiger* y *Coquimbensis* desde hace 1.14 My tienden a mantener el valor ancestral de baja pp. anual (360 mm). Solo detectamos un cambio de tasa el linaje del ancestro de *H. punctatus* y *H. litoralis aff.* hacia mayor pp. anual (534 mm), y donde hace 0.33 My el ancestro de *H. punctatus* avanza a un valor aun mayor de pp. anual (850 mm). La precipitación media anual, bio12, (Figura 10 b) es decir, la cantidad promedio de lluvia al año, esta correlacionada al cambio evolutivo de las secciones y las series en el subgénero *Haplopappus*, de distribución más sureña y con mayor cantidad de lluvia al año. Aquí, la serie *Pinnatifidus* esta correlacionada a cambio evolutivo hacia menor precipitación anual y en su serie hermana *Stolpii* también esta correlacionada a cambio evolutivo hacia menor precipitación anual, el cambio está asociado en ambas series con dispersión a una nueva área geográfica (Figura 22), sugiriendo

evolución alopatrica seguida de evolución adaptativa en este eje del nicho. La precipitación media anual está relacionada con la evolución del subgénero *Baylahuen* adaptado a clima más seco, con la excepción de su sección IV *Remyanus* que se mantiene en clima algo más húmedo y asociado a altura geográfica, en la cordillera y cimas de cerros. Este patrón también sugiere evidencia de oscilaciones climáticas del pleistoceno que la restringieron al clima de montañas. La especie *H. taeda* está correlacionada a cambio evolutivo hacia clima con mayor precipitación y es alopatrica con el resto de especies de su serie que viven más al norte y a menor altitud. El origen de las especies *H. punctatus* y *H. litoralis* aff. está correlacionado a cambio evolutivo hacia mayor precipitación anual y asociado a dispersión a una nueva área geográfica al sur del rango de su clado, sugiriendo evolución alopatrica seguida de evolución adaptativa en este eje del nicho. El origen de la especie *H. baccharidiformis* está correlacionado a cambio evolutivo hacia mayor precipitación anual y asociado a dispersión a una nueva área geográfica muy al sur del rango de las otras cinco especies de su serie, también sugiriendo evolución alopatrica seguida de evolución adaptativa en este eje del nicho.

En la variable precipitación del trimestre más seco, **bio17**, detectamos 20 cambios de tasa (desviación estándar SD = 5.4) y de ellos 13 con PP>0.25 (Figura 12 b). El estado ancestral de 24 mm (0 - 53 mm) se mantiene en casi todo el subgénero *Baylahuen* y en las ramas ancestrales del Subgénero *Haplopappus* hasta 0.89 My. En el ancestro del subgénero *Baylahuen* el estado ancestral de la pp. del trimestre más seco es de 16 mm, y disminuye gradualmente sin indicar cambio en la tasa a valores de 4 a 5 mm en el ancestro de las series *Parvifolius* y *Coquimbensis* y hasta 2 mm en el ancestro de la serie *Cerberoanus*. Hace 0.64 My en el ancestro de las especies *H. punctatus* y *H. litoralis* aff. en la serie *Parvifolius*, detectamos un drástico cambio a mayor pp. en el trimestre más seco (15 mm). En la sección VI *Racemiger*, el ancestro de *H. baccharidiformis* sufre un cambio de tasa de 4.7 mm a 14.6 mm. Por su parte en el subgénero *Haplopappus* detectamos 6 cambios asociados a clados y otros cuatro asociados a una sola especie. El primer cambio de tasa fue detectado hace 0.74 My en el ancestro de la serie *Pinnatifidus* hacia menor pp. en el trimestre más seco, desde 41 mm hacia 28.8) mm. También

muestran cambios a mayores valores de pp. en el trimestre más seco los ancestros de la serie *Grindelioides* (0.63 My, 61 mm), los ancestros de la serie *Stolpii* (0.56 My, 36 mm) y de la serie *Haplopappus* (0.48 My, 58 mm) también hacia mayor pp. en verano. Lo mismo ocurre en la serie *Velutinus*, donde los ancestros de las especies *H. longipes* y *H. glabratus* (0.49 My, 40 mm), de las especies *H. nahuelbutae* y *H. glutinosus* (0.48 My, 98 mm), y de las especies *H. bustillosianus* y *H. paucidentatus* (0.56 My, 112 mm) también muestran un cambio de tasa hacia mayor pp. en verano. Los ancestros de las especies *H. velutinus* (0.24 My, 16 mm) y *H. arbutoides* (0.28 My, 15 mm) también presentan cambios de tasa independientes a valores menores de pp. en verano. La precipitación del trimestre más seco, bio17, esto es la lluvia de verano muestra un patrón en parte similar al que presenta la precipitación anual, bio12. La cantidad de lluvia de verano esta correlacionada al cambio evolutivo de las sección I *Grindelioides* y las series *Haplopappus* y *Velutinus* de la sección III *Haplopappus* que no son distinguidas en el análisis de la variación evolutiva de la precipitación anual. El origen de la sección I *Grindelioides* esta correlacionada a cambio evolutivo hacia mayor precipitación en verano. En la serie III *Haplopappus*, el origen de las especies *H. bustillosianus* y *H. paucidentatus* está correlacionado a cambio evolutivo hacia mayor precipitación en verano. En la serie *Velutinus*, el origen de las especies *H. longipes* y *H. glabratus* está correlacionado a cambio evolutivo hacia mayor precipitación anual y asociado a dispersión a una nueva área geográfica al sur del rango de su clado, sugiriendo evolución alopátrica seguida de evolución adaptativa en este eje del nicho y también asociado mayor a altura geográfica en la cordillera, sugiriendo evolución alopátrica posiblemente seguida de evolución adaptativa en este eje del nicho. En la serie III *Haplopappus* el origen de las especies *H. nahuelbutae* y *H. glutinosus* está correlacionado a cambio evolutivo hacia mayor precipitación en verano y asociado menor altitud, sugiriendo evolución alopátrica y también evolución adaptativa en este eje del nicho.

En la variable precipitación del trimestre más cálido, **bio18**, detectamos 20 cambios de tasa (desviación estándar SD = 5.4) y de ellos 13 con PP>0.25 (Figura 12 d). El estado ancestral de sequía en verano se intensifica en todo el subgénero

Baylahuen y solo señala un importante cambio de tasa evolutiva hacia mayor lluvia en verano en el ancestro de las especies *H rigidus aff.* y *H. villanuevae aff.*, en el extremo norte de la distribución del género y que está relacionado con el régimen de lluvias en verano de la zona. El subgénero *Haplopappus* concentra seis diferentes regímenes de tasa evolutiva, donde la sección *Haplopappus* muestra una activa dinámica de cambio, primero hacia mayor lluvia en verano en el ancestro y posteriormente revierte con cambio hacia menor lluvia en verano en la serie *Velutinus*. La serie *Haplopappus* también presenta cambios de tasa hacia mayor lluvia de verano. Las secciones *Grindelioidae* y *Pinnatifidus* también presentan cambios de tasa en ramas independientes para tres pares de especies hacia mayor o menor lluvia en verano y asociados a cambio de área geográfica.

En la variable topográfica de altura, a pesar de presentar una notable disparificación entre las especies actuales, detectamos 15 cambios de tasa (desviación estándar SD = 2.5) menores y solo uno de ellos con PP>0.25 (Figura 13 d). El estado ancestral es de 1482 msnm (928 – 2035) y detectamos un cambio de tasa hace 1.14 My en el linaje ancestral de la sección V *Baylahuen* hacia mayor altura, a 1812 msnm.

El análisis de diversificación a través del tiempo se muestra en el gráfico de acumulación de especies en el tiempo en la Figura 14. Desde la curva de especies a través del tiempo trazamos líneas verticales en cada evento de acumulación de linaje para conocer a que nodos corresponde en la filogenia. La tasa de diversificación es de 2.77 eventos/millón años por linaje.

Al comparar la curva de acumulación de especies en el tiempo con los eventos climáticos (Loulergue et al., 2008; Hansen & Sato, 2011) asociados temporalmente, encontramos una coincidencia entre la tasa de diversificación, expresada en la pendiente de la curva y los periodos glaciares e interglaciares (Figura 15). La diversificación, estimada como acumulación de especies en el tiempo esta sorprendentemente asociada a los ciclos interglaciares largos de 100.000 años que se establecieron hace aproximadamente 800.000 años en la transición del Pleistoceno Medio. Los periodos de mayor tasa de diversificación

coinciden con siete periodos interglaciares de mayor temperatura. Los periodos glaciares coinciden con periodos de estasis en la diversificación donde no se registra aparición de nuevas especies. sin embargo, se destaca un único periodo glacial, ubicado entre 250.000 a 320.000 años atrás que exhibe una elevada diversificación. Este proceso de activa generación de especies en el linaje *Baylahuen*, que habita en el Norte de Chile. En esta región, el impacto de la glaciación se traduce en un aumento de las precipitaciones y en la creación de ambientes más favorables para las plantas de zonas áridas.

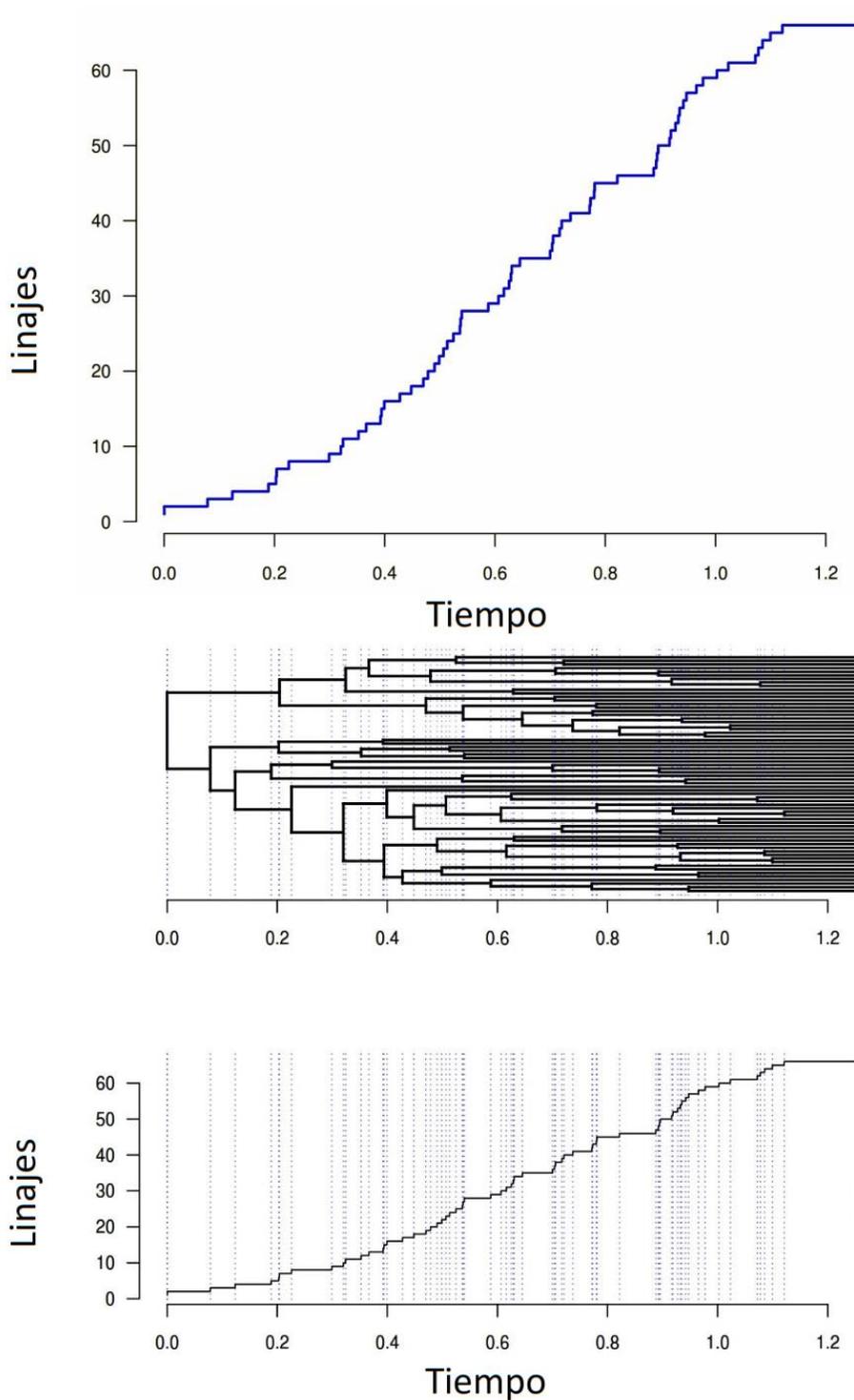


Figura 14 Diversificación del género *Haplopappus* presentada en gráfico de acumulación de linajes en el tiempo LTT. Arriba diagrama LTT para la filogenia de *Haplopappus*. Abajo árbol donde la líneas azules marcan cada evento de acumulación de especie y su posición temporal.

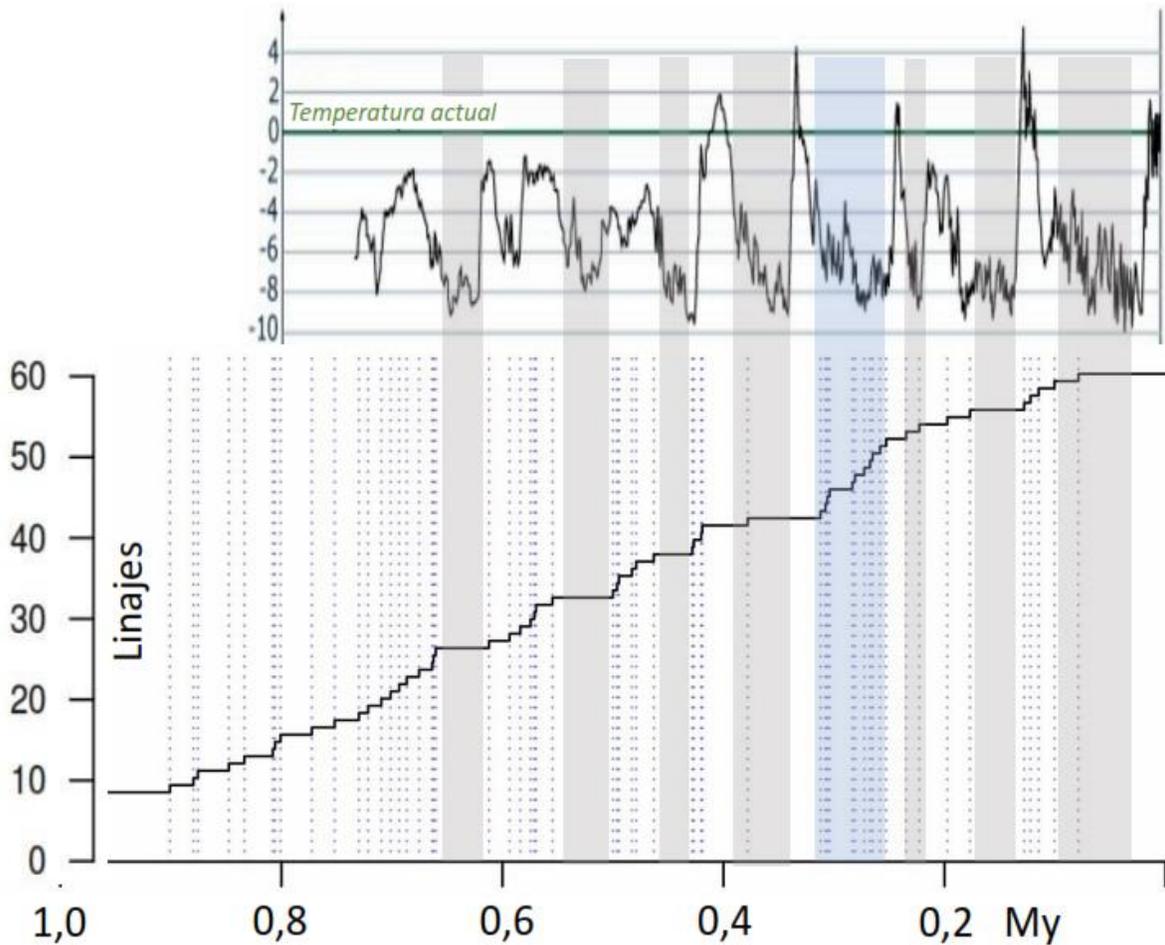


Figura 15 Diversificación asociada a ciclos interglaciares. Gráfico inferior, la curva de acumulación de especies en el tiempo. El gráfico superior, estimación de la temperatura del pasado en los últimos 800.000 años. Los periodos glaciares se marcan con sombreado gris y coinciden con periodos de estasis en la diversificación. Los periodos de mayor tasa de diversificación coinciden con los periodos interglaciares de mayor temperatura. El sombreado azul muestra un periodo glacial, pero con alta diversificación que ocurre por la generación de especies en el linaje *Baylahuen* que habita en el Norte de Chile.

El análisis de diversificación, realizado para identificar la heterogeneidad en la tasa evolutiva mediante BAMM en la filogenia de *Haplopappus*, revela una elevada tasa de diversificación al inicio de la filogenia, seguida de una disminución

gradual de manera logarítmica hacia el presente (ver Figura 16). El análisis no identificó cambios en el régimen macroevolutivo que pudieran explicar la diversificación en las ramas del árbol filogenético.

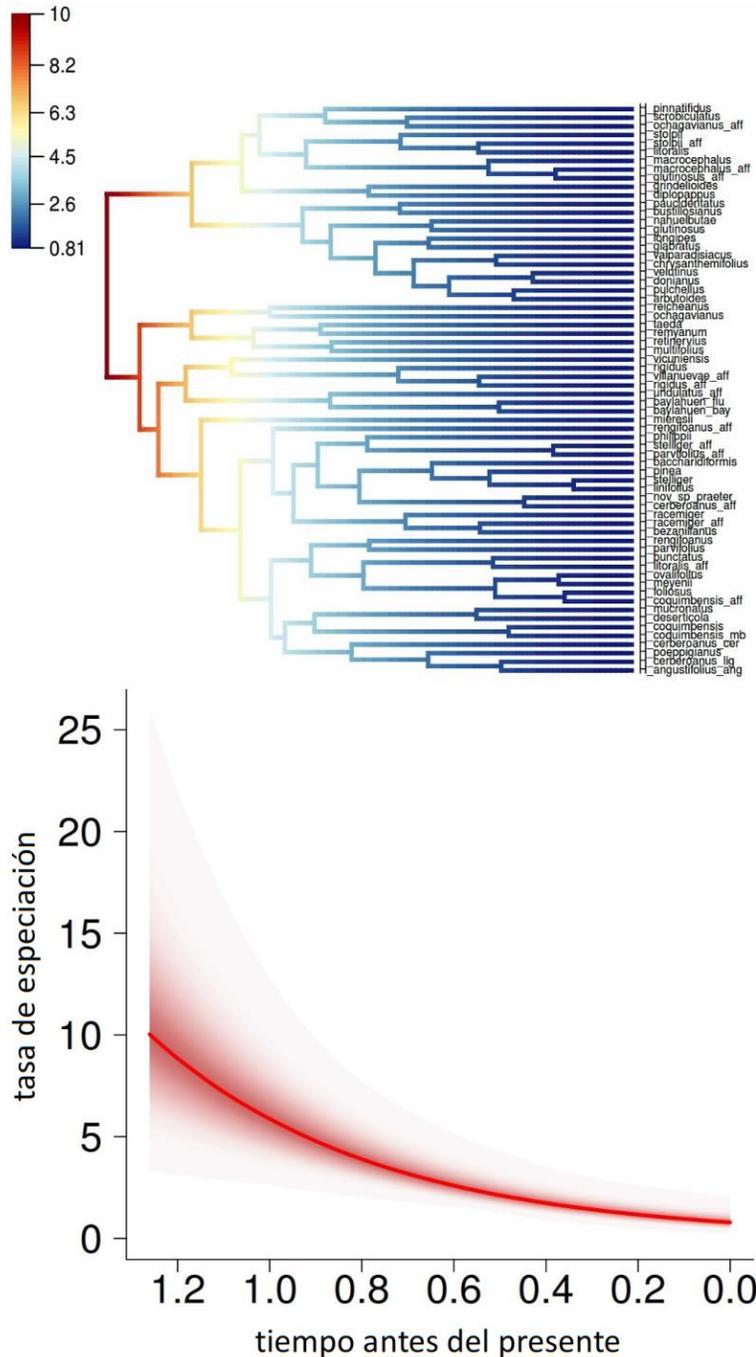


Figura 16 Análisis de diversificación del género *Haplopappus* ejecutado en BAMM. Arriba. Tasas de diversificación neta promedio. Abajo. Tasa de evolución en el tiempo.

4.4.5 Análisis de áreas ancestrales

La codificación de las áreas geográficas de presencia de las especies en cinco áreas definidas para nuestro estudio se entrega en material suplementario (Figura S17). El ajuste para los dos modelos evaluados DEC (dispersión-extinción-cladogénesis) y DEC+J entrega para el modelo DEC $AICwt = 0.0032$ y para el modelo DEC+J $AICwt = 0.9968$ ($p=0.00024$), es decir rechaza fuertemente el modelo nulo (DEC) en favor del modelo alternativo (DEC+J). Este modelo agrega la especiación por eventos fundadores en la que un raro evento de dispersión por salto funda un nuevo linaje genéticamente aislado. Las áreas ancestrales reconstruidas para *Haplopappus* bajo el modelo DEC+J se presentan en la Figura 18. Los parámetros de la tasa de dispersión, $p1 = 0.2043567$; la tasa estimada de extinción local, $p2 = 0.000000000001$ y la tasa de especiación por salto $p3 = 0.03843073$. El modelo asigna para el ancestro común del linaje un área combinada de Valles transversales + Mediterráneo, que es una extensión amplia en el centro de Chile. El primer evento de dispersión y especiación simultánea separa un linaje hacia el sur, al “Mediterráneo”, que es ancestro del subgénero *Haplopappus* y el otro linaje hacia el norte, a los “Valles Transversales”, el ancestro del subgénero *Baylahuen*, indicando un temprano proceso de dispersión y diversificación de dos linajes alopátricos. El linaje del subgénero *Baylahuen* de los “valles transversales” encontramos tres eventos de dispersión y especiación simultánea en los nodos ancestrales, uno de ellos en el origen de la sección *Remyanus*. Otro evento de dispersión y especiación simultánea en el origen del complejo *H. villanuevae* – *H. rigidus*. Encontramos siete eventos de dispersión y especiación simultánea en el origen independiente de las especies *H. poeppigianus*, *H. deserticola*, *H. ovalifolius*, *H. baccharidiformis*, *H. philippi*, *H. baylahuen* y *H. remyanus*. En el linaje del subgénero *Haplopappus* del área Mediterráneo, encontramos cinco eventos de dispersión y especiación simultánea en los nodos ancestrales, uno de ellos en el origen de la sección *Pinnatifidus* y otros dos en el origen de la sección *Haplopappus* y sección *Velutinus*. Encontramos dos eventos de dispersión y especiación simultánea en el origen independiente de las especies *H. pulchellus* y *H. stolpii*. En

total, en la diversificación del género *Haplopappus* y de acuerdo a nuestra configuración del modelo, encontramos 18 eventos de dispersión y especiación simultánea.

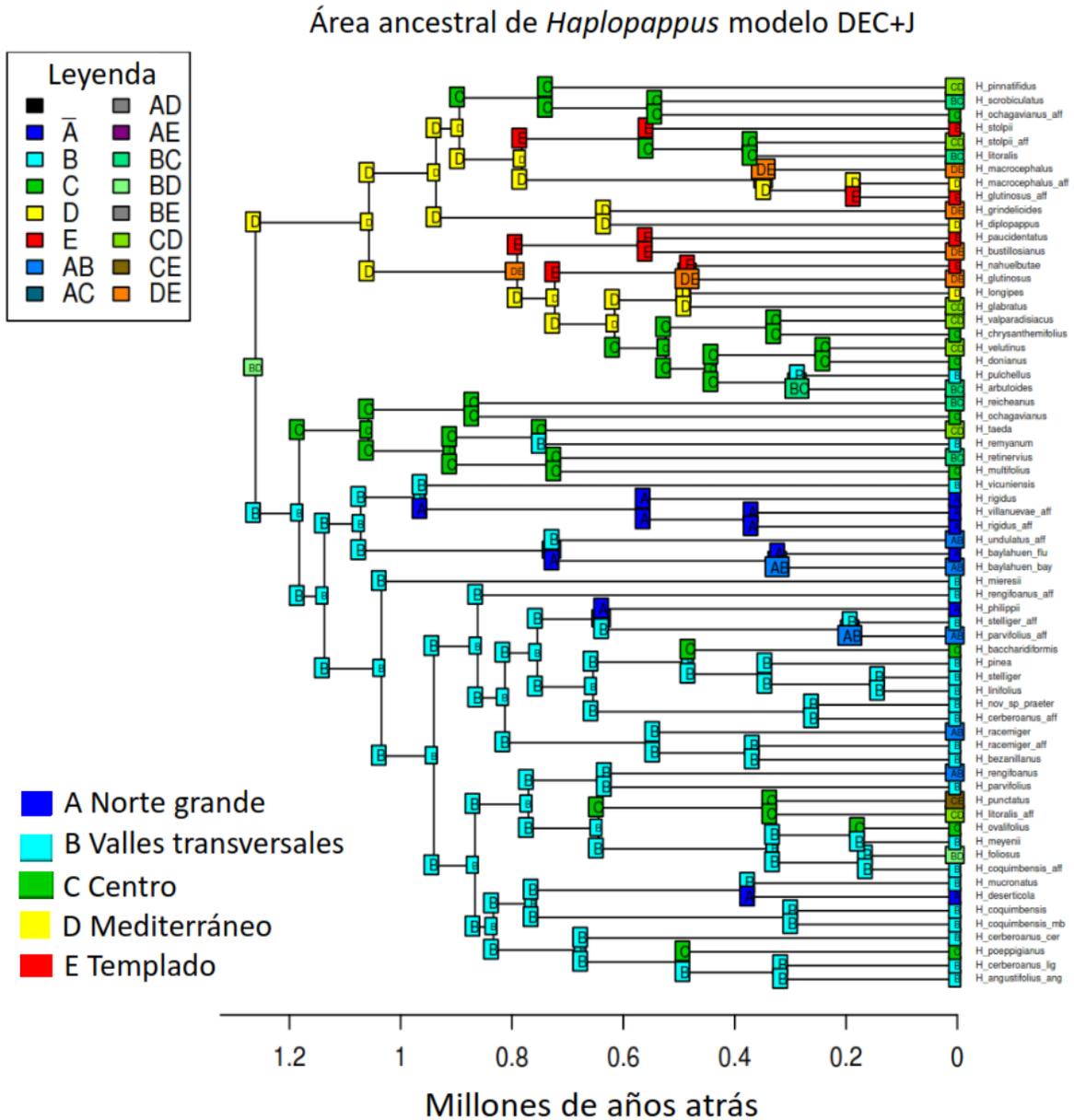


Figura 17 Reconstrucción de áreas ancestrales para el género *Haplopappus* bajo el modelo DEC+J usando cinco áreas ancestrales y permite hasta dos áreas por especie.

Distancia geográfica y distancia evolutiva

El test de Mantel para evaluar la correlación entre distancia geográfica y distancia evolutiva entrega el estadístico de Mantel que varía entre +1 y -1 (mientras este valor sea más cercano a 1, más fuerte es la correlación), en nuestro caso fue $r = 0.1719$ y significancia = 0.001. El valor positivo de r sugiere una correlación positiva, lo que significa que a medida que aumenta la distancia filogenética, también aumenta la distancia geográfica, y viceversa. También, su valor muy cercano a 1 nos indica la fortaleza de esta correlación, que es estadísticamente significativa a un nivel de 0.001, es decir que la relación entre distancia filogenética y distancia geográfica sea producto del azar es de 1 en mil. El resultado indica que la distancia geográfica favorece la diversificación y apoya un modelo de especiación alopátrico.

4.5 DISCUSIÓN

Los Andes, una región conocida por su notable riqueza de especies, alberga numerosos clados emblemáticos que se distinguen por exhibir tasas de diversificación aceleradas (Hughes & Eastwood, 2006; Madriñan et al., 2013; Givnish et al., 2015). Aunque diversos estudios han documentado este patrón, son limitados los esfuerzos destinados a desentrañar los procesos subyacentes a esta elevada diversidad. Además, la mayoría de los estudios se han realizado en los Andes tropicales (Diazgranados & Barber, 2017; Pérez-Escobar et al., 2017; Lagomarsino et al., 2016), con limitada atención en los Andes extratropicales. El propósito de nuestro estudio es comprender tanto el modo evolutivo como el mecanismo regulador que impulsan esta dinámica.

El género *Haplopappus*, que presenta una morfología relativamente uniforme e interacciones bióticas similares, se investiga con un enfoque en las fuerzas climáticas como reguladoras de la diversificación. En regiones donde la humedad es el factor limitante, las variables abióticas, ejercen un control mucho mayor sobre la vegetación (Axelrod, 1967; Evans, 2009). El origen del género tuvo lugar hace unos dos millones de años, resultante de un evento de dispersión anfitropical desde

Norteamérica hacia Sudamérica, específicamente entre áreas áridas. En el recién establecido hábitat sudamericano, el linaje experimentó una alta tasa de diversificación, dando origen a una radiación focalizada en las zonas semi áridas del oeste de los Andes, con unas 70 especies en la actualidad. La tasa de diversificación del género *Haplopappus* fue estimada en 2.77 eventos My^{-1} por linaje, situándola como uno de los registros de radiación de especies más rápidas. En comparación, la tasa de diversificación para radiaciones continentales en familias de angiospermas es de 0.12 eventos My^{-1} (Hernandez-Hernandez, 2019). Entre las tasas más altas reportadas para arbustos se encuentran la radiación de *Lupinus* sudamericanos (Fabaceae) de 2.49-3.72 eventos My^{-1} (Hughes & Eastwood, 2006), la de frailejones (Espeletiinae) en paramos andinos de 1.06-5.02 eventos My^{-1} (Madriñan et al. 2013); la de *Astragalus* andinos (Fabaceae) de 0.84-2.06 (Scherson et al. 2008); espadas de plata en Hawái (Asteraceae) de 0.24-0.51 eventos My^{-1} (Baldwin & Sanderson, 1988); y campanuláceas andinas de 0.79-5.02 eventos My^{-1} (Lagomarsino et al. 2016).

Este hallazgo se agrega a las elevadas tasas de diversificación documentadas para clados andinos, reforzando la importancia de las montañas como un importante motor de la diversificación. Las montañas, vinculadas con gradientes de temperatura y aridez, generan una pronunciada complejidad geográfica y climática que ejerce influencia en la biodiversidad (Badgley et al., 2017).

La causa más probable detrás de esta alta diversificación apunta a la oportunidad ecológica, considerada un componente crucial en las radiaciones adaptativas (Sudhaus, 2004). Esta oportunidad ecológica se manifiesta a través de la apertura de nichos, y es facilitada por la dispersión hacia nuevos climas. También, implica la aparición de un rasgo o innovación clave que posibilita la colonización de los nuevos nichos, en este caso, relacionado con la adaptación a zonas áridas heredada de los ancestros. La heterogeneidad ambiental dentro de una región geográfica discreta también contribuye de manera significativa a la diversidad de nichos (Simpson, 1953; Sudhaus, 2004).

La notable diversidad del género *Haplopappus* se explica por un proceso de radiación adaptativa que es regulada por la evolución del nicho climático. La relación entre la diversificación y la tasa de cambio de las variables del nicho climático se evidencia a través el análisis comparado que identifica numerosos cambios en la tasa evolutiva del nicho climático en el origen de los clados principales, de clados secundarios y en el origen de especies. Muchos de los cambios de tasa están vinculados a un evento de dispersión y especiación simultánea. Además, en casos menos frecuentes, se observa que después de eventos de dispersión o expansión del rango geográfico, se generan patrones de cambio gradual asociados a evolución browniana. El análisis de la señal filogenética y el ajuste de modelos macroevolutivos indica que la evolución está asociada tanto a evolución adaptativa con cambios hacia un óptimo, como también a evolución browniana que indica evolución neutral en los ejes del nicho climático favoreciendo un mecanismo de deriva genética en poblaciones alopátricas.

El nicho climático, identificado como un impulsor de elevadas tasas de diversificación, han sido reportado en varios estudios (Pearman et al. 2008; Smith and Donoghue 2010; Cooney et al., 2016; Cardillo et al. 2017; Salariato and Zuloaga 2017; Schnitzler et al. 2012; Martínez-Cabrera and Peres-Neto 2013; Kozak y Wiens, 2010). Un ejemplo destacado es el estudio de la dinámica evolutiva del nicho ecológico en 89 taxa de *Babiana* (Iridaceae) en la flora del Cabo, en África, que revela una asociación entre las tasas de evolución de nichos climáticos y las tasas de diversificación de especies. En este contexto, el cambio en la precipitación y temperatura media anual impulsa las tasas de diversificación a través de evolución adaptativa en dos ejes del nicho climático, los que están generados por una marcada heterogeneidad ambiental, resaltando la naturaleza dinámica de la evolución del nicho climático (Schnitzler 2012). En un estudio de 144 especies de frailejones (Espeletiinae, Asteraceae) en paramos andinos, la diversificación refleja una marcada influencia de la geografía en las relaciones filogenéticas. La rápida radiación de los frailejones podría explicarse mediante hipótesis tanto de especiación simpátrica, a través de la partición de nichos, como por hipótesis de especiación alopátrica, mediante la separación de poblaciones impulsada por los

ciclos glaciares (Diazgranados & Barber, 2017). Tanto la geografía como la filogenia indican la presencia de dos radiaciones independientes. En el género *Lonicera* (Caprifoliaceae) para 25 especies del hemisferio norte, el análisis de la evolución de las variables climáticas ha identificado evolución significativa de nichos climáticos en un grupo de especies distribuidas en todo el hemisferio norte. Además, el estudio ha revelado patrones de conservatismo, evolución y convergencia en los nichos climáticos de estas especies (Smith and Donoghue 2010). En Sudamérica, el análisis de la evolución del nicho climático en el género *Menonvillea* (Brassicaceae) compuesto por 25 especies, reveló cambios en el nicho climático en algunas secciones, mientras que en otras se observa cierto grado de conservatismo del nicho. Este hallazgo destaca la naturaleza dinámica de la evolución del nicho climático en este género (Salariato & Zuloaga, 2017). En la notable radiación de 112 especies del clado *Pelargonium* (Geraniaceae) en África del Sur, se exploró la relación entre las tasas de evolución de los nichos climáticos y las tasas de diversificación en los principales linajes de *Pelargonium*. Se demostró que el extraordinario éxito evolutivo del género está vinculado a su capacidad para adaptarse a la variación del nicho climático generados por los cambios históricos en el sur de África. Los eventos claves que impulsaron esta rápida evolución en las preferencias climáticas fueron la aridificación y el rápido establecimiento de fuertes gradientes estacionales de lluvia (Martínez-Cabrera and Peres-Neto, 2013).

En el caso de *Haplopappus*, las variables adaptativas del nicho climático que regulan la diversificación y explican su notable diversidad, son aquellas que concentran la varianza en la dinámica evolutiva de linaje. Estas variables, responsables de conducir la radiación adaptativa, incluyen la estacionalidad de la temperatura, el rango anual de la temperatura, la precipitación del trimestre más seco y del trimestre más cálido. Estas variables están asociadas a estacionalidad del clima y a la amplitud del rango de las variables, que son propios del clima mediterráneo en Sudamérica y que es moderado por la influencia oceánica. Las variables de temperatura están vinculadas a la ocupación de climas más secos en el desierto por el subgénero *Baylahuen*, mientras que las variables de precipitación

en verano se asocian a la ocupación de climas más húmedos hacia el sur por parte del subgénero *Haplopappus*.

Como mecanismo explicativo de estos patrones de relación entre la diversificación y la evolución del nicho climático, encontramos las oscilaciones climáticas del Pleistoceno. Esta relación se hace evidente mediante la coincidencia entre la tasa de diversificación, expresada en la pendiente de la curva de acumulación de especie, y los periodos glaciares e interglaciares. Observamos que la diversificación, esta sorprendentemente asociada a los ciclos interglaciares largos de 100.000 años que se establecieron hace aproximadamente 800.000 años desde la transición del Pleistoceno Medio (Zachos et al., 2001; Paillard, 2006). Los periodos de mayor tasa de diversificación coinciden con siete periodos interglaciares caracterizados por temperaturas más elevadas. Durante los periodos glaciares, se observan fases de estasis en la diversificación, donde no se registra la aparición de nuevas especies. No obstante, se destaca un único periodo glacial, situado entre 250.000 a 320.000 años atrás, que presenta una elevada diversificación. Este proceso de activa generación de especies en un periodo glacial se manifiesta en el linaje *Baylahuen*, que habita en el Norte de Chile. En esta región, el impacto de la glaciación se traduce en un incremento de las precipitaciones y en la creación de ambientes más favorables para las plantas adaptadas a zonas áridas.

Los pulsos de diversificación durante los periodos interglaciares pueden atribuirse al hecho de que el linaje, ya adaptado a condiciones áridas y semi áridas, pudo encontrar hábitats más favorables en las condiciones de clima más cálido y seco del periodo interglacial, facilitando así la expansión de sus áreas de distribución. En contraste, durante los periodos glaciares, los cinturones de vegetación se redujeron y quedaron aislados en cumbres disjuntas, donde pudo producirse la diferenciación (Vuilleumier, 1971; Hazzi et al., 2018).

La oportunidad ecológica, un elemento esencial para impulsar las radiaciones adaptativas, implica la aparición de una innovación clave (Sudhaus, 2004). En el caso de las plantas de zonas áridas, esta característica clave se refiere a la adaptación a la aridez, la que puede ser heredada de ancestros ya adaptados a condiciones de sequía. En estas condiciones, la expansión hacia nuevos entornos

áridos puede estimular la diversificación en aquellos linajes que ya poseen adaptaciones a la aridez (Axelrod, 1967). *Haplopappus* tiene su origen en linajes procedentes de zonas áridas de Norteamérica que ya poseen adaptaciones a la aridez. Estas adaptaciones se han transmitido, permitiendo al linaje sobrevivir en el nuevo ambiente árido y estimulando su diversificación y distribución, actualmente centrada el matorral árido, semiárido y mediterráneo en la vertiente occidental de los Andes. Se ha documentado un patrón consistente de linajes preadaptados a la aridez, cuya diversificación se vio favorecida por la expansión hacia nuevas condiciones áridas. Este patrón ha sido observado en 19 especies del género *Oenothera* en el oeste de América del Norte, donde los datos confirman que la propagación hacia ambientes áridos ha impulsado la diversificación de linajes adaptados a tales condiciones (Evans et al., 2009). Un patrón similar de migración de plantas originarias de entornos desérticos para colonizar nuevas tierras áridas ha sido informado para la comunidad de arbustos de la familia Rosaceae en el desierto de Norteamérica, donde este patrón se evidencia en el origen de 41 especies pertenecientes a 25 géneros de arbustos esclerófilos (Vásquez-Cruz & Sosa, 2019).

Utilizando el género de arbustos *Haplopappus* como sistema modelo, en primer lugar, proporcionamos evidencia importante sobre la edad y el modo de diversificación de los clados. Luego, demostramos que la evolución adaptativa del nicho climático y la dispersión están correlacionados de manera significativa con la rápida radiación. Sostenemos la idea de que, en los Andes, la heterogeneidad de hábitats y la variabilidad climática del pasado, actuando en una interacción de factores ecológicos y ambientales, desempeñaron un papel como un generadores de especies a través de diferentes subclados. En términos más generales, apoyamos la idea que la rápida diversificación de plantas en las regiones montañosas frecuentemente es producto de oportunidades ecológicas similares a las de islas luego del levantamiento de montañas, y estas oportunidades son aún más estimuladas por la innovación evolutiva generada por la preadaptación a zonas áridas (Hughes & Eastwood, 2006; Hughes & Atchison, 2015).

Hemos encontrado evidencia sólida que respalda la idea de que la diversificación fue impulsada por eventos de dispersión y especiación simultánea. La presencia de eventos raros de dispersión a larga distancia puede dar lugar a una especiación alopátrica vigorosa (Givnish et al., 2009, 2015; Givnish, 2010, 2015). Además, la evolución repetida de nicho climático puede indicar múltiples radiaciones paralelas, cada una con rápidas tasas de especiación, en consonancia con un modelo propuesto de diversificación en las Campanulaceae de Hawaii (Givnish et al., 2009).

El patrón evolutivo más recurrente en la diversificación del género *Haplopappus* consiste en la dispersión hacia una nueva área geográfica con especiación simultánea, y está asociado a un cambio significativo en la tasa de evolución del nicho climático, lo que indica una adaptación evolutiva a las condiciones del nuevo hábitat. Este patrón se observa tanto en el origen de los subgéneros como en el origen de la mayoría de las secciones y series, también se manifiesta en el origen de algunas especies actuales. La evidencia de este patrón sugiere una evolución del nicho climático hacia la adaptación a las condiciones del hábitat recién colonizado, originada por un evento de dispersión. Además, este modo de diversificación, encuentra respaldo en el ajuste a modelos macroevolutivos de las variables climáticas, los cuales indican la presencia de dos modelos evolutivos, uno que se ajusta al modelo OU relacionado con evolución adaptativa, y otro relacionado con el modelo BM de evolución neutral, asociado con especiación alopátrica.

También observamos que la evolución de las tolerancia climáticas ha sido heterogénea a través de grupos filogenéticos y a lo largo de diferentes dimensiones del clima. En el subgénero *Baylahuen*, el patrón evolutivo más frecuente en la diversificación es la evolución gradual del nicho climático, con discretos cambios de tasa, y está asociado a dispersión altitudinal, indicando adaptación evolutiva a las nuevas condiciones climáticas divergentes asociadas a la altitud, como la estabilidad o heterogeneidad climática asociada a la altitud en las montañas. Las variables climáticas que conducen la diversificación incluyen la estacionalidad de la temperatura y el rango anual de la temperatura, y están vinculadas a la ocupación

de climas más secos en el desierto. En el caso del clado del sur, representado por el subgénero *Haplopappus*, el patrón evolutivo más común es la evolución punteada del nicho climático, caracterizada por cambios sustanciales de tasa en la evolución de las variables. Los ejes del nicho que regulan la evolución de este subgénero incluyen las precipitaciones en verano, variables que están asociadas a la ocupación de climas más húmedos hacia el sur por parte del subgénero *Haplopappus*.

Proponemos que la heterogeneidad climática espacio-temporal en los Andes extratropicales de Sudamérica ha funcionado como un impulsor de la diversificación. Además, nuestros datos respaldan la hipótesis de Axelrod, según la cual la dispersión entre condiciones áridas puede estimular la diversificación de linajes adaptados a los climas áridos.

5. DISCUSIÓN GENERAL

Nuestra investigación se centra en el análisis de la dinámica del nicho climático mediante la utilización de variables del nicho ecológico y filogenias. En este contexto, se investiga si las especies conservan las características ecológicas ancestrales, conocido como conservación de nicho, o si, por el contrario, las modifican, dando lugar a la evolución del nicho ecológico. La verificación de este aspecto no solo carece de un interés particular; en cambio, un enfoque más beneficioso consiste en comprender los patrones que la dinámica del nicho puede generar, así como la forma en que esta dinámica, en términos de tolerancias climáticas, se manifiesta en los patrones biogeográficos, la divergencia de especies y los patrones de riqueza biológica. (Wiens & Graham, 2005).

El linaje de *Haplopappus* exhibe dos fases en esta dinámica de conservatismo – evolución del nicho durante su proceso de diversificación. Inicialmente, se observa conservación del nicho en la dispersión anfitropical. Posteriormente, se evidencia evolución del nicho en la diversificación del linaje dentro del área invadida. El patrón de distribución del linaje ancestral, relacionado con su filogenia, corresponde a un evento único de dispersión anfitropical. En este contexto, una especie ancestral, originalmente adaptada a las zonas áridas de Norteamérica, se dispersa a Sudamérica y ocupa hábitats de aridez similar, idóneos a las adaptaciones de la especie, aunque con algunas variables climáticas únicas propias de cada hemisferio. La cordillera de los Andes actúa como una barrera a la dispersión de los organismos y estructura el hábitat disponible en una extensa franja latitudinal. La variación en altitud resulta en una marcada zonificación de los regímenes climáticos a diferentes alturas, mientras que la elevada heterogeneidad fisiográfica favorece el aislamiento de los hábitats, generando oportunidades ecológicas para la especiación geográfica paralela y la radiación adaptativa en lugares apartados.

Luego de su llegada, el linaje se diversifica en un patrón biogeográfico altamente estructurado ocupado ampliamente el biotopo predicho por el nicho ancestral estimado desde el sus descendientes en el área original. Posteriormente,

la diversificación y expansión geográfica del linaje ha sido impulsada principalmente por evolución adaptativa conducida por la evolución del nicho climático, por consiguiente, aceptamos la hipótesis principal de este estudio. Observamos que el patrón evolutivo más frecuente consiste en dispersión a una nueva área geográfica acompañada de especiación simultánea que está vinculada a un importante cambio de tasa en la evolución del nicho climático, indicando adaptación evolutiva a las nuevas condiciones. Lo consideramos un modelo de dispersión – especiación – evolución del nicho climático.

El análisis sugiere que el proceso de diversificación fue impulsado por las oportunidades ecológicas presentes en el hábitat colonizado, el cual comprende ambientes alopátricos disponibles en la compleja topografía y heterogeneidad fisiográfica de la cordillera de los Andes. Las oscilaciones climáticas del Pleistoceno podrían haber actuado como el mecanismo subyacente en estos patrones. Durante los periodos interglaciares, las plantas del hábitat del matorral pudieron ampliar sus áreas de distribución, mientras que en los periodos glaciares cuando los cinturones de vegetación se redujeron, quedaron aislados en cumbres disjuntas, propiciando así procesos de diferenciación alopátrica (Vuilleumier, 1971; Hazzi et al., 2018).

La dispersión anfitropical en el origen y la posterior diversificación, sugiere una perspectiva novedosa en la propagación de especies invasoras. Se considera que las especies invasoras son una de las principales amenazas para la biodiversidad (Wilson 1992 en Wiens & Graham, 2005), pero también pueden ser un aporte a la biodiversidad y la riqueza de la región invadida, como en el caso de *Haplopappus* en nuestro estudio, donde una especie invasora proveniente de Norteamérica se transforma en un importante componente de la flora nativa en las zonas áridas de Sudamérica.

En el contexto del cambio climático global, la conservación del nicho es el proceso subyacente que lo convierte en una amenaza para la biota mundial. La rapidez del calentamiento global dificulta la capacidad de las especies para adaptarse evolutivamente a las nuevas condiciones. Por ende, se ven obligadas a desplazar sus áreas de distribución geográfica para mantenerse dentro de su régimen climático ancestral. Aquellas especies que no logran adaptarse ni

desplazar sus áreas de distribución enfrentan el riesgo de extinción (Parmesan, 2006). En este escenario, las plantas donde sus ancestros previamente se han adaptado a condiciones áridas y de alta temperatura poseen una ventaja frente al cambio climático. Se supone que el cambio climático es un importante impulsor de la pérdida de biodiversidad. Sin embargo, también puede sentar las bases para una diversificación novedosa en linajes con la capacidad evolutiva de colonizar nuevos entornos. (Martínez-Cabrera & Peres-Neto, 2013).

6. REFERENCIAS

Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x>

Almeida-Neto, M., & Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, 26(2), 173-178. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003>

Araújo, M. B., & Pearson, R. G. (2005). Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28(5), 693-695. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04253.x>

Arroyo, M. K., Squeo, F. A., Armesto, J. J., & Villagran, C. (1988). Effects of Aridity on Plant Diversity in the Northern Chilean Andes: Results of a Natural Experiment. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 55-78. <https://doi.org/10.2307/2399466>

Augustin, L., Barbante, C., Barnes, P. R., Barnola, J. M., Bigler, M., Castellano, E., Cattani, O., Chappellaz, J., Dahl-Jensen, D., Delmonte, B., Dreyfus, G., Durand, G., Falourd, S., Fischer, H., Flückiger, J., Hansson, M. E., Huybrechts, P., Jugie, G., Johnsen, S. J., . . . Zucchelli, M. (2004). Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. *Nature*, 429(6992), 623-628. <https://doi.org/10.1038/nature02599>

Axelrod, D. I. (1967). Drought, diastrophism, and quantum evolution. *Evolution*, 21(2), 201-209. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1558-5646.1967.tb00149.x>

Badgley, C., Smiley, T. M., Terry, R., Davis, E. B., DeSantis, L. R. G., Fox, D. L., Hopkins, S. S. B., Jezkova, T., Matocq, M. D., Matzke, N., McGuire, J. L., Mulch, A., Riddle, B. R., Roth, V. L., Samuels, J. X., Stromberg, C. A. E., & Yanites, B. J. (2017). Biodiversity and Topographic Complexity: Modern and Geohistorical Perspectives. *Trends Ecol Evol*, 32(3), 211-226.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.12.010>

Baldwin, B. G., & Sanderson, M. J. (1998). Age and rate of diversification of the Hawaiian silversword alliance (Compositae). *Proc Natl Acad Sci U S A*, 95(16), 9402-9406. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.16.9402>

Bartoli, A. R. T. (2003). *Grindelia*. En Tribu III. Astereae, parte B. Fl. Fanerog. Argent., 81, 12.

Benitez-Benitez, C., Escudero, M., Rodriguez-Sanchez, F., Martin-Bravo, S., & Jimenez-Mejias, P. (2018). Pliocene-Pleistocene ecological niche evolution shapes the phylogeography of a Mediterranean plant group. *Mol Ecol*, 27(7), 1696-1713.
<https://doi.org/10.1111/mec.14567>

Blomberg, S. P., Garland, T., Jr., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717-745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>

Bouckaert, R., Heled, J., Kuhnert, D., Vaughan, T., Wu, C. H., Xie, D., Suchard, M. A., Rambaut, A., & Drummond, A. J. (2014). BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Comput Biol*, 10(4), e1003537.
<https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>

Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M.-J., Randin, C., Zimmermann, N. E., Graham, C. H., & Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence

and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481-497. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>

Broennimann, O., Treier, U. A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A. T., & Guisan, A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10(8), 701-709. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x>

Brouillet, L., Lowrey, T. K., Urbatsch, L., Karaman-Castro, v., Sancho, G., Wagstaff, S., & Semple, J. (2009). Astereae. In V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy, & R. J. Bayer (Eds.), *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae* (pp. 589-629). Smithsonian National Museum of Natural History.

Bruniard, E. D. (1972). La diagonal árida argentina: un límite climático real. *Revista Geográfica*(95), 5-20. www.jstor.org/stable/40992410

Cardillo, M., Weston, P. H., Reynolds, Z. K. M., Olde, P. M., Mast, A. R., Lemmon, E. M., Lemmon, A. R., & Bromham, L. (2017). The phylogeny and biogeography of *Hakea* (Proteaceae) reveals the role of biome shifts in a continental plant radiation. *Evolution*, 71(8), 1928-1943. <https://doi.org/doi:10.1111/evo.13276>

Cassini, A. H. d. (1828). *Dictionnaire des Sciences Naturelles, dans lequel on traite méthodiquement des différens êtres de la nature, considérés soit en eux-mêmes, d'après l'état actuel de nos connoissances, soit relativement à l'utilité qu'en peuvent retirer la médecine, l'agriculture, le commerce et les arts.* In (Edition 2 ed., Vol. 68, pp. 169 - 170). Strasbourg.

Chamberlain, S., Barve, V., Mcglinn, D., Oldoni, D., Desmet, P., Geffert, L., & Ram, K. (2023). *rgbif: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API.* R package version 3.7.8.

- Chapman, A. D. (2005). Principles and Methods of Data Cleaning – Primary Species and Species Occurrence Data, version 1.0.
- Clarke, K. R., Somerfield, P. J., & Gorley, R. N. (2008). Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1), 56-69.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.009>
- Colwell, R. K., & Hurtt, G. C. (1994). Nonbiological Gradients in Species Richness and a Spurious Rapoport Effect. *Am Nat*, 144(4), 570-595.
<https://doi.org/10.1086/285695>
- Colwell, R. K., & Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 106 Suppl 2, 19651-19658.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106>
- Constance, L. (1963). Introduction and Historical Review. Amphitropical relationships in the herbaceous flora of the pacific coast of north and south america: a symposium. *The Quarterly Review of Biology*, 38(2), 109-116.
<http://www.jstor.org/stable/2819158>
- Cooney, C. R., Seddon, N., & Tobias, J. A. (2016). Widespread correlations between climatic niche evolution and species diversification in birds. *J Anim Ecol*, 85(4), 869-878. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12530>
- Crisp, M. D., Arroyo, M. T. K., Cook, L. G., Gandolfo, M. A., Jordan, G. J., McGlone, M. S., Weston, P. H., Westoby, M., Wilf, P., & Linder, H. P. (2009). Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature*, 458, 754.
<https://doi.org/10.1038/nature07764>
<https://www.nature.com/articles/nature07764#supplementary-information>

Di Cola, V., Broennimann, O., Petitpierre, B., Breiner, F. T., D'Amen, M., Randin, C., Engler, R., Pottier, J., Pio, D., Dubuis, A., Pellissier, L., Mateo, R. G., Hordijk, W., Salamin, N., & Guisan, A. (2017). ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, 40(6), 774-787. <https://doi.org/doi:10.1111/ecog.02671>

Díaz, F. P., Latorre, C., Carrasco-Puga, G., Wood, J. R., Wilmshurst, J. M., Soto, D. C., Cole, T. L., & Gutiérrez, R. A. (2019). Multiscale climate change impacts on plant diversity in the Atacama Desert. *Global Change Biology*, 25(5), 1733-1745. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/gcb.14583>

Diazgranados, M., & Barber, J. C. (2017). Geography shapes the phylogeny of frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae): a remarkable example of recent rapid radiation in sky islands. *PeerJ*, 5, e2968. <https://doi.org/10.7717/peerj.2968>

Donoghue, M. J., & Edwards, E. J. (2014). Biome Shifts and Niche Evolution in Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 547-572. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091905>

Edler, D., Klein, J., Antonelli, A., & Silvestro, D. (2021). raxmlGUI 2.0: A graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(2), 373-377. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/2041-210X.13512>

Edwards, K., Johnstone, C., & Thompson, C. (1991). A simple and rapid method for the preparation of plant genomic DNA for PCR analysis. *Nucleic Acids Res*, 19(6), 1349. <https://doi.org/10.1093/nar/19.6.1349>

Endlicher, S. (1838). *Genera Plantarum*.

Evans, M. E., Smith, S. A., Flynn, R. S., & Donoghue, M. J. (2009). Climate, niche evolution, and diversification of the "bird-cage" evening primroses (*Oenothera*, sections *Anogra* and *Kleinia*). *Am Nat*, 173(2), 225-240.
<https://doi.org/10.1086/595757>

Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/joc.5086>

Fjeldså, J., Bowie, R. C. K., & Rahbek, C. (2012). The Role of Mountain Ranges in the Diversification of Birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43(1), 249-265. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145113>

Folk, R. A., Stubbs, R. L., Mort, M. E., Cellinese, N., Allen, J. M., Soltis, P. S., Soltis, D. E., & Guralnick, R. P. (2019). Rates of niche and phenotype evolution lag behind diversification in a temperate radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(22), 10874-10882.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1817999116>

Funk, V. A., Susana, A., Stuessy, T. F., & Bayer, R. J. (2009). Systematics, evolution, and biogeography of *Compositae*. *International Association for Plant Taxonomy, Institute of Botany, University of Vienna*.

Futuyma, D., & Kirkpatrick, M. (2017). *Evolution*. Sinauer.
<https://books.google.cl/books?id=5lkRvgAACAAJ>

García, N., Medina, P., & Morales, V. (2018). *Haplopappus mieresii* sp. nov. (*Asteraceae*) and the reinstatement of *H. reicheanus* from central Chile [*Compositae*, *Haplopappus* section *Haplopappus*, new species, taxonomy, *Eudicots*]. 2018, 376(2), 11. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.376.2.4>

Garreaud, R. D., Vuille, M., Compagnucci, R., & Marengo, J. (2009). Present-day South American climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281(3), 180-195. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.10.032>

Gay, C. (1845-1854). *Historia física y política de Chile*, v (Vol. 4).

Givnish, T. J. (2010). Ecology of plant speciation. *Taxon*, 59(5), 1326-1366. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/tax.595003>

Givnish, T. J. (2015). Adaptive radiation versus 'radiation' and 'explosive diversification': why conceptual distinctions are fundamental to understanding evolution. *New Phytol*, 207(2), 297-303. <https://doi.org/10.1111/nph.13482>

Givnish, T. J., Millam, K. C., Mast, A. R., Paterson, T. B., Theim, T. J., Hipp, A. L., Henss, J. M., Smith, J. F., Wood, K. R., & Sytsma, K. J. (2009). Origin, adaptive radiation and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae). *Proc Biol Sci*, 276(1656), 407-416. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1204>

Givnish, T. J., Spalink, D., Ames, M., Lyon, S. P., Hunter, S. J., Zuluaga, A., Iles, W. J., Clements, M. A., Arroyo, M. T., Leebens-Mack, J., Endara, L., Kriebel, R., Neubig, K. M., Whitten, W. M., Williams, N. H., & Cameron, K. M. (2015). Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proc Biol Sci*, 282(1814). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1553>

Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81(9), 2606-2621. [https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2606:NMAOSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2606:NMAOSC]2.0.CO;2)

Green, P. J. (1995). Reversible jump Markov chain Monte Carlo computation and Bayesian model determination. *Biometrika*, 82(4), 711-732. <https://doi.org/10.1093/biomet/82.4.711>

Gruber, B., Unmack, P. J., Berry, O. F., & Georges, A. (2018). dartr: An r package to facilitate analysis of SNP data generated from reduced representation genome sequencing. *Mol Ecol Resour*, 18(3), 691-699. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12745>

Guerrero, P., Rosas, M., Arroyoa, M. T. K., & Wiens, J. J. (2013). Evolutionary lag times and recent origin of the biota of an ancient desert (Atacama–Sechura). *Proc Natl Acad Sci U S A*, 110. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308721110>

Guerrero, P. C., Durán, A. P., & Walter, H. E. (2011). Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments*, 75(11), 991-997. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.036>

Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C., & Kueffer, C. (2014). Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends Ecol Evol*, 29(5), 260-269. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>

Hall, H. M. (1928). *The genus Haplopappus : a phylogenetic study in the Compositae*. Carnegie Institution of Washington.

Hansen, J. E., & Sato, M. (2012). Paleoclimate Implications for Human-Made Climate Change. In A. Berger, F. Mesinger, & D. Sijacki, *Climate Change Vienna*.

Hansen, T. F. (1997). Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution*, 51(5), 1341-1351. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01457.x>

Harmon, L. (2018). *Phylogenetic Comparative Methods: Learning from Trees*. CreateSpace Independent Publishing Platform. <https://books.google.cl/books?id=6RscuwEACAAJ>

- Hazzi, N. A., Moreno, J. S., Ortiz-Movliav, C., & Palacio, R. D. (2018). Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803908115>
- Heibl, C., & Renner, S. S. (2012). Distribution Models and a Dated Phylogeny for Chilean Oxalis Species Reveal Occupation of New Habitats by Different Lineages, not Rapid Adaptive Radiation. *Syst Biol*, 61(5), 823-834. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys034>
- Hernandez-Hernandez, T. (2019). Evolutionary rates and adaptive radiations. *Biology & Philosophy*, 34(4), 33. <https://link.gale.com/apps/doc/A592456968/AONE?u=anon~340ec9dc&sid=google Scholar&xid=9dfca480>
- Hijman, R., Guarina, Luigi, Mathur, Prem & Jarvis, Andrew. (2004). DIVA-GIS v. 4. In <https://www.diva-gis.org/gdata>
- Holt, R. D. (1990). The microevolutionary consequences of climate change. *Trends Ecol Evol*, 5(9), 311-315. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90088-u](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90088-u)
- Hua, X., & Wiens, J. J. (2013). How does climate influence speciation? *Am Nat*, 182(1), 1-12. <https://doi.org/10.1086/670690>
- Hughes, C., & Eastwood, R. (2006). Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(27), 10334-10339. <https://doi.org/10.1073/pnas.0601928103>

Hughes, C. E., & Atchison, G. W. (2015). The ubiquity of alpine plant radiations: from the Andes to the Hengduan Mountains. *New Phytol*, 207(2), 275-282.
<https://doi.org/10.1111/nph.13230>

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol.*, 22, 415-427.

Ickert-Bond, S. M., Rydin, C., & Renner, S. S. (2009). A fossil-calibrated relaxed clock for *Ephedra* indicates an Oligocene age for the divergence of Asian and New World clades and Miocene dispersal into South America. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(5), 444-456. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00053.x>

Jara-Arancio, P., Arroyo, M. T. K., Guerrero, P. C., Hinojosa, L. F., Arancio, G., & Méndez, M. A. (2014). Phylogenetic perspectives on biome shifts in *Leucocoryne* (Alliaceae) in relation to climatic niche evolution in western South America. *Journal of Biogeography*, 41(2), 328-338. <https://doi.org/doi:10.1111/jbi.12186>

Jiles, C. (1947-1981). Field notebook. CONC Herbarium.

Klingenberg, L. (2007). Monographie der südamerikanischen Gattungen *Haplopappus* Cass. und *Notopappus* L. Klingenberg (Asteraceae - Astereae) [Monografía]. *Bibliotheca Botanica*, 157, 351.

Koppen, W. (1948). *Climatología*.

Kozak, K. H., & Wiens, J. J. (2007). Climatic zonation drives latitudinal variation in speciation mechanisms. *Proc Biol Sci*, 274(1628), 2995-3003.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1106>

Lagomarsino, L. P., Condamine, F. L., Antonelli, A., Mulch, A., & Davis, C. C. (2016). The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers

(Campanulaceae). *New Phytol*, 210(4), 1430-1442.

<https://doi.org/10.1111/nph.13920>

Lane, M. A., & Hartman, R. L. (1996). Reclassification of North American Haplopappus (Compositae: Astereae) completed: *Rayjacksonia* gen. nov. *American Journal of Botany*, 83(3), 356-370. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb12716.x>

Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T., & Calcott, B. (2017). PartitionFinder 2: New Methods for Selecting Partitioned Models of Evolution for Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses. *Mol Biol Evol*, 34(3), 772-773. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>

Levin, R. A., & Miller, J. S. (2005). Relationships within tribe Lycieae (Solanaceae): paraphyly of *Lycium* and multiple origins of gender dimorphism. *American Journal of Botany*, 92(12), 2044-2053. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.12.2044>

Lia, V. V., Confalonieri, V. A., Comas, C. I., & Hunziker, J. H. (2001). Molecular Phylogeny of *Larrea* and Its Allies (Zygophyllaceae): Reticulate Evolution and the Probable Time of Creosote Bush Arrival to North America. *Mol Phylogenet Evol*, 21(2), 309-309-320. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.1025>

Lisiecki, L. E., & Raymo, M. E. (2007). Plio–Pleistocene climate evolution: trends and transitions in glacial cycle dynamics. *Quaternary Science Reviews*, 26(1), 56-69. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.09.005>

Loulergue, L., Schilt, A., Spahni, R., Masson-Delmotte, V., Blunier, T., Lemieux, B., Barnola, J.-M., Raynaud, D., Stocker, T. F., & Chappellaz, J. (2008). Orbital and millennial-scale features of atmospheric CH₄ over the past 800,000 years. *Nature*, 453, 383. <https://doi.org/10.1038/nature06950>

<https://www.nature.com/articles/nature06950#supplementary-information>

Luebert, F., & Pliscoff, P. (2006). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. [book]. 384. <https://doi.org/10.5281/zenodo.60800> (Second edition)

Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2023). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis Version 3.81. <http://www.mesquiteproject.org>

Madriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Front Genet*, 4, 192. <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00192>

Martínez-Cabrera, H. I., & Peres-Neto, P. R. (2013). Shifts in climate foster exceptional opportunities for species radiation: the case of South african geraniums. *PLoS One*, 8(12), e83087. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083087>

Matschiner, M., Hanel, R., & Salzburger, W. (2011). On the Origin and Trigger of the Notothenioid Adaptive Radiation. *PLoS One*, 6(4), e18911. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018911>

Matzke, N. J. (2014). Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in Island Clades. *Syst Biol*, 63(6), 951-970. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056>

Mayr, E. (1947). Ecological Factors in Speciation. *Evolution*, 1(4), 263-288. <https://doi.org/10.2307/2405327>

McCain, C. M. (2004). The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 31(1), 19-31. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00992.x>

Moen, D., & Morlon, H. (2014). Why does diversification slow down? *Trends Ecol Evol*, 29(4), 190-197. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.01.010>

Moen, D. S., & Wiens, J. J. (2017). Microhabitat and Climatic Niche Change Explain Patterns of Diversification among Frog Families. *Am Nat*, 190(1), 29-44. <https://doi.org/10.1086/692065>

Mooney, H. A., & Dunn, E. L. (1970). Convergent Evolution of Mediterranean-Climate Evergreen Sclerophyll Shrubs. *Evolution*, 24(2), 292-303. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1970.tb01762.x>

Moore, A. J., Bartoli, A., Tortosa, R. D., & G., B. B. (2012). Phylogeny, biogeography, and chromosome evolution of the amphitropical genus *Grindelia* (Asteraceae) inferred from nuclear ribosomal and chloroplast sequence data. *Taxon*, 61(1), 211-230.

Moore, M. J., & Jansen, R. K. (2006). Molecular evidence for the age, origin, and evolutionary history of the American desert plant genus *Tiquilia* (Boraginaceae). *Mol Phylogenet Evol*, 39(3), 668-687. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.01.020>

Moreira-Muñoz, A. (2011). *Plant Geography of Chile* [Book]. Dordrecht: Springer, 320 pp. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-8748-5>

Morlon, H. (2014). Phylogenetic approaches for studying diversification. *Ecology Letters*, 17(4), 508-525. <https://doi.org/10.1111/ele.12251>

Muñoz-Chick, M., & Prina, A. O. (1987). Nota aclaratoria sobre especies colectadas por Federico Philippi en su viaje a Tarapaca. *Noticiero Mensual Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 313, 2-17.

Mussche, J. H. (1817). *Hortus Gandavensis ou Tableau General de toutes les Plantes Exotiques et Indigenes...*

Nesom, G. (1991). Taxonomy of *Isocoma* (Compositae: Asteraceae). *Phytologia*, 70(2), 46.

NCBI. (2020) National Center for Biotechnology Information. National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information.

<https://doi.org/www.ncbi.nlm.nih.gov/>

Nesom, G., & Robinson, H. (2007). Tribe Astereae Cass. (1819). In K. Kubitzki (Ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants. VIII Flowering Plants. Eudicots. Asterales* (Vol. VIII, pp. 284-341). Springer.

Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), 877-884. <https://doi.org/10.1038/44766>

Pagel, M., Meade, A., & Barker, D. (2004). Bayesian Estimation of Ancestral Character States on Phylogenies. *Syst Biol*, 53(5), 673-684.

<https://doi.org/10.1080/10635150490522232>

Paillard, D. (2006). What Drives the Ice Age Cycle? *Science*, 313(5786), 455-456. <https://doi.org/doi:10.1126/science.1131297>

Panero, J. L., & Crozier, B. S. (2016). Macroevolutionary dynamics in the early diversification of Asteraceae. *Mol Phylogenet Evol*, 99, 116-132.

<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.03.007>

Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 637-669.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>

Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O., & Randin, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends Ecol Evol*, 23(3), 149-158.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>

Peña-Gómez, F. T., Guerrero, P. C., Bizama, G., Duarte, M., & Bustamante, R. O. (2014). Climatic Niche Conservatism and Biogeographical Non-Equilibrium in *Eschscholzia californica* (Papaveraceae), an Invasive Plant in the Chilean Mediterranean Region. *PLoS One*, 9(8), e105025.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105025>

Perez-Escobar, O. A., Chomicki, G., Condamine, F. L., Karremans, A. P., Bogarin, D., Matzke, N. J., Silvestro, D., & Antonelli, A. (2017). Recent origin and rapid speciation of Neotropical orchids in the world's richest plant biodiversity hotspot. *New Phytol*, 215(2), 891-905. <https://doi.org/10.1111/nph.14629>

Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., & Guisan, A. (2012). Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, 335(6074), 1344-1348. <https://doi.org/10.1126/science.1215933>

Petroli, C. K., A. (2019). Introduction to the DArTseq genotyping method and its data outputs. C. R. D. S. R. Network. <https://hdl.handle.net/11529/10548358>

Philippi, R. A. (1860). *Viage al desierto de Atacama hecho de orden del gobierno de Chile en el verano de 1853-54* (Vol. viii).

Philippi, R. A. (1894). *Plantas Nuevas Chilenas*. *Anales Univ. Chile* 87, 586-624.

Popp, M., Mirré, V., & Brochmann, C. (2011). A single Mid-Pleistocene long-distance dispersal by a bird can explain the extreme bipolar disjunction in

crowberries (*Empetrum*). Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(16), 6520-6525. <https://doi.org/10.1073/pnas.1012249108>

Pulliam, H. R. (1988). Sources, Sinks, and Population Regulation. *Am Nat*, 132(5), 652-661. <http://www.jstor.org/stable/2461927>

Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248-1262. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/brv.12154>

Quiroga, R. E., Premoli, A. C., & Fernández, R. J. (2021). Niche dynamics in amphitropical desert disjunct plants: Seeking for ecological and species-specific influences. *Global Ecology and Biogeography*, 30(2), 370-383. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/geb.13215>

R_Core_Team. (2022). R: a language and environment for statistical computing <http://www.Rproject.org/>

Rabosky, D. L., Grudler, M., Anderson, C., Title, P., Shi, J. J., & Brown, J. W. (2014). BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods Ecol Evol*, 5. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12199>

Rabosky, D. L., Slater, G. J., & Alfaro, M. E. (2012). Clade age and species richness are decoupled across the eukaryotic tree of life. *PLoS Biol*, 10(8), e1001381. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001381>

Rahbek, C., Gotelli, N. J., Colwell, R. K., Entsminger, G. L., Rangel, T. F. L. V. B., & Graves, G. R. (2007). Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1607), 165-174. <https://doi.org/doi:10.1098/rspb.2006.3700>

Rambaut, A. (2023). FigTree v1.4.3.

Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Syst Biol*, 67(5), 901-904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>

Rangel, T. F., Diniz-Filho, J. A. F., & Bini, L. M. (2010). SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 33(1), 46-50. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06299.x>

Raven, P. H. (1963). Amphitropical Relationships in the Floras of North and South America. *The Quarterly Review of Biology*, 38(2), 151-177. <https://doi.org/10.1086/403797>

Reiche, C. (1902). *Haplopappus*, Fl. Chile (Vol. 3). (Santiago de Chile)

Remy, J. (1849). *Compuestas*. In Gay, C. *Fl. Chile* (Vol. 3, pp. 5-317).

Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217-223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>

Revell, L. J. (2021). A variable-rate quantitative trait evolution model using penalized-likelihood. *PeerJ*, 9, e11997. <https://doi.org/10.7717/peerj.11997>

Revell, L. J., & Harmon, L. J. (2022). *Phylogenetic Comparative Methods in R*. Princeton University Press.

Ricklefs, R. E. (2007). Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends Ecol Evol*, 22(11), 601-610.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.013>

Rodríguez, R., Marticorena, C., Alarcón, D., Baeza, C., Cavieres, L., Finot, V. L., Fuentes, N., Kiessling, A., Mihoc, M., Pauchard, A., Ruiz, E., Sanchez, P., & Marticorena, A. (2018). Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana. Botánica*, 75, 1-430.

https://scielo.conicyt.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0717-66432018000100001&nrm=iso

Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst Biol*, 61(3), 539-542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>

Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S. E., & Sánchez-Gracia, A. (2017). DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets. *Mol Biol Evol*, 34(12), 3299-3302.

<https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>

Rundel, P. W., Dillon, M. O., Palma, B., Mooney, H. A., Gulmon, S. L., & Ehleringer, J. R. (1991). The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian Deserts. *Aliso*, 13(1), 1-49. <https://doi.org/10.5642/aliso.19911301.02>

Salariato, D. L., & Zuloaga, F. O. (2017). Climatic niche evolution in the Andean genus *Menonvillea* (Cremolobeae: Brassicaceae) [journal article]. *Organisms Diversity & Evolution*, 17(1), 11-28. <https://doi.org/10.1007/s13127-016-0291-5>

Särkinen, T., Pennington, R. T., Lavin, M., Simon, M. F., & Hughes, C. E. (2012). Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism

in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography*, 39(5), 884-900.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02644.x>

Scherson, R. A., Vidal, R., & Sanderson, M. J. (2008). Phylogeny, biogeography, and rates of diversification of New World *Astragalus* (Leguminosae) with an emphasis on South American radiations. *Am J Bot*, 95(8), 1030-1039.
<https://doi.org/10.3732/ajb.0800017>

Schneider, A. C., & Moore, A. J. (2017). Parallel Pleistocene amphitropical disjunctions of a parasitic plant and its host. *Am J Bot*, 104(11), 1745-1755.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1700181>

Schnitzler, J., Graham, C. H., Dormann, C. F., Schiffers, K., & Peter Linder, H. (2012). Climatic niche evolution and species diversification in the Cape flora, South Africa. *Journal of Biogeography*, 39(12), 2201-2211.
<https://doi.org/doi:10.1111/jbi.12028>

Schoener, T. W. (1968). The *Anolis* Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology*, 49(4), 704-726.
<https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1935534>

Scholl, J. P., & Wiens, J. J. (2016). Diversification rates and species richness across the Tree of Life. *Proc Biol Sci*, 283(1838).
<https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1334>

Silva, G. A. R., Antonelli, A., Lendel, A., Moraes, E. d. M., & Manfrin, M. H. (2018). The impact of early Quaternary climate change on the diversification and population dynamics of a South American cactus species. *Journal of Biogeography*, 45(1), 76-88. <https://doi.org/doi:10.1111/jbi.13107>

Simpson, B. B., Tate, J. A., & Weeks, A. (2005). The biogeography of *Hoffmannseggia* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Caesalpinieae): a tale of many travels. *Journal of Biogeography*, 32(1), 15-27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01161.x>

Simpson, G. G. (1953). *The major features of evolution* / George Gaylord Simpson. Columbia University Press.

Simpson, M. G., Williams, C. M., & Johnson, L. A. (2017). Patterns and processes of American amphitropical disjunctions: New insights. *American Journal of Botany*, 104(11), 1597-1599. <https://doi.org/https://doi.org/10.3732/ajb.1700433>

Smith, S. A., & Donoghue, M. J. (2010). Combining historical biogeography with niche modeling in the *Caprifolium* clade of *Lonicera* (Caprifoliaceae, Dipsacales). *Syst Biol*, 59(3), 322-341. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq011>

Sobel, J. M., Chen, G. F., Watt, L. R., & Schemske, D. W. (2010). The biology of speciation. *Evolution*, 64(2), 295-315. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00877.x>

Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115-1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>

Stamatakis, A. (2006). RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22(21), 2688-2690. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446>

Strona, G., Galli, P., Seveso, D., Montano, S., & Fattorini, S. (2014). Nestedness for Dummies (NeD): A User-Friendly Web Interface for Exploratory Nestedness Analysis. 2014, 59(Code Snippet 3), 9. <https://doi.org/10.18637/jss.v059.c03>

Stuessy, T. F. (2009). *Plant Taxonomy The Systematic Evaluation of Comparative Data* (second edition ed.). Columbia University Press.

Su, N., Hodel, R. G. J., Wang, X., Wang, J.-R., Xie, S.-Y., Gui, C.-X., Zhang, L., Chang, Z.-Y., Zhao, L., Potter, D., & Wen, J. (2023). Molecular phylogeny and inflorescence evolution of *Prunus* (Rosaceae) based on RAD-seq and genome skimming analyses. *Plant Diversity*, 45(4), 12.

Sudhaus, W. (2004). Radiation within the framework of evolutionary ecology. *Organisms Diversity & Evolution*, 4(3), 8.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.04.001>

Turland, N. J., Wiersema, J. H., Barrie, F. R., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T. W., McNeill, J., Monro, A. M., Prado, J., Price, M. J. & Smith, G. F. (eds.). (2017). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China*. Koeltz Botanical Books. <https://doi.org/https://doi.org/10.12705/Code.2018>

Ulrich, W., Almeida-Neto, M., & Gotelli, N. J. (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118(1), 3-17.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x>

Ulrich, W., & Gotelli, N. J. (2007). Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, 88(7), 1824-1831. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/06-1208.1>

Uyeda, J. C., & Harmon, L. J. (2014). A novel Bayesian method for inferring and interpreting the dynamics of adaptive landscapes from phylogenetic comparative data. *Syst Biol*, 63(6), 902-918. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu057>

Vamosi, J. C., Magallon, S., Mayrose, I., Otto, S. P., & Sauquet, H. (2018). Macroevolutionary Patterns of Flowering Plant Speciation and Extinction. *Annu Rev Plant Biol*, 69, 685-706. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040348>

Vamosi, J. C., & Vamosi, S. M. (2011). Factors influencing diversification in angiosperms: at the crossroads of intrinsic and extrinsic traits. *Am J Bot*, 98(3), 460-471. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000311>

Vásquez-Cruz, M., & Sosa, V. (2019). Assembly and origin of the flora of the Chihuahuan Desert: The case of sclerophyllous Rosaceae. *Journal of Biogeography*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1111/jbi.13745>

Vázquez, E. M. A. d., Garleff, K., Liebricht, H., Regairaz, A. C., Schaebitz, F., Squeo, F. A., Stingl, H., Veit, H., & Villagrán, C. (2000). Geomorphology and paleoecology of the arid diagonal in Southern South America *Zeitschrift für Angewandte Geologie*., Sonderheft. SH, 7.

Villaverde, T., González-Moreno, P., Rodríguez-Sánchez, F., & Escudero, M. (2017). Niche shifts after long-distance dispersal events in bipolar sedges (*Carex*, Cyperaceae). *Am J Bot*, 104(11), 1765-1774. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700171>

Vuilleumier, B. S. (1971). Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science*, 173(3999), 771-780. <https://doi.org/10.1126/science.173.3999.771>

Wang, X., Ye, X., Zhao, L., Li, D., Guo, Z., & Zhuang, H. (2017). Genome-wide RAD sequencing data provide unprecedented resolution of the phylogeny of temperate bamboos (Poaceae: Bambusoideae). *Sci Rep*, 7(1), 11546. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11367-x>

Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868-2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>

Wen, J., & Ickert-Bond, S. M. (2009). Evolution of the Madrean–Tethyan disjunctions and the North and South American amphotropical disjunctions in plants. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(5), 331-348. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00054.x>

Wen, J., Lowry, P. P., Walck, J. L., & Yoo, K.-O. (2002). Phylogenetic and Biogeographic Diversification in *Osmorhiza* (Apiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89(3), 414-428. <https://doi.org/10.2307/3298601>

Wiens, J. J. (2011). The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of "ecological limits". *Q Rev Biol*, 86(2), 75-96.

Wiens, J. J. (2017). What explains patterns of biodiversity across the Tree of Life?: New research is revealing the causes of the dramatic variation in species numbers across branches of the Tree of Life. *Bioessays*, 39(3). <https://doi.org/10.1002/bies.201600128>

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol Lett*, 13(10), 1310-1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>

Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends Ecol Evol*, 19(12), 639-644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>

Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 519-539.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>

Xia, X. (2018). DAMBE7: New and Improved Tools for Data Analysis in Molecular Biology and Evolution. *Mol Biol Evol*, 35(6), 1550-1552.

<https://doi.org/10.1093/molbev/msy073>

Yin, X., Jarvie, S., Guo, W.-Y., Deng, T., Mao, L., Zhang, M., Chu, C., Qian, H., Svenning, J.-C., & He, F. (2021). Niche overlap and divergence times support niche conservatism in eastern Asia–eastern North America disjunct plants. *Global Ecology and Biogeography*, 30(10), 1990-2003.

<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/geb.13360>

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 ma to present. *Science*, 292.

<https://doi.org/10.1126/science.1059412>

Zhang, B., Yu, Z., Xu, Z., & Zheng, B. (2023). A Phylogenetic and Morphological Evolution Study of *Ribes* L. in China Using RAD-Seq. *Plants*, 12(4), 829.

<https://www.mdpi.com/2223-7747/12/4/829>

Zizka, A., Silvestro, D., Andermann, T., Azevedo, J., Duarte Ritter, C., Edler, D., Farooq, H., Herdean, A., Ariza, M., Scharn, R., Svantesson, S., Wengström, N.,

Zizka, V., & Antonelli, A. (2019). CoordinateCleaner: Standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(5), 744-751. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/2041-210X.13152>