



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas



Origen y evolución de *Carex* sección *Uncinia* (Cyperaceae) en el archipiélago de Juan Fernández, Chile.

Seminario de Título presentado a la
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
para optar al título de Biólogo

Paulo Bastián Muñoz Schüler

Sevilla, octubre de 2024



Este Seminario de Título ha sido desarrollado en el Departamento de Botánica,
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

Prof. Guía

Dr. Patricio López Sepúlveda

Prof. Co-guía

Dra. Glenda Fuentes Arce

Prof. Evaluadores

Dr. Pedro Jiménez Mejías

Dr. Pablo Guerrero

Prof. Coordinador Seminario de Título

Dr. Víctor Hernández Santander

Concepción-Sevilla, octubre de 2024

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, por comprenderme y estar siempre presentes con un cariño infinito e incondicional. En primer lugar, a mi gata-hija Kirara, que fue mi apoyo fundamental durante los últimos cuatro años. A Camilo, Carolina y Violeta, mis tres hermanos que amo con todo mi corazón, a mis padres, abuelos, tías y tíos.

A mis amistades, que fueron compañía, refugio, y en muchos casos también familia, con quienes viví los mejores momentos de este periodo académico, que me acompañaron durante distintas fases de mi vida y me ayudaron a ser quien soy, sobreviviendo el estrés de estudiar y trabajar. Por sus palabras claras y sus gestos de cariño, por dejarnos en claro que ser ñoños y trabajar investigando lo que nos gusta no significa ser indiferentes al dolor del mundo, y que aún nos quedan muchas cosas por hacer.

A mis colegas, amigos y mentores, por las enseñanzas, el apoyo, la buena disposición y mostrarme que la academia puede ser un mundo menos hostil. A Alicia Marticorena, por apadrinarme hace ya seis años y permitir que me involucrara en el bello mundo de la botánica, por acompañarme y motivarme a estudiar ciperáceas. A Sebastián Teillier, por el inagotable apoyo en todos los aspectos de la vida, por ser un referente e impulsarme a persistir en la taxonomía. A los miembros del Departamento de Botánica cuyas puertas siempre estuvieron abiertas para mí, y donde siempre fui recibido con una sonrisa: a Gabriel Kottrisch, a Diego Alarcón, a Glorita, a Alfredo Saldaña, a Pablo Guerrero, a Sonia, Rosy y Claudia, a Oscar Toro, Pedro Carrasco, Marcelo Baeza, Eduardo Ruiz, Lohengrin Cavieres, Ángela Sierra, Víctor Hernández y Ricardo Segovia. También a los colegas que desde otras instituciones me acompañaron en este recorrido: a Nicolás García y Mary Kalin Arroyo de la Universidad de Chile, a José Ignacio Márquez Corro, a Santiago Martín Bravo, a Pablo García, María Sanz y Mónica Míguez de la Universidad Pablo de Olavide, a Sabina Donadío, Liliana Giussani y Saúl Páez de Argentina, y a los maestros de la botánica Diego Penneckamp, Nicolás Lavandero y Rodrigo Chaura.

A los profesores de la FCNO, por las enseñanzas, la dedicación, y mostrarme nuevas formas de ver el mundo natural: a Cristian Hernández, Claudio Correa, Daniel Gómez, Enrique Rodríguez y Lucila Moreno.

A Glenda Fuentes Arce, por ser un pilar fundamental en mi desarrollo como botánico e investigador, por su claridad y sabiduría ante los problemas que surgían o que me inventaba en mi cabeza, por recibir cada una de mis dudas con una disposición positiva y pedagógica avocada a corregir y aclarar más que a reprender, y por su paciencia de aguantar tanto mis incertidumbres de laboratorio como también aquellas fuera de sus obligaciones de supervisión.

Al profesor Patricio López Sepúlveda, por haberme recibido en su laboratorio y haberme permitido mirar hacia el mar sin fin de las plantas, que en todas sus formas y colores cuentan historias por las que vale la pena gastar una vida entera estudiando, con la certeza de que en algún momento se cruzará una isla de sorpresas con otras formas y otras historias que maravillarán a nuevas generaciones de botánicos.

A Pedro Jiménez Mejías, por ser el responsable de que hoy, luego de seis años desde que comencé este proyecto de seminario de título, siga estudiando ciperáceas. Por haberme inculcado el bichito de la taxonomía y enseñarme el camino para trabajar en ello. Por haber confiado en mí e involucrar mis ganas de investigar con las suyas y las de muchos otros colegas en el mundo que intentan comprender de dónde salieron tantas *Carex*.

A todas las personas que de alguna u otra forma estuvo presente, gracias.

“En el marco de la naturaleza es donde ha quedado escrita para siempre la historia del ser humano, los grandes bosques, ríos o desiertos del pasado constituyen la biblioteca donde podemos leer y enterarnos de los momentos más sublimes o de las tragedias”

Carlos Muñoz Pizarro. *Chile: plantas en extinción.*

*“Quedé solo en medio de un bosque.
El bosque ya no me reconocía.
Hermanos y amigos partieron
hacia los cuatro brazos del horizonte.

[...] El bosque se estremece soñando
con los grandes animales que lo recorrían.
El bosque cierra sus párpados
y me encierra.”*

Jorge Teillier. *Crónica del forastero, XX.*

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	3
ÍNDICE.....	6
RESUMEN.....	7
INTRODUCCIÓN.....	8
HIPÓTESIS	17
OBJETIVOS.....	18
Objetivos generales.....	18
Objetivos específicos	18
MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
Uso de la terminología.....	19
Muestreo	19
Amplificación de ADN y edición de secuencias	20
Análisis filogenéticos y de tiempos de divergencia.....	22
Reconstrucción de áreas ancestrales	24
RESULTADOS	27
Análisis filogenéticos.....	27
Estimaciones de tiempos de divergencia	31
Análisis biogeográficos.....	32
DISCUSIÓN.....	35
Relaciones filogenéticas de Carex sección Uncinia en Sudamérica y Juan Fernández....	35
De ida y de vuelta: el rol del archipiélago de Juan Fernández como fuente de origen de la diversidad continental	39
Incongruencias en las estimaciones biogeográficas.....	47
CONCLUSIÓN	51
REFERENCIAS	52
ANEXOS	61
ANEXO I. Material utilizado en este estudio.....	61
ANEXO II. Árbol de máxima verosimilitud.....	64
ANEXO III. Análisis de reconstrucción de áreas ancestrales en DEC+j a partir de la codificación de siete áreas	65

RESUMEN

La sección *Uncinia* (*Carex*, Cyperaceae) es uno de los grupos más diversos del género *Carex* en Sudamérica. De origen local, tiene como uno de sus centros de diversidad y endemismo el archipiélago de Juan Fernández, donde presenta un inusual patrón de distribución: casi la totalidad de las especies están restringidas a la isla Alejandro Selkirk, la más joven geológicamente y la más lejana al continente. En este trabajo, se investigó el origen de los linajes endémicos del archipiélago de Juan Fernández, representados por: *C. aspericaulis*, *C. macloviformis*, *C. fernandesiana* y *C. plurinervata* (excluyendo *C. firmula* subsp. *firmula*) desde el enfoque de la biogeografía histórica. ¿Cómo ocurrió la colonización de la sección *Uncinia* en el archipiélago de Juan Fernández? fue la pregunta de investigación que se intentó responder. La hipótesis que se planteó fue que la colonización de la sección *Uncinia* en el archipiélago de Juan Fernández ocurrió por eventos de colonización independientes para cada especie; es decir, que no ocurrieron procesos de cladogénesis dentro del archipiélago. Para poner a prueba la hipótesis se utilizaron métodos de reconstrucción filogenética de Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana utilizando el marcador molecular ETS1-F y se realizaron análisis de tiempos de divergencia y estimación de áreas de origen ancestral. Los resultados indican que la diversidad insular se habría originado a partir de un evento de colonización desde los Andes del norte-centro hacia la isla Robinson Crusoe, hace *ca.* 2,4 Ma. Al menos cuatro especies se habrían originado por cladogénesis dentro del archipiélago, siendo *C. macloviformis* la única especie endémica cuyo origen proviene de un evento de colonización desde Chile continental. Adicionalmente, se detectaron dos linajes evolutivos independientes para *C. fernandesiana*, restringidos a cada una de las islas. Finalmente, los resultados apuntan a que una gran porción de la diversidad continental de la sección *Uncinia* tiene un origen insular a partir de, al menos, dos eventos de colonización inversa desde el archipiélago de Juan Fernández. La hipótesis de trabajo es rechazada y los datos obtenidos dan indicios de un patrón evolutivo atípico en islas oceánicas y no registrado para la diversidad de Juan Fernández.

INTRODUCCIÓN

Históricamente, las islas oceánicas han sido consideradas como laboratorios naturales para el estudio de la biodiversidad (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). Algunas de las características distintivas de estos sistemas insulares contribuyen a facilitar su estudio desde un punto de vista evolutivo, destacando: un área geográfica discreta con límites bien definidos; un grado de aislamiento usualmente alto con respecto a otras masas terrestres; una fecha de inicio a partir de cuando comienza el establecimiento de comunidades bióticas (i.e. edad de origen); y conocimiento *a priori* de las fuentes de diversidad más probables, definidas por la cercanía geográfica con otras áreas emergidas (continentales o insulares; Emerson, 2002; Whittaker et al., 2017; Stuessy et al., 2017).

Otro atributo importante es que las islas oceánicas son sistemas dinámicos que se modifican drásticamente a lo largo de su desarrollo ontogénico (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007; Whittaker et al., 2008; Borregaard et al., 2017). La ontogenia de una isla de origen volcánico se puede dividir en cuatro fases geológicas: 1) la formación *de novo* del edificio volcánico en el océano y su posterior emergencia; 2) una etapa de intensa actividad geológica, con la isla ya emergida; 3) un máximo en el área geográfica de la isla; y 4), la disminución gradual del área de la isla a causa de procesos erosivos, hasta llegar a su consecuente sumersión en el océano (Valente et al., 2014; Stuessy et al., 2022). La duración total del proceso ontogénico de una isla de origen volcánico, desde su formación hasta la sumersión total en el océano, ha sido estimada con una duración media de 6 Ma (Stuessy et al., 1998), aunque otros autores han hecho énfasis en la incertidumbre de esta estimación (Whittaker et al., 2017). Los cambios geológicos de una isla tienen un impacto notable en sus sistemas ecológicos, por lo que resulta esencial tener en cuenta las transformaciones del paisaje a lo largo del tiempo para comprender las dinámicas evolutivas de los linajes insulares (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007; Valente et al., 2014; Stuessy et al., 2022).

Actualmente, el cuerpo teórico que explica con mayor precisión la relación entre la ontogenia de una isla y el desarrollo de su biota es el Modelo General Dinámico de la

biogeografía de islas (GDM, por las siglas en inglés de *General Dynamic Model*; Whittaker et al., 2008). Este modelo propone que las islas tienen una capacidad de carga (K) determinada por el ambiente, que alcanza su cumbre durante o poco después de la etapa 3, cuando la isla alcanza su área geográfica máxima (Valente et al., 2014). Posteriormente, K disminuye de manera progresiva a medida que los procesos erosivos -que actúan de manera más intensa de la etapa 4- disminuyen el área y la complejidad topográfica de la isla (Whittaker et al., 2008; Valente et al., 2014).

En este sentido, la evolución de la flora y las dinámicas ecológicas de las comunidades de vegetación de un sistema insular estarán limitadas por las condiciones que impone cada etapa del desarrollo ontogénico de una isla (Stuessy et al., 2022). Los eventos de colonización y los procesos de especiación, por ejemplo, ocurrirán de manera más frecuente poco antes de la etapa de desarrollo máximo del área de una isla (Valente et al., 2014; Stuessy, 2020; Stuessy et al., 2022), mientras que el desarrollo de la vegetación ya establecida en un sistema insular se irá modificando de manera progresiva a medida que ocurren cambios en la superficie y la complejidad topográfica de una isla (Stuessy et al., 2014, 2022). Potencialmente, estas modificaciones ambientales pueden actuar: i) promoviendo procesos de especiación, ya sea mediante la disponibilidad de nuevas islas para colonizar o por el desarrollo *de novo* de ambientes con condiciones micro-climáticas distintas (Steinbauer et al., 2013; García-Olivares et al., 2017; Stuessy, 2020); ii) aumentando la frecuencia de eventos de migración por la compactación de la flora (Fernández-Palacios et al., 2011; Stuessy, 2020); o iii) favoreciendo los eventos de extinción por la reducción de la superficie de una isla, por eventos de deriva génica, o por la inmersión total de una isla (Stuessy, 2020; Stuessy et al., 2022).

El proceso fundamental que da origen a las comunidades insulares es la colonización (McArthur & Wilson, 1967). Es un proceso de dos etapas, que incluye, por un lado, la dispersión de los propágulos, y, posteriormente, el establecimiento de poblaciones viables dentro de una isla (McArthur & Wilson, 1967; Heleno & Vargas, 2015). En plantas terrestres, se reconoce que los síndromes de dispersión a larga distancia (desde ahora LDD, por las siglas en inglés de *Long Distance Dispersal*) son un rasgo clave que juega un rol fundamental en este proceso (Carlquist, 1966; Nathan, 2006; Gillespie et al., 2012), aunque

su importancia ha sido subestimada desde la escuela biogeográfica vicariante (Heads & Saldivia, 2024). Cuatro síndromes de LDD han sido identificados como los más importantes en la colonización de las islas oceánicas (Carlquist, 1966): la anemocoría (dispersión por el viento), la endozoocoría (dispersión interna por un agente biótico frugívoro), la epizoocoría (dispersión externa por un agente biótico) y la talasocoría (dispersión por las corrientes marinas). La importancia relativa de cada síndrome de dispersión y su aporte al ensamblaje de las comunidades de plantas en islas oceánicas es variable, y parece estar determinada por las características intrínsecas de cada sistema insular (Heleno & Vargas, 2015). Por ejemplo, la endozoocoría parece ser el síndrome más común en Hawaii (Carlquist, 1974), mientras que la talasocoría en las Galápagos (Vargas et al., 2012) y en las Azores (Heleno & Vargas, 2015). Además, el proceso de migración hacia un sistema insular puede estar restringido a ventanas de colonización, es decir, intervalos de tiempo puntuales donde los distintos factores -bióticos o abióticos- que facilitan la LDD actúan de manera simultánea (Fernández-Palacios et al., 2011).

La consumación de la colonización dependerá de que los organismos inmigrantes puedan establecerse con éxito. Esta segunda etapa va a depender tanto de atributos biológicos de los organismos como de las oportunidades ecológicas que ofrece una isla. Por un lado, la capacidad de carga de una isla y su etapa de desarrollo ontogénico impondrán un marco de limitaciones ecológicas que puede actuar como filtro para ciertos migrantes (Whittaker et al., 2008; Stuessy et al., 2022). Por otro lado, serán cruciales ciertos factores intrínsecos de la biología de los organismos colonizadores. Uno de estos es el sistema de reproducción, y se ha sugerido que los organismos autocompatibles son los inmigrantes con mayor potencial de éxito (Baker, 1955, 1967). Otro factor es el tiempo generacional de los organismos colonizadores. Se predice que las especies que tienen tiempos generacionales cortos serán favorecidas por sus tasas de recombinación más rápidas, en contraste con especies de tiempos generacionales largos que tardan más en alcanzar la madurez reproductiva (Lanfear et al., 2013).

Una vez establecidas las poblaciones viables en una isla, diferentes dinámicas bióticas y abióticas de distinto origen determinarán el camino evolutivo de los linajes colonizadores (Emerson, 2002; Stuessy et al., 2017). Cuáles son los factores más relevantes en el

complejo proceso de la especiación es una de las preguntas fundamentales tanto de la biogeografía de islas (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007; Patiño et al., 2017), como de la biología evolutiva en general (Coyne & Orr, 2004). A pesar de que suele asociarse la evolución en islas oceánicas a procesos de radiación explosiva (Losos & Ricklefs, 2009; Cerca et al., 2023; Roebler et al., 2024), la mayoría de los linajes diversifican solo a tasas limitadas o incluso no lo hacen (Patiño et al., 2014, 2017), y por ello, inferir procesos evolutivos utilizando únicamente el esquema taxonómico de una biota insular puede dar resultados sesgados, por ejemplo, al predecir eventos únicos de colonización en grupos con un número alto de especies dentro de una isla (Igea et al., 2015, Emerson & Patiño, 2018).

Por ello, en la biogeografía de islas se ha puesto énfasis en describir procesos y patrones generales que permitan aproximar la teoría a casos específicos, con el objetivo de comprender, al menos de manera parcial, cómo se desarrollan los procesos de colonización, especiación y extinción en estos sistemas aislados (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007; Patiño et al., 2017; Stuessy et al., 2017). En esta línea, múltiples estudios han adoptado un marco conceptual basado en patrones de especiación, es decir, modos generales de evolución que los organismos describen al diversificar en islas oceánicas. Uno de estos patrones es la especiación anagenética, que define procesos de evolución transformacional en los linajes colonizadores a partir de una población parental proveniente del linaje hermano (Stuessy et al., 2006). Este modelo predice que las diferencias genéticas se acumulan de manera gradual durante el proceso de especiación, resultando en una diferenciación genética conspicua entre las poblaciones divergentes, y, adicionalmente, una diferenciación morfológica reducida con respecto a las poblaciones parentales (Stuessy et al., 2006; Stuessy et al., 2014; Takayama et al., 2015). El otro modelo es la especiación cladogénica, y describe procesos de evolución divergente, donde el ancestro colonizador evoluciona en dos o más linajes distintos. En islas oceánicas, este modelo evolutivo suele estar asociado a procesos de radiación adaptativa (Fernández-Mazuecos et al., 2020), es decir, el origen de múltiples descendientes ecológicamente divergentes a partir de un único ancestro colonizador producto de la adaptación rápida a ambientes heterogéneos (Fernández-Mazuecos et al., 2020; Cerca et al., 2023). Aunque las radiaciones adaptativas resultan en descendientes con una diferenciación morfológica pronunciada, se predice que los niveles de diversidad genética son muy bajos por causa del corto tiempo disponible para

acumular diferencias genéticas (Stuessy et al., 2014; Takayama et al., 2015), lo que se traduce en un marcado desequilibrio entre los niveles de diferenciación clado- y anagenéticos que se observan.

El archipiélago de Juan Fernández es un escenario ideal para el estudio de la colonización y la evolución de plantas. Está formado por tres islas de origen oceánico, ubicadas a más de 600 km de las costas de Chile continental. Existen dos islas principales con un área similar de *ca.* 50 km², un islote menor de unos 2.1 km², ubicado 2 km al SO de Robinson Crusoe, y una serie de *guyots* y montes submarinos ubicados hacia el E, más cercanos al continente, y que forman el arco insular del archipiélago (Lara et al., 2018). Las islas principales se sitúan en un escenario geográfico lineal, correlacionado con la edad geológica de cada una. La isla más antigua es Robinson Crusoe con *ca.* 4 Ma (Lara et al., 2018), y es la más cercana a Chile continental. La más joven es Alejandro Selkirk, con *ca.* 1 Ma (Lara et al., 2018) y es la más alejada, pues se ubica 181 km hacia el O de Robinson Crusoe, más o menos sobre la misma latitud (33°S; ver Figura 1a).

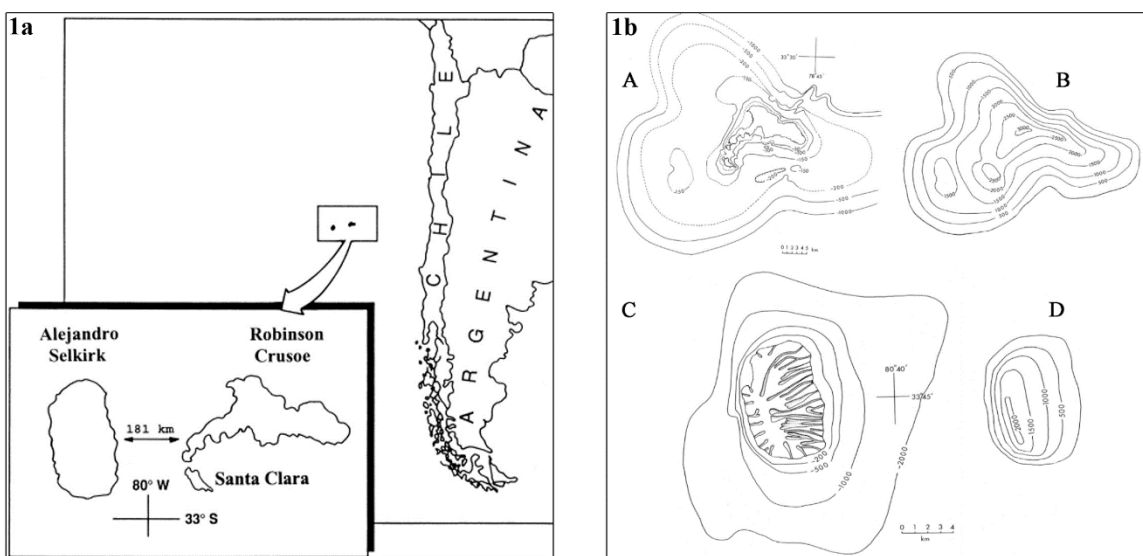


Figura 1. Mapa del archipiélago de Juan Fernández. **a)** Ubicación geográfica del archipiélago de Juan Fernández en relación con Chile continental; **b)** Hipótesis geomorfológicas sobre el desarrollo ontogénico de las islas (extraído de Stuessy et al., 2022); A: isla Robinson Crusoe actualmente, B: isla Robinson Crusoe hace 3 Ma; C: isla Alejandro Selkirk actualmente, D: isla Alejandro Selkirk hace 2 Ma.

Este escenario geográfico lineal permite predecir una relación entre la edad y distancia geográfica de cada isla con la edad de los linajes insulares (Fernández-Mazuecos et al., 2020), un patrón conocido como la regla de progresión en islas oceánicas (Funk & Wagner, 1995). Esta regla predice que las islas geológicamente más antiguas, al haber estado disponibles para ser colonizadas durante un periodo de tiempo más prolongado, tenderán a conservar linajes más antiguos en comparación con las islas más jóvenes. De la misma forma, la probabilidad de que ocurran eventos de colonización será mayor en las islas más cercanas a fuentes de diversidad importantes como continentes u otros archipiélagos oceánicos. Debido a la mayor cercanía con el continente y a la mayor edad geológica, es esperable que la isla Robinson Crusoe haya actuado como un sumidero, donde los linajes que colonizaron el archipiélago llegaron y evolucionaron primero, para posteriormente dispersarse y establecerse en la isla Alejandro Selkirk (e.g. *Megalachne*, Moreno-Aguilar et al., 2020; *Robinsonia*, Takayama et al., 2015). El origen de la flora de Juan Fernández proviene, en su mayor parte, de linajes de Chile continental, la fuente de diversidad más cercana (Stuessy et al., 2017; Penneckamp, 2018). La región con mayor número de géneros compartidos es Biobío, con 80 géneros, pero la región con la similitud florística más alta -según el índice de Jaccard- es Magallanes (Moreira-Munoz, 2011; Stuessy et al., 2017; Penneckamp, 2018).

Sin embargo, es importante considerar las implicancias teóricas que predice el Modelo Dinámico General de islas (Whittaker et al., 2008), referidas a la relación de la diversidad de una isla con su etapa de desarrollo ontogénico. En este sentido, Stuessy et al. (2022) infieren que la isla Robinson Crusoe se encontraría actualmente en una etapa tardía de su desarrollo, habiendo reducido su área geográfica aproximadamente en un 95%, y su elevación máxima de 3000 m se ha reducido a los actuales 915 m, con una pérdida de, al menos, el 25% de su diversidad florística (Stuessy et al., 1998, 2022). Mientras que la isla Alejandro Selkirk, mucho más joven, se encontraría en una etapa de desarrollo temprana, con un área geográfica aún extendida y una vegetación menos afectada por los cambios naturales en el paisaje (ver Figura 1b). En relación con el desarrollo de la diversidad de las islas, Robinson Crusoe se encontraría en una etapa de senescencia (etapa 4), con una vegetación reducida y condensada producto de los cambios continuos en su geomorfología y una flora con características relictuales (Stuessy et al., 2022). Por otra parte, la

emergencia y desarrollo reciente de la isla Alejandro Selkirk la sitúan en una etapa mucho más activa desde el punto de vista de la evolución de su diversidad (etapa 3), y su presencia probablemente ha proveído de un escape para la flora disminuida de Robinson Crusoe durante el último millón de años, siguiendo la regla de la progresión (Stuessy et al., 2022). Estas predicciones debieran verse reflejadas de manera directa en los niveles de diversidad de cada isla y en los patrones biogeográficos del archipiélago (Stuessy, 2020). Actualmente, la distribución de la diversidad es relativamente equilibrada entre las dos islas, aunque en Robinson Crusoe se registra una riqueza de especies moderadamente mayor (Marticorena et al., 1998; Stuessy et al., 2017).



Figura 2. Especies de *Carex* sección *Uncinia* presentes en el archipiélago de Juan Fernández. **A.** Espigas de *C. aspericaulis* (Aa); *C. fernandesiana* (Ab); *C. firmula* (Ac); *C. macloviformis* (Ad); *C. plurinervata* (Ae). La escala de medida es de 1 cm de largo. **B.** Utrículos de *C. aspericaulis* (Ba); *C. fernandesiana* (Bb); *C. firmula* (Bc); *C. macloviformis* (Bd); *C. plurinervata* (Be). La escala de medida es de 1 mm de largo. Elaboración propia.

En este trabajo se estudiaron los patrones de colonización y modos de especiación de aquellas especies de la sección *Uncinia* (Pers.) Baill. (*Carex*, Cyperaceae) que son endémicas del archipiélago de Juan Fernández. *Carex* sección *Uncinia* (en adelante, solo *Uncinia*), con sus 72 especies, es el grupo más diverso entre las siete secciones de *Carex* subgénero *Uncinia* (Roalson et al., 2021; García-Moro et al., 2022). Este grupo está caracterizado por una morfología relativamente homogénea y muy consistente: todas las especies tienen inflorescencias constituidas por una única espiga terminal y andrógina, cuyos utrículos disponen de un órgano especializado, la raquilla, que emerge del rostro y se tuerce sobre sí misma en su porción distal, formando un ganchito muy conspicuo (ver Figura 2B; Reznicek, 1990; Jiménez-Mejías & Dorr, 2018). Este carácter es una de las pocas evidencias inequívocas de adaptación a la dispersión por epizoocoría en *Carex*, y es clave para explicar la distribución global del grupo, caracterizada por notables disyunciones geográficas originadas por múltiples eventos de LDD (García-Moro et al., 2022). A pesar de que el origen de *Uncinia* ha sido estimado en Sudamérica (García-Moro et al., 2022), solo un poco menos de la mitad de la diversidad de esta sección se concentra dentro del continente, alcanzando marginalmente Centroamérica y el Caribe, mientras que la otra mitad se concentra en Nueva Zelanda. Además, un número considerable de especies se distribuyen de manera dispersa en islas circunantárticas como Malvinas, Marion, Georgia del Sur y Santa Helena, Amsterdam-San Pablo, Antípodas o Tristan da Cunha, como también islas del Pacífico: Hawaii, Filipinas, Islas Australes o Nueva Caledonia, entre otras (Roalson et al., 2021; García-Moro et al., 2022).

Nombre del taxón	Distribución geográfica	RC	AS
<i>Carex aspericaulis</i> (G.A. Wheeler) J.R.Starr	JFE		X
<i>Carex fernandesiana</i> (Nees ex Boeckler) J.R.Starr	JFE (ambas islas)	X	X
<i>Carex firmula</i> (Kük) J.R.Starr subsp. <i>firmula</i>	JFE		X
<i>Carex macloviformis</i> (G.A. Wheeler) J.R.Starr	JFE		X
<i>Carex phleoides</i> Cav. subsp. <i>phleoides</i>	JFE, CHL, ARG, BOL		X
<i>Carex plurinervata</i> J.R.Starr	JFE		X

Tabla 1. Diversidad taxonómica de *Carex* sección *Uncinia* en el archipiélago de Juan Fernández. Se muestra la distribución general de cada taxón junto a su distribución dentro del archipiélago.

En el archipiélago de Juan Fernández, la sección *Uncinia* está representada por seis taxones: cuatro son especies endémicas, uno es una subespecie endémica, y el otro una especie distribuida de manera disyunta en Juan Fernández y Sudamérica (Wheeler, 2007; ver Tabla 1). La fuente de origen más probable para los taxones de Juan Fernández es Chile continental, ya que allí se concentra la mayor diversidad de la sección *Uncinia* en Sudamérica y es la porción del continente más cercana al archipiélago (Wheeler, 2007; García-Moro et al., 2022). Llamativamente, la distribución del grupo en Juan Fernández parece no corresponder con la regla de progresión de islas oceánicas, ya que en la isla Robinson Crusoe, la más cercana al continente y la más antigua, solo crece *Carex fernandesiana* (Nees ex Boeckeler) J.R.Starr, con el resto de taxones restringidos a Alejandro Selkirk. Si la diversidad empobrecida de la isla Robinson Crusoe es efecto de la compactación y de la extinción local de su flora, o si las especies de la isla Alejandro Selkirk son linajes que colonizaron directamente esta isla desde el continente en tiempos geológicos recientes es aún incierto.

HIPÓTESIS

Si se considera la polifilia de la sección *Uncinia* en el archipiélago de Juan Fernández inferida en análisis filogenéticos anteriores no publicados (Muñoz Schüller, Unidad de Investigación), y se tiene en cuenta la notable capacidad de dispersión a larga distancia que caracteriza a estas especies, resulta adecuado predecir que en este grupo de la biota insular, más que en otros, la dispersión a larga distancia debió ser un proceso recurrente durante su colonización del archipiélago, y su frecuencia debió tener consecuencias directas en los modos de especiación que dieron origen al patrón actual de su diversidad insular. Por lo expresado, se plantea como hipótesis que **la colonización de *Carex* sección *Uncinia* en el archipiélago de Juan Fernández tuvo lugar mediante eventos de colonización independientes, y, por ende, su diversidad se originó en ausencia de procesos de cladogénesis en alguna de las islas.**

OBJETIVOS

Objetivos generales:

1. Estimar el tiempo y número de eventos de colonización de *Carex* sección *Uncinia* en el archipiélago de Juan Fernández.
2. Inferir los modos de especiación de los linajes de *Carex* sección *Uncinia* en el archipiélago de Juan Fernández.

Objetivos específicos:

1. Estimar los tiempos de divergencia de los linajes de *Carex* sección *Uncinia* en el archipiélago de Juan Fernández.
2. Estimar el área de origen ancestral de los linajes insulares de *Carex* sección *Uncinia* y posibles patrones de direccionalidad durante la colonización del archipiélago de Juan Fernández.
3. Contrastar la historia evolutiva de *Carex* sección *Uncinia* con los cambios climáticos del Cenozoico tardío en Sudamérica.
4. Aclarar las relaciones de ancestro-descendencia de las especies insulares de *Carex* sección *Uncinia*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Uso de la terminología

La robustez teórica de los conceptos de especiación anagenética y cladogenética ha sido criticada por asumir *a priori* una relación entre el escenario geográfico de la especiación y los procesos evolutivos que dan origen a un grupo (Emerson & Patiño, 2018), basándose únicamente en la distribución de especies hermanas de un sistema insular. De la misma forma, estos conceptos llevan implícitos por definición una afirmación sobre cómo se distribuye el cambio evolutivo -o cambio anagenético- en los linajes descendientes de un evento de especiación. Los autores de esta crítica remarcan que estos modelos de especiación son “hipótesis a ser testeadas y no suposiciones a ser impuestas”. Si bien en el presente estudio se reconocen estos defectos y se aceptan varios de los planteamientos desarrollados en esta crítica, se ha decidido conservar de cualquier forma la terminología ya mencionada, principalmente por suponer una discusión que va más allá de los alcances de este trabajo. La revisión de esta terminología requiere de una discusión en profundidad. Si bien existen brechas conceptuales en su interpretación, es relevante ponderar el valor utilitario que entregan al estudio de la biogeografía de islas como conceptos intuitivos y convenientes que facilitan, más de lo que dificultan, la discusión sobre los patrones de especiación en islas oceánicas.

Muestreo

Para realizar los análisis moleculares, se compiló un muestreo de *Carex* sección *Uncinia* lo más comprehensivo posible, haciendo énfasis en el muestreo de las especies insulares. Las secuencias utilizadas fueron muestreadas a partir de dos fuentes: secuencias almacenadas en GenBank provenientes del set de datos utilizado por García-Moro et al. (2022). y de nuevo material secuenciado. Este último se muestreó a partir de pliegos de herbario almacenados en CONC y OS (acrónimos según *Index Herbariorum*), que en conjunto representan la colección más importante de *Carex* provenientes del archipiélago de Juan Fernández. Se muestreó un total de 31 especímenes de la sección *Uncinia*, correspondientes

a 13 especies (un 48% de la diversidad de *Carex* sección *Uncinia* en Sudamérica) e incluyendo 11 especímenes representantes de los endemismos insulares (ver Anexo I). Se seleccionaron un total de 28 secuencias de GenBank, correspondientes a 16 especies de la sección. En total, la matriz contó con 59 accesiones correspondientes a 28 especies, de las que 24 son de Sudamérica (un 82.7% de la diversidad de *Carex* sección *Uncinia* en el continente), tres corresponden a especies extracontinentales pero filogenéticamente emparentadas con las de Sudamérica (*Carex parvispica* K.A.Ford y *Carex subtilis* K.A.Ford, provenientes de Nueva Zelanda, y *Carex brevicaulis*, proveniente de la isla Tristan da Cunha, pero también presente en Hawaii), y *Carex fraseriana* Ker Gawl. (subg. *Uncinia*, sección *Leucocephalae*), cuya posición filogenética en la base del subgénero *Uncinia* la convierte en un outgroup adecuado para el enfoque de este estudio. Este muestreo es, hasta la fecha, el más representativo hecho para *Carex* sección *Uncinia* en Sudamérica.

Amplificación de ADN y edición de secuencias

La extracción de ADN a partir del material muestreado *de novo* fue llevado a cabo utilizando el Kit DNeasy 96 Plant (Qiagen, Hilden, Alemania), siguiendo el protocolo recomendado por el fabricante. Este protocolo implica la lisis mecánica de los tejidos vegetales, seguido de una lisis química utilizando un buffer específico para romper las paredes celulares y liberar el ADN. Posteriormente, el ADN es purificado mediante columnas de filtración, lo que elimina impurezas como proteínas y polisacáridos. Una vez extraído el ADN, fue purificado y almacenado a 4°C para su uso en análisis posteriores.

Para llevar a cabo los análisis filogenéticos se seleccionaron tres marcadores moleculares para ser amplificados. Dos de estos corresponden a marcadores nucleares (ETS-1F e ITS), y el otro a un marcador plastidial (*psbA-trnH*). La selección fue realizada en base al uso reiterado de los marcadores ETS-1f e ITS en análisis filogenéticos en el género *Carex* (Jiménez-Mejías et al., 2016; Benítez-Benítez et al., 2021; García-Moro et al., 2022). Esto, por un lado, garantiza un buen resultado para la resolución de las relaciones de ancestro-descendencia, y por el otro, contar con una matriz extensa de datos moleculares con la que poder complementar los datos obtenidos en este estudio (ver sección anterior). El marcador

psbA-trnH, por su parte, ha sido ampliamente utilizado para resolver relaciones filogenéticas de distintos grupos de angiospermas, pero poco utilizado en el género *Carex* (e.g. Starr et al., 2009). Por ello, se decidió su uso como medio de contraste y prueba de su efectividad para los fines ya mencionados.

Etapa PCR	ETS	ITS	<i>psbA-trnH</i>
1. Desnaturalización inicial	5' 95°C	5' 94°C	5' 80°C
2. Desnaturalización	1' 94°C	1' 94°C	30" 94°C
3. Alineamiento	30" 55°C	30" 49°C	30" 50–56°C
4. Elongación	20"* 72°C	1' 72°C	1' 72°C
5. Elongación final	10' 72°C	15' 72°C	10' 72°C
6. Rampa	+4"/ciclo	-	-
Número de ciclos (pasos 2-4)	x30	x30	x35

Tabla 2. Protocolos de amplificación utilizados para la ejecución de los ciclos de PCR.

Las amplificaciones fueron llevadas a cabo utilizando el máster mix de PCR SapphireAmp® (TaKaRa Bio USA, Inc.), utilizando los volúmenes recomendados por el fabricante. El marcador ETS fue amplificado según el protocolo de amplificación de Starr et al. (2003). El marcador ITS fue amplificado utilizando las regiones ITSA e ITS4 (Blattner, 1999; White et al. 1990). Por su parte, el marcador *psbA-trnH* fue amplificado utilizando los primers de Sang et al. (1997) y de Tate & Simpson (2003). Los detalles sobre la configuración de los ciclos de amplificación están detallados en la Tabla 2.

Para comprobar la calidad del producto amplificado se corrieron geles de electroforesis utilizando 1uL de tinción redGel por 4uL de producto PCR, y fueron corridos a 80 mV durante 20 minutos. Los geles fueron visualizados a través de un transiluminador y se desecharon aquellas bandas que no contaran con un perfil bien definido. Finalmente, el material amplificado fue enviado al laboratorio AUSTRAL-omics (Universidad Austral de Chile, Valdivia) para su secuenciación.

El ensamblaje, edición y alineamiento de las secuencias se realizó a través del software Geneious Prime 2024.0. Las secuencias forward y reverse crudas fueron ensambladas *de novo* utilizando el algoritmo implementado en Geneious con los parámetros configurados

por defecto. Los ensamblados para cada secuencia fueron editados manualmente, seleccionando el nucleótido con la señal cromatográfica mejor definida en los casos donde existieran conflictos entre las secuencias de forward y reverse para el programa. Cuando la señal entre ambas secuencias no fuera clara, se comparó la posición nucleotídica con la de la matriz de alineamientos utilizada en García-Moro et al. (2022), teniendo en consideración la posición filogenética de la especie en cuestión cuando correspondiera. Aquellas secuencias para las que se indicara un porcentaje de calidad bajo (HQ <50%) fueron eliminadas y omitidas en los análisis posteriores. De la misma forma, se eliminaron secuencias redundantes, asumiendo que fueron generadas por errores en la secuenciación y no por procesos moleculares como eventos de poliploidización, inserciones o conversiones. Las secuencias ensambladas y editadas fueron posteriormente alineadas, generando los archivos de consenso con los que se sustenta la matriz. Finalmente, esta fue enriquecida utilizando el set de secuencias seleccionadas a partir de los resultados de García-Moro et al. (2022). El alineamiento de la matriz de secuencias fue realizado utilizando el algoritmo MUSCLE 5.1 implementado en Geneious Prime.

Se realizaron análisis preliminares utilizando RAxML y MrBayes para comparar el comportamiento de las topologías resultantes según distintas combinaciones de la matriz. Con el propósito de evitar el sobre muestreo de secuencias que no aportaran a los objetivos del estudio, se procedió a quitar aquellas cuya incorporación aportaba negativamente a la resolución de un clado, generando politomias o valores de apoyo estadístico bajos. Este paso se llevó a cabo siempre y cuando la incorporación de estas especies (secuencias) dentro de la filogenia no resultara informativa de acuerdo con el enfoque de este trabajo, es decir, no eran especies relevantes para inferir la posición filogenética de las especies insulares.

Análisis filogenéticos y de tiempos de divergencia

Para poder reconstruir la historia evolutiva de la sección *Uncinia* en el archipiélago de Juan Fernández se realizaron análisis filogenéticos de máxima verosimilitud (ML, por las siglas en inglés de *Maximum Likelihood*) e Inferencia Bayesiana (BI, por las siglas en inglés de *Bayesian Inference*) utilizando los softwares RAxML 8.2 (Stamatakis, 2014) y BEAST 2

v.2.7.7 (Bouckaert et al., 2019), respectivamente. Las matrices en formato FASTA resultantes del alineamiento de secuencias fueron transformadas a los formatos adecuados (Phylip para ML y Nexus para BI) para los softwares de reconstrucción filogenética utilizando el software MESQUITE 3.8. El mejor modelo evolutivo para cada marcador fue estimado utilizando el software jModelTest v.2.1.6 (Guindon & Gascuel, 2003; Darriba et al., 2012) y se seleccionó de acuerdo con el Criterio Informativo de Akaike (AIC; Akaike, 1973).

Calibración	Edad (Ma)	Ubicación
Calibración secundaria (García-Moro et al. 2022)	Mioceno medio (14,41)	Nodo de <i>C.</i> sección <i>Uncinia</i>
Calibración secundaria (García-Moro et al. 2022)	Mioceno tardío (9,16)	Nodo de clado A + <i>C. erinacea-C. ecuadorensis</i>
Calibración secundaria (García-Moro et al. 2022)	Plioceno temprano (4,68)	Nodo de <i>C. formula-C. subsacculata</i>

Tabla 3. Puntos de calibración utilizados para los análisis de tiempos de divergencia realizados en este estudio. Se indica la edad media estimada para cada nodo según los resultados de García-Moro et al. (2022), así como la ubicación de cada punto en la filogenia de la sección *Uncinia*.

Los análisis de máxima verosimilitud fueron corridos con un número de réplicas igual a un millón, con los parámetros configurados por defecto. Para los análisis de inferencia bayesiana, se preparó previamente el archivo utilizando el software BEAUTi v2.7.7. Se estableció el modelo evolutivo según los resultados de jModelTest y se configuraron los parámetros para la calibración temporal del árbol. Para ello se seleccionó un reloj molecular relajado con distribución Log normal (con una distribución uniforme de 0,0005 a 0,05, para los marcadores nucleares, basado en las estimaciones de Blanco-Pastor et al. (2012) y se seleccionaron puntos de calibración según las estimaciones reportadas en García-Moro et al. (2022), configurando las calibraciones para cada nodo con una distribución de probabilidad lognormal para tomar en cuenta la incertidumbre de estas estimaciones (ver Tabla 3). Cada corrida se realizó utilizando cuatro cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC, por las siglas en inglés de *Markov chain Monte Carlo*) simultáneas de 20 millones de réplicas, un muestreo cada 1000 árboles y un burn-in de un 25% para descartar árboles con una probabilidad posterior baja recuperados en la fase previa a la estabilización

del análisis. El tamaño de muestreo efectivo (ESS, por las siglas en inglés de *Effective sample sizes*) para cada análisis fue evaluado utilizando el software Tracer v1.7, y se consideraron como apropiados los parámetros con valores sobre 200 (Rambaut et al., 2018). Finalmente, se obtuvo el árbol datado final utilizando el software TreeAnnotator v2.6.6 en XSEDE, implementado en CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2010), seleccionando la opción de árbol de “máxima credibilidad de clados”. Los árboles finales con los valores de nodo de probabilidad posterior y edad estimada fueron visualizados y editados utilizando los softwares FigTree v1.4.4 y Adobe Illustrator 2024.

Reconstrucción de áreas ancestrales

Se ejecutaron los análisis de reconstrucción de áreas ancestrales utilizando el paquete BioGeoBEARS (Matzke, 2013) implementado en RStudio. Se realizaron dos análisis, el primero utilizando una escala de siete áreas, y otro con una escala geográfica de cinco áreas. Se pusieron a prueba los modelos DEC y DIVALIKE, así como también sus variantes DEC+j y DIVALIKE+j, que toman en cuenta la probabilidad de dispersión por salto a través de la implementación del parámetro “j”. La gran capacidad de LDD del grupo de estudio requería de un modelo de evolución de estados de área que tuviera en consideración los cambios de rango repentinos o “*jump dispersal*”. Esta elección se tomó considerando tanto las críticas a esta aproximación (Ree & Sanmartín, 2018) como su posterior validación (Matzke, 2022). La regionalización definida para este análisis se estableció en base a los quiebres en la distribución de la sección *Uncinia* en Sudamérica, y se contrastaron con propuestas de regionalización existentes (Martínez et al., 2011; Morrone et al., 2022, Morrone & Ebach, 2022), asumiendo que los patrones de distribución observados en el grupo de estudio son consecuencia de procesos biogeográficos subyacentes que también se observan en otros grupos de plantas y en la distribución de la vegetación (Tabla 4). La escala utilizada en este estudio, además, es mucho más específica que la utilizada en estudios anteriores (Martín-Bravo et al., 2019; García-Moro et al., 2022), esperando de esta forma obtener estimaciones más precisas que las de los trabajos citados. La codificación del análisis de cinco áreas consistió en: Andes del norte y centro (ANC), Andes del sur (ANS), Patagonia e islas subantárticas de Sudamérica (PAT), archipiélago de

Juan Fernández (JFE) y áreas extra-Sudamericanas, incluyendo el Este de Estados Unidos, Nueva Zelanda y Tristan da Cunha (EXS). Por su parte, el análisis de siete áreas incluyó una codificación geográfica más detallada, con el fin de intentar develar eventos biogeográficos en una escala más fina, e incluyó las siguientes áreas: Andes del norte y Centro (ANC), Andes del sur (ANS), Patagonia e islas subantárticas de Sudamérica (PAT), isla Alejandro Selkirk (JAS), isla Robinson Crusoe (JRC), Nueva Zelanda (NZE) y áreas extra-Sudamericanas (EXS).

Análisis	Código	Nombre del área	Circunscripción geográfica	
Análisis de 5 áreas	de 7 áreas	ANC	Andes del norte y centro	Andes tropicales y subtropicales húmedos. Incluye los Páramos de Venezuela, Colombia, Ecuador; los bosques montanos de los Andes del norte; la región de las Yungas de Perú, Bolivia y Argentina; la pre-Puna húmeda de Perú y el Noroeste Argentino; y las Sierras Pampeanas, estribaciones septentrionales de la región del monte Argentino, y la Sierra de la Ventana en la provincia de Buenos Aires.
		ANS	Andes del sur	Incluye las regiones boscosas del sur del Cono Sur. Más precisamente, los bosques esclerófilo, caducifolio y laurifolio de Chile central y Chile sur (Coquimbo-Aysén) y zonas adyacentes de Argentina.
		PAT	Patagonia e islas subantárticas	Sudamérica subantártica. Incluye las zonas más meridionales del continente dominadas por turberas, bosques Magallánico o estepa Patagónica. Incluye también las islas subantárticas próximas al continente Sudamericano: Malvinas, islas Georgia del Sur y Santa Helena.
	JFE	Archipiélago de Juan Fernández	Islas Robinson Crusoe y Alejandro Selkirk.	
	EXS	Áreas extrasudamericanas	Representa las áreas en las que están presentes las especies extracontinentales incluidas en el análisis biogeográfico. Estas son: <i>C. fraseriana</i> (Este de Estados Unidos), <i>C. brevicaulis</i> (Tristan da Cunha), y para el caso del análisis de 5 áreas incluye <i>C. parvispica</i> y <i>Carex subtilis</i> (Nueva Zelanda).	
	JAS	Isla Alejandro Selkirk	Reemplazo de JFE.	
	JRC	Isla Robinson Crusoe	Reemplazo de JFE.	

NZE	Nueva Zelanda	Segregación de EXS. Incluye únicamente a las dos especies de Nueva Zelanda.
-----	---------------	---

Tabla 4. Codificación de las áreas geográficas delimitadas para la ejecución de los análisis biogeográficos de 5 y de 7 áreas. Las barras a la izquierda de la tabla indican qué áreas fueron incluidas en cada análisis.

RESULTADOS

Análisis filogenéticos

Los resultados de la secuenciación de ADN fueron positivos solo para el marcador ETS-1f. La matriz final resultó en 34 especímenes correspondientes a 23 especies. Del total de secuencias, 12 corresponden a secuencias nuevas, incluyendo la primera secuenciación de *C. aspericaulis* y *C. plurinervata*. Así, este estudio es el primero en incluir todas las especies de *Carex* sección *Uncinia* endémicas del archipiélago de Juan Fernández.

El mejor modelo evolutivo seleccionado para ETS-1f resultó ser GTR+ GAMMA, y fue configurado para cada uno de los análisis filogenéticos que se llevaron a cabo. No hubo discrepancias significativas entre las topologías obtenidas en los análisis de ML (Anexo II) y el de IB (Figura 3). Sin embargo, el análisis de ML resultó en valores de apoyo estadístico más bajos para todos los nodos, en comparación con el árbol obtenido por el análisis de IB. Adicionalmente, el árbol de ML recuperó un clado conformado por el grupo de *C. erinacea* y el grupo de *C. lechleriana* como hermano del clado interno, aunque con un valor de bootstrap bajo (= 40). Para los efectos de este trabajo, solo se discuten los resultados obtenidos por el análisis de IB.

El análisis de inferencia bayesiana generó un árbol con una topología bien resuelta, con clados robustos apoyados por valores de probabilidad posterior altos y sin politomías (Figura 3).

La sección *Uncinia* (PP= 1) se recuperó como un grupo monofilético. Los taxones para los que se incluyó más de una secuencia en ciertos casos resultaron ser monofiléticos, tal como ocurrió con *C. firmula* (PP= 1) y *C. scabrida* (PP= 0,78), pero algunos también se infirieron como grupos parafiléticos, como es el caso de *C. erinacea*, y *C. hamata*. *C. fernandesiana* resultó ser una especie polifilética. Las secuencias provenientes de la isla Alejandro Selkirk (PP= 0,8) y las de la isla Robinson Crusoe (PP= 0,99) formaron grupos monofiléticos de manera independiente, y se ubicaron en partes distintas del árbol, sin compartir un ancestro común cercano.

C. kingii fue recuperado como el linaje de divergencia más temprana de la sección *Uncinia*. El siguiente linaje en divergir corresponde al grupo conformado por *C. subsacculata* y *C. firmula* (PP= 1), las únicas dos especies de Sudamérica con glumas articuladas y caducas. Las tres accesiones de *C. firmula* corresponden a la subespecie *tenuis*, endémica de Sudamérica continental, y se agruparon como un grupo monofilético con *C. subsacculata* como especie hermana. *Carex firmula* subespecie *firmula*, cuya presencia está restringida a la isla Alejandro Selkirk en el archipiélago de Juan Fernández, no fue incluida en este análisis. El siguiente linaje en divergir corresponde al grupo compuesto por *C. erinacea* y *C. ecuadorensis* (PP= 0,99), que se separa del resto de especies Sudamericanas (clado A) y conforma un clado monofilético, con *C. ecuadorensis* anidada dentro del clado de *C. erinacea*.

El clado A fue recuperado con un apoyo estadístico bajo (PP= 0.52) y muestra una topología dicotómica con dos clados internos. El primero de estos corresponde a un clado con especies primordialmente subantárticas. Incluye a la especie subantártica *C. lechleriana* como linaje de divergencia temprana con respecto al núcleo del clado (PP= 0,98), que está formado por un subclado con *C. meridensis* y *C. triangula* (PP= 0,71), y otro subclado que incluye a las dos especies de Nueva Zelanda incluidas en este análisis: *C. parvispica* y *C. subtilis* (PP= 1). El subclado de *C. meridensis* y *C. triangula*, además, se diferencia por tener largos de rama comparativamente mayores a los del subclado neozelandés.

Nombre del clado	Edad (Ma)	95% HPD
Clado A	7,07 Ma	5,08 – 9,23
Clado interno	4,72 Ma	2,54 – 6,91
Clado B	2,39 Ma	1,1 – 3,84
Clado C	1,34 Ma	0,55 – 2,3
Clado D	1,05 Ma	0,37 – 1,84

Tabla 5. Edades de origen de los clados nombrados en este trabajo. Se indica la edad de cada uno de los clados en millones de años (Ma) y el rango de 95% HPD obtenido para cada uno.

El segundo de los subclados que divergen a partir del nodo del clado A es el “clado interno”. Está conformado por el clado B y por el linaje conformado por *C. hamata* y *C. goetghebeurii*, nombrado aquí como “grupo hamata” y cuyo clado tiene un apoyo estadístico alto (PP= 1). Este grupo incluye dos accesiones de *C. hamata* que fueron recuperadas como parafiléticas, con la secuencia de *C. goetghebeurii* anidada dentro.

El clado B (PP= 1) incluye a todas las especies endémicas del archipiélago de Juan Fernández junto a la mayor proporción de especies de Sudamérica continental incluidas en este análisis. Internamente se caracteriza por una bifurcación interna en dos subclados: uno monotípico con *C. fernandesiana* de la isla Alejandro Selkirk (PP= 0,8), y otro con las demás especies de Sudamérica, donde se incluye a *C. fernandesiana* de la isla Robinson Crusoe y el resto de las especies insulares. Este último subclado (PP= 0,99) tiene una topología marcadamente dicotómica y circunscribe dos grandes clados. El primero, llamado aquí como clado C tiene un apoyo estadístico bajo (PP= 0,37) pero una resolución interna buena, e incluye mayoritariamente especies insulares. Dentro de este grupo, por un lado, está ubicada *C. aspericaulis* como linaje hermano de la especie continental *C. scabrida* (PP= 0,96), y por otro, un clado con la *C. fernandesiana* de Robinson Crusoe como especie hermana de *C. brevicaulis* (PP= 0,98). El segundo grupo es el clado D (PP= 0,98) e incluye como linaje de divergencia más temprana a la *C. plurinervata*, hermana de un clado núcleo con longitudes de rama muy cortas, y formado por especies mayoritariamente continentales, llamado aquí como “grupo núcleo”. Dentro de este grupo, la única especie insular es *C. macloviformis*, que fue recuperada como la especie hermana de *C. delacosta* (PP= 1).

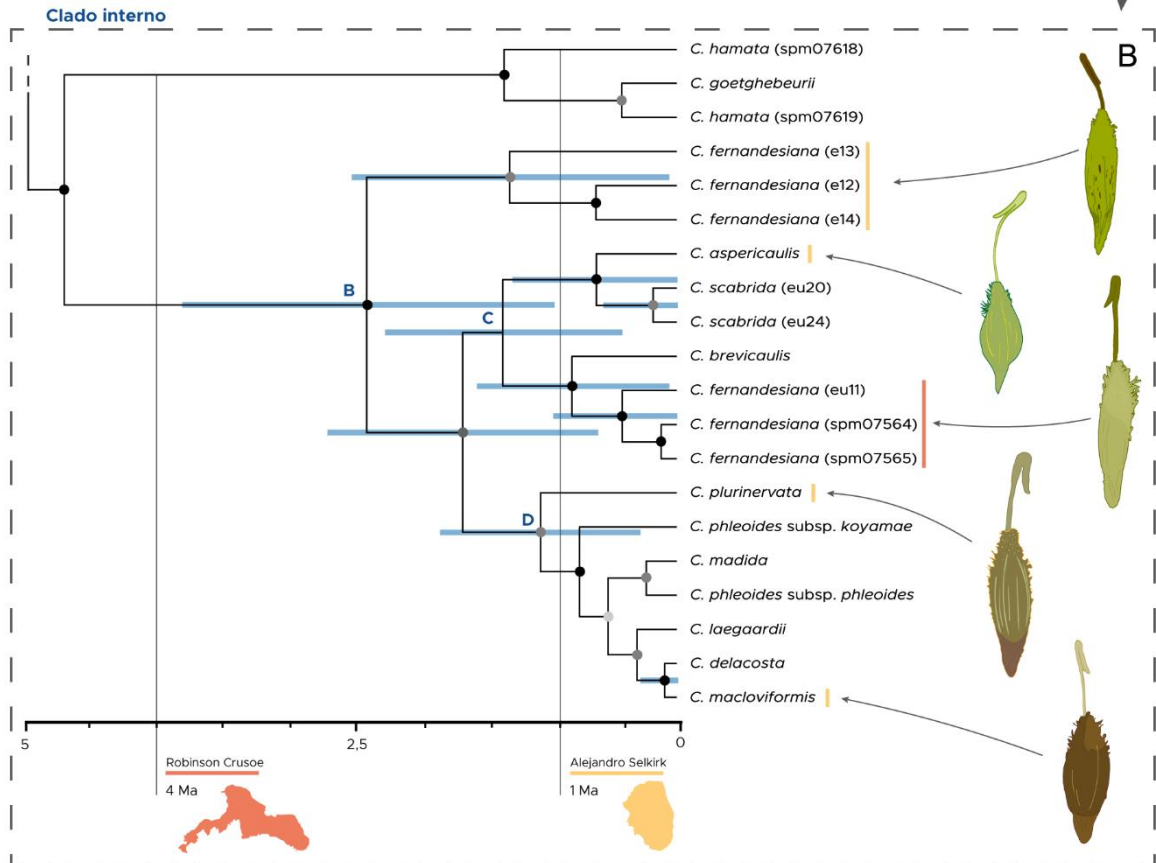
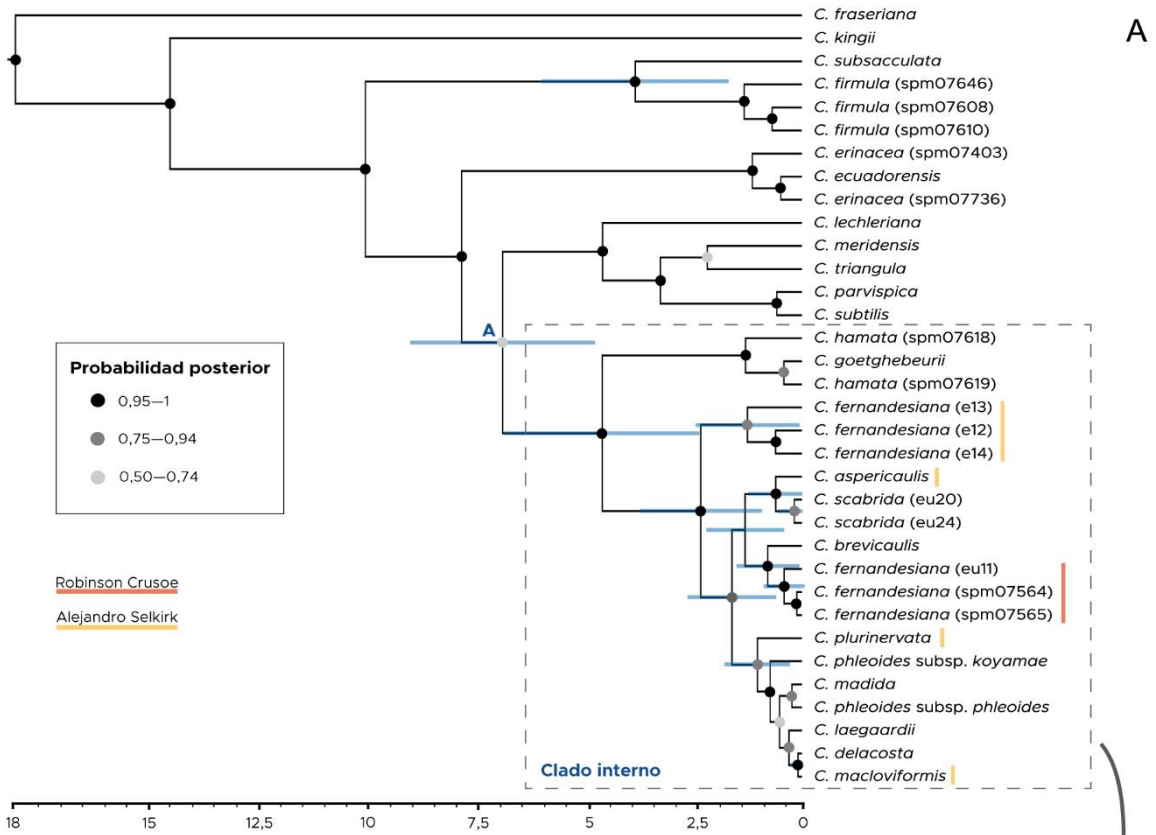


Figura 3. Árbol ultramétrico estimado a través del análisis de inferencia bayesiana. A. Filogenia general; B. Representación detallada del clado interno. Se señalan los valores de probabilidad posterior obtenidos para los nodos con valores $\geq 0,50$. Los nodos que obtuvieron valores inferiores no son señalados en la figura. Las barras de los nodos corresponden al 95% HPD (*High Posterior Density*). Las ilustraciones de las especies insulares en la figura 3B son de elaboración propia.

Estimaciones de tiempos de divergencia

Las estimaciones de tiempos de divergencia junto a los análisis filogenéticos sugieren un patrón de divergencia temprana para la mayoría de los linajes de especies insulares con respecto a sus clados hermanos (Figura 3). Entre las especies endémicas del archipiélago de Juan Fernández, *C. fernandesiana* de la isla Alejandro Selkirk representa el linaje más antiguo, con una edad de divergencia de 2,39 Ma a partir del ancestro común más reciente, y una edad de origen del nodo de la especie de 1,28 Ma.

Según los resultados obtenidos, el linaje del clado C, donde predominan las especies insulares, habría divergido de las demás especies continentales e insulares (es decir, del clado D) hace *ca.* 1,65 Ma, teniendo una edad de origen de su nodo de *ca.* 1,34 Ma marcado por un evento de divergencia a partir del que se originan sus dos linajes principales. Estos corresponden, por una parte, al linaje de *C. aspericaulis*, que habría divergido del ancestro común más cercano con *C. scabrida* hace 0,68 Ma, y por otra, al clado de *C. brevicaulis* y *C. fernandesiana* de la isla Robinson Crusoe, que se habría originado hace 0,8 Ma. El nodo de esta última especie indica un origen reciente, de hace *ca.* 0,42 Ma.

El clado D, por otro lado, tiene una edad de origen más reciente. Las estimaciones indican un evento de divergencia ocurrido hace aproximadamente 1 Ma, y a partir del cual se habría originado el linaje de *C. plurinervata*, por una parte, y el núcleo del clado, por otra. Finalmente, *C. macloviformis* fue estimada como una especie de origen reciente, con una edad de divergencia con respecto a su especie hermana (*C. delacosta*) de 0,09 Ma.

Análisis biogeográficos

El modelo DEC+j fue seleccionado como el más adecuado para explicar los datos, tanto en el análisis de cinco áreas (LnL= -62,5; AICc= 132,1) como para el de siete áreas (LnL= -75,5; AICc= 158,1). La interpretación de los resultados se basa en el análisis de 5 áreas (Figura 4) que fue el que obtuvo valores de AIC menores. Los resultados de este estudio indican que la sección *Uncinia* ha colonizado el archipiélago de Juan Fernández en, al menos, tres ocasiones distintas y a partir de dos a tres áreas geográficas distintas.

El origen más probable para el clado interno fue ANC (61,3%), correspondiente con el área de ocupación del grado basal de este grupo (grupo hamata). El área de origen del clado B fue recuperado con mayor probabilidad para JNF (73,2%; en el análisis de 5 áreas), sin embargo, el análisis de siete áreas estimó el origen del clado B, como también el de los clados insulares subsiguientes, para la isla Alejandro Selkirk (ver Anexo III). Los tiempos de divergencia, anteriores a la formación de esta isla, discrepan de esta estimación, y es probable que sea un artefacto generado por limitaciones intrínsecas del modelo. Esto es desarrollado con mayor profundidad en la última sección de la Discusión.

Los resultados de ambos análisis sugieren una colonización directa desde algún punto de los ANC hacia el archipiélago de JNF. Este linaje habría persistido en el archipiélago, donde posteriormente habría diversificado: el nodo a partir del que se originan los clados C y D tuvo un área de origen estimada para JNF (53,1% de probabilidad). Asimismo, el clado C y los dos sub-clados que lo forman se originaron en JNF, dando cuenta de una persistencia prolongada de estos linajes dentro del archipiélago, desde donde habrían colonizado los ANS (*C. scabrida*) y, potencialmente de manera directa, el archipiélago Tristan da Cunha en el Atlántico sur (*C. brevicaulis*).

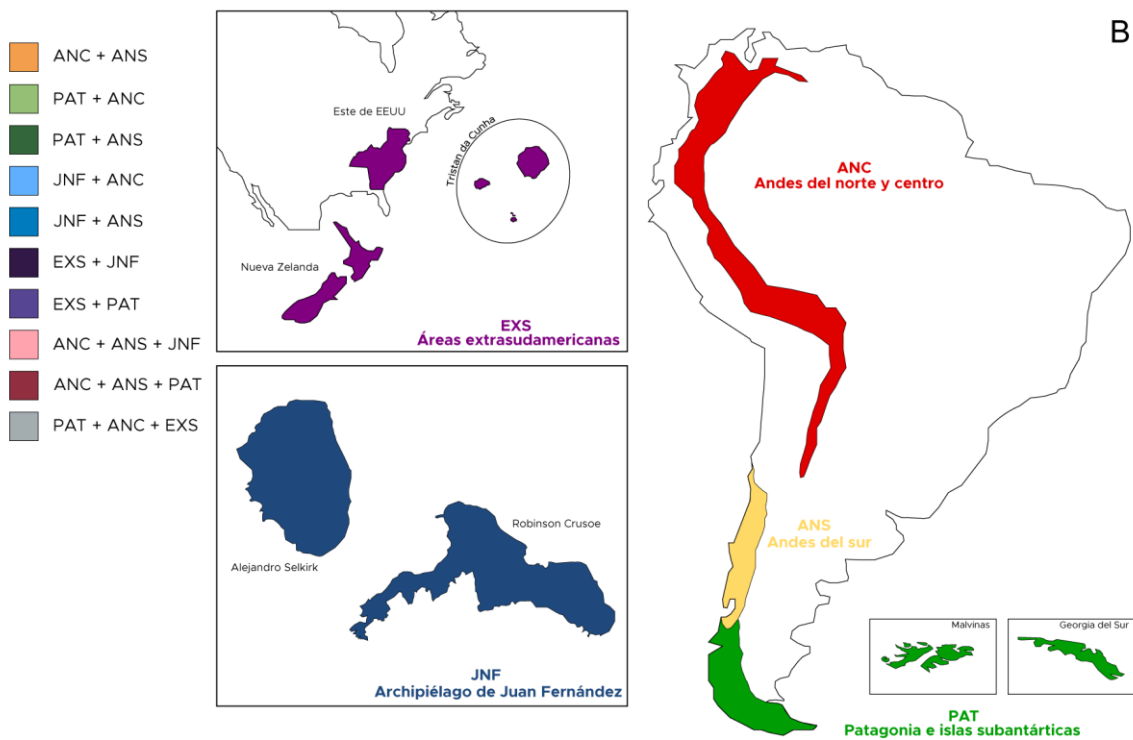
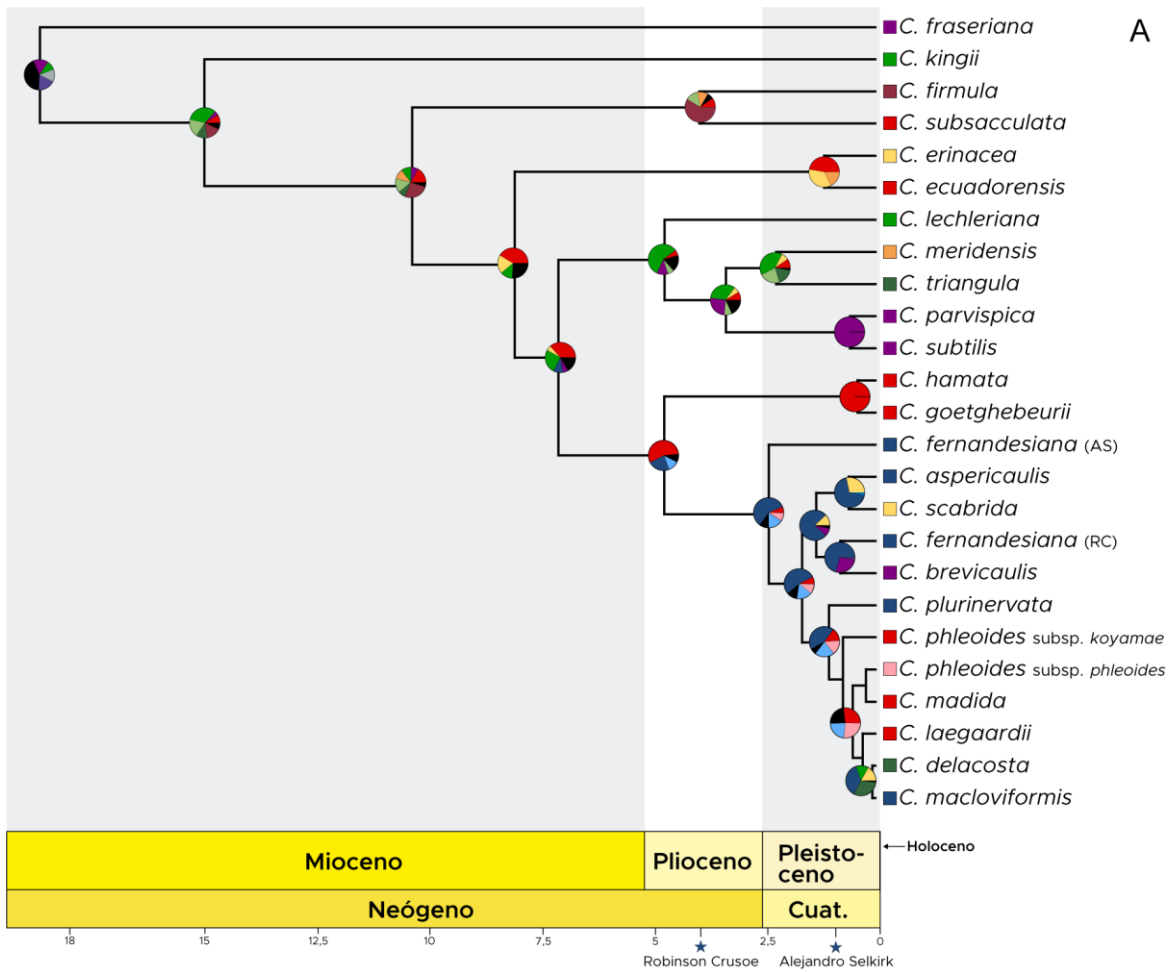


Figura 4. Reconstrucción de áreas ancestrales en DEC+j generada a partir del análisis de 5 áreas. Las áreas estimadas fueron ploteadas sobre cada uno de los nodos en la figura 4A utilizando la codificación de color indicada en la figura 4B. La estimación de áreas ambiguas con probabilidades bajas se agrupó en zonas de color negro en cada nodo, cuando correspondiera.

El clado D incluye mayoritariamente especies continentales, pero su área de origen más probable estimada por el modelo es nuevamente JNF (40,2%). El ancestro de este clado probablemente persistió en el archipiélago como un linaje insular que eventualmente evolucionó hasta la actual *C. plurinervata*, a la vez que un evento de colonización hacia el continente habría dado origen al linaje que diversificó en el grupo interno de este clado. Finalmente, el ancestro reciente de *C. delacosta* con *C. macloviformis* habría colonizado de vuelta hacia el archipiélago de JNF desde el sur de Sudamérica (ANS-PAT; 68%) durante tiempos recientes (<100000 años; ver sección anterior).

DISCUSIÓN

Relaciones filogenéticas de Carex sección Uncinia en Sudamérica y Juan Fernández

Los resultados obtenidos en este estudio ofrecen valiosas contribuciones a la comprensión de las relaciones evolutivas de *Carex* sección *Uncinia* en Sudamérica al incluir especies que no habían sido secuenciadas previamente e identificar patrones evolutivos relevantes. Un patrón general observado es que muchos linajes se originan tempranamente durante el Mioceno tardío y el Plioceno temprano, pero los eventos de diversificación taxonómica no comienzan a ocurrir de manera recurrente hasta el Pleistoceno tardío, y más marcadamente, a partir del Pleistoceno medio.

El árbol filogenético estimado mediante el análisis de inferencia bayesiana muestra una topología bien resuelta, con clados robustos, definidos por valores de apoyo estadístico altos ($PP \geq 0,8$). Esto no había sido conseguido en análisis filogenéticos anteriores, también enfocados en la diversidad insular (Muñoz-Schüler, Unidad de Investigación).

La incorporación de las especies patagónicas *C. triangula* y *C. lechleriana*, no incluidas anteriormente en análisis filogenéticos a esta escala, permitió identificar un clado integrado por un grupo de especies morfológicamente cercanas y correlacionadas geográficamente; *C. lechleriana*, *C. triangula* y *C. meridensis* son tres especies predominantemente Patagónicas que comparten la siguiente combinación de caracteres: glumas con márgenes rojizos que contrastan con el resto de la lámina, utrículos esencialmente glabros y filamentos de los estambres filiformes, más angostos que las anteras. Una cuarta especie segregada de *C. meridensis* por Wheeler (2005), *C. turbaria*, no se incluyó en este estudio, pero dado que comparte los caracteres mencionados y una distribución geográfica casi solapada con la de *C. meridensis* en la Patagonia, estaría probablemente ubicada dentro de este clado. Los análisis también dieron cuenta de un subclado formado por las únicas especies de Nueva Zelanda del clado Sudamericano de *Uncinia*: *C. parvispica* y *C. subtilis*. Esta dupla de especies comparte los caracteres morfológicos descritos para el grupo Patagónico y el análisis lo recuperó como grupo hermano de *C. triangula*-*C. meridensis*. Congruentemente, García-Moro et al. (2022) recuperaron este mismo grupo de especies

neozelandesas en un clado similar pero empobrecido, representado únicamente por *C. meridensis*, que se ubicó como el linaje hermano y nombrado como “linaje 5” por García-Moro et al. (2022). En ese estudio, además, encontraron que el linaje hermano del grupo interno correspondía al clado de *C. erinacea-C. ecuadorensis*, con un valor de apoyo estadístico alto para ese nodo (PP= 1), mientras que el clado de *C. meridensis* ocupaba una posición externa, lo que indica una discrepancia con la topología obtenida en este estudio. Por otra parte, la inclusión de una secuencia de *C. triangula* en García-Moro et al. (2022) anidada en un clado interno junto a *C. brevicaulis* probablemente se deba a un error en la determinación del espécimen muestreado. Esa misma secuencia fue incluida en análisis preliminares de este estudio y en ningún caso se anidó junto al clado Patagónico anteriormente descrito.

La topología recuperada para el resto del árbol es relativamente consistente con resultados anteriores basados en una matriz más amplia (Muñoz-Schüler, Unidad de Investigación). Tanto en este estudio como en el de García-Moro et al. (2022), se recuperó un clado interno con buen apoyo estadístico (PP= 1). Contrastantemente, la alianza de especies de los Andes del norte -representada por el grupo hamata- fue recuperada en este estudio como un grupo monofilético, mientras que en García-Moro et al. (2022) fue estimada como una politomía, con un clado formado, por un lado, por *C. goetghebeurii* y una secuencia de *C. hamata* (PP= 0,9), y por el otro, un clado con una posición no resuelta que incluyó el resto de las secuencias de *C. hamata* (PP= 1). Esta discrepancia probablemente sea efecto del sobremuestreo de ejemplares de *C. hamata* incluidos en ese estudio.

Del mismo modo, tanto en este estudio como en el de García-Moro et al. (2022) el clado B fue recuperado con un valor de apoyo estadístico alto (PP= 1) y una composición similar. Sin embargo, se identificaron una serie de discrepancias entre las topologías de ambos estudios, las que son discutidas a continuación. En primer lugar, ambos árboles dieron cuenta de un linaje de divergencia temprana representado por *C. fernandesiana*. No existe ninguna discrepancia a primera vista, de no ser porque el linaje de García-Moro et al. (2022) está enteramente representado por plantas provenientes de la isla Robinson Crusoe (en adelante RC), mientras que el obtenido en este estudio solo incluyó ejemplares provenientes de la isla Alejandro Selkirk (en adelante AS), con las accesiones provenientes

de RC ubicadas en otra parte del árbol. El trabajo ya citado no incluyó secuencias provenientes de AS. En este estudio, el clado de *C. fernandesiana* de AS fue recuperado con un buen apoyo estadístico (PP= 0,8) y como linaje hermano del resto de especies insulares y continentales, mientras que el clado de *C. fernandesiana* de RC ocupó una posición interna en el clado B, con, al menos, tres eventos de divergencia separando a ambos grupos. Estas diferencias probablemente sean causadas por un submuestreo de especies insulares en García-Moro et al. (2022).

La divergencia entre los linajes interinsulares de *C. fernandesiana* había sido reportada en un estudio anterior (Muñoz-Schüler, Unidad de Investigación), donde los ejemplares de *C. fernandesiana* de RC formaban un grupo monofilético de divergencia temprana con bajo apoyo estadístico (PP= 0,63), ocupando una posición similar a la de *C. fernandesiana* de AS en el presente estudio. Por su parte, el linaje de AS ocupaba una posición politómica en un clado con apoyo estadístico regular (PP= 0,76). La inclusión de un mayor número de plantas provenientes de AS en este estudio permitió diferenciar los linajes de ambas islas en clados monofiléticos bien definidos y evolutivamente distintivos, reforzando la hipótesis de que lo que actualmente se conoce como *C. fernandesiana* corresponde a dos entidades taxonómicas distintas. No es sorpresa que la segregación de dos especies alopátricas a partir de *C. fernandesiana* no haya sido sugerida anteriormente. Los caracteres diagnósticos entre especies de *Carex* en general (Morales-Alonso et al., 2024a, 2024b; Muñoz-Schüler et al., 2024), y de la sección *Uncinia* en particular (Jiménez-Mejías & Dorr, 2018; Ridley & Jiménez-Mejías, 2022), pueden ser muy sutiles y casi indetectables, incluso para especialistas. Las descripciones existentes para los taxones insulares (Wheeler, 2007; Jiménez-Mejías & Dorr, 2018) han sido revisadas y contrastadas con material de herbario por el autor de este seminario de título y se ha detectado sobreposición en una serie de caracteres diagnósticos, tanto cualitativos como cuantitativos. Actualmente, se está llevando a cabo un estudio morfométrico que busca aclarar la estructura y variación de la morfológica entre y dentro de las especies endémicas del archipiélago de Juan Fernández.

El resto del clado B muestra una topología marcadamente dicotómica (PP= 0,99), y formada por el clado C, mayoritariamente insular, y por el clado D, principalmente continental. Dentro del clado C la especie insular *C. aspericaulis* fue recuperada como

especie hermana de la continental *C. scabrida*. Esta relación filogenética cercana había sido sugerida anteriormente por Wheeler (2007) en la descripción de *C. aspericaulis* publicada en la revisión de las especies de *Carex* del archipiélago de Juan Fernández. Por otra parte, *C. fernandesiana* de RC fue recuperada como especie hermana de *C. brevicaulis* (isla Tristan da Cunha) formando el clado hermano de *C. aspericaulis*-*C. scabrida*.

El clado D muestra una topología escalonada con linajes que van divergiendo en la base de los clados subsiguientes. Tiene un apoyo estadístico alto (PP= 0,94), e incluye dos especies insulares: *C. plurinervata*, que representa el grado basal de este grupo, y *C. macloviformis*, recuperada como hermana de *C. delacosta* (PP= 1) y anidada dentro del grupo núcleo del clado, compuesto en su totalidad -salvo la misma *C. macloviformis*- por especies continentales. La posición de *C. plurinervata* como especie hermana del resto del clado D explicaría la similitud fenotípica entre esta especie y el resto de las especies continentales de este grupo, tal como *C. phleoides*. La posible cercanía evolutiva entre ambas especies ya ha sido sugerida anteriormente (Wheeler, 2007; Jiménez-Mejías & Dorr, 2018) pero hasta ahora no había sido puesta a prueba dentro de un marco filogenético. Adicionalmente, existen colectas de *C. phleoides* provenientes de la isla Alejandro Selkirk que no han podido ser incluidas en este estudio, por lo que la posición filogenética de estas poblaciones insulares es aún incierta.

La topología en los niveles más someros de la filogenia obtenida en este estudio contrasta notablemente con los resultados de un análisis anterior (Muñoz-Schüler, Unidad de Investigación) y con los de García-Moro et al. (2022). En ambos trabajos, la resolución del grupo compuesto por el clado B -según la nomenclatura utilizada en este estudio- fue muy baja, con múltiples politomias, discrepancias entre árboles, y clados con apoyo estadístico bajo (PP> 50). En este estudio, en cambio, el análisis filogenético recuperó un árbol sin politomias, con clados que en la mayoría de los casos cuentan con un apoyo estadístico alto (PP> 75).

Una explicación plausible a esto sea que la selección de taxones de este estudio se hizo precisamente con el objetivo de mejorar la resolución del árbol en comparación con análisis previos, y en particular, recuperar un clado B sin politomias, y así poder aclarar las relaciones filogenéticas de las especies insulares. Por otra parte, la calibración de la

filogenia en tres puntos distintos del árbol (ver Tabla 3), y especialmente la constricción el clado A + *C. erinacea*-*C. ecuadorensis* a ser un grupo monofilético, probablemente también ayudó a obtener una mejor resolución.

De ida y de vuelta: el rol del archipiélago de Juan Fernández como fuente de origen de la diversidad continental

Los análisis de tiempos de divergencia, en conjunto con las estimaciones biogeográficas, permitieron construir un escenario detallado sobre los posibles patrones de colonización de la sección *Uncinia* en el archipiélago de Juan Fernández y su relación con la diversificación del grupo en el continente. Estos resultados proporcionan nuevas perspectivas sobre la evolución de *Carex* en Sudamérica, así como también sobre la visión tradicional de las islas como meros sumideros de biodiversidad en los que la colonización suele entenderse como un viaje de ida.

La geografía de Sudamérica a partir del Mioceno tardío y, más marcadamente desde el Plioceno temprano, estuvo caracterizada por un intenso desarrollo de la orogenia Andina, con dos marcadas fases de diastrofismo: la fase Quechua, que tuvo un efecto intenso sobre el desarrollo altitudinal de los Andes centrales, del norte y de la Patagonia, y la fase Diaguita, que levantó las cordilleras centrales de Chile y Argentina (Yrigoyen, 1979; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006), así como también los sistemas orográficos orientales en Argentina (la Puna y las Sierras Pampeanas). Estos cambios topográficos provocaron impactos drásticos en el desarrollo de la flora y la vegetación de Sudamérica, principalmente de cuatro formas: i) actuando como una barrera alopatrica, ii) generando un corredor biológico para la dispersión norte-sur/sur-norte de la biota, iii) generando nuevos ambientes fríos de altitud, y, iv) modificando las condiciones ambientales fuera de los Andes (e.g. diagonal árida; Luebert & Weigend, 2014). Al mismo tiempo, para el Plioceno temprano, ya se había establecido el cambio hacia climas más fríos que había comenzado a acentuarse a partir del Mioceno tardío, por lo que para finales de esta época, las zonas altas de los Andes se habían configurado como corredores bioclimáticos fríos (la Zona de Transición Sudamericana; Gregory-Wodzicki, 2000; Urtubey et al., 2010). Este periodo probablemente fue una ventana de tiempo favorable para la dispersión y diversificación de

grupos con preferencias climáticas templadas o frías. Esto se correlaciona con las edades de origen de las especies nor-Andinas de *Carex* sección *Uncinia* estimadas en este estudio y con el patrón de diversificación taxonómica a partir del Pleistoceno observado en el árbol (Figura 3). Esta correlación también ha sido reportada en otros grupos de plantas distribuidas a lo largo de los Andes que han experimentado procesos acelerados de especiación durante un periodo de tiempo similar (e.g. *Caiophora* (Loasaceae), Strelin et al., 2017; *Carex* sección *Junciformes* (Cyperaceae), Benítez-Benítez et al., 2021; *Espeletia* (Asteraceae), Diazgranados & Barber, 2017; *Lupinus* (Fabaceae), Hughes & Eastwood, 2006; *Menonvillea* (Brassicaceae), Salariato & Zuloaga, 2017; *Perezia* (Asteraceae), Simpson et al., 2009).

Los resultados obtenidos son, en mayor medida, congruentes con los de García-Moro et al. (2022). El origen de la sección *Uncinia* tuvo lugar en un área ambigua entre los Andes del sur (ANS) y Patagonia (PAT) hace 14,45 Ma, durante el óptimo climático del Mioceno medio (según los resultados de García-Moro et al., 2022). Hacia el inicio de esta época, gran parte del continente Sudamericano estaba cubierto por una vasta extensión de bosques cálidos que se desarrollaban bajo un régimen de temperaturas y precipitaciones comparativamente más altas que las actuales (Hinojosa & Villagrán, 2005). Los ambientes fríos estaban restringidos, probablemente, solo a las latitudes más altas del continente (puesto que para entonces el desarrollo altitudinal de los Andes era aún incipiente; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006), y los bosques patagónicos se encontraban aislados del resto de formaciones boscosas del continente (Rabassa, 2008). Este aislamiento pudo haber sido originado por las transgresiones marinas que ocurrieron episódicamente en el área de Chile Central (Malumián & Nández, 2011) y, posteriormente, por el establecimiento progresivo de un gradiente de aridez en las vertientes occidentales de los Andes, al norte de la Patagonia, como consecuencia del desarrollo de la corriente de Humboldt (Kiel et al., 2023) y el inicio de las fases más drásticas de diastrofismo Andino, hacia el Mioceno tardío (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006). Al carecer otras zonas del continente de un desarrollo importante de ambientes fríos para el Mioceno medio, es posible inferir que el ancestro de la sección *Uncinia* se haya originado en un área restringida, ubicada con mayor probabilidad, en el extremo sur del continente.

El primero de los linajes en divergir corresponde al representado por la alianza de *C. firmula* y *C. subsacculata*. La diferencia entre la edad de divergencia de este linaje (10,3 Ma) y la edad estimada para el nodo de origen del clado (3,9 Ma) indica un aislamiento filogenético prolongado con respecto al resto de especies de *Uncinia*, probablemente restringido al sur de Sudamérica (García-Moro et al., 2022). En este estudio no se incluyó dentro del muestreo a *C. firmula* subsp. *firmula*, un taxon endémico del archipiélago de Juan Fernández, ya que se asumió *a priori* un escenario de colonización simple, donde un ancestro evolutivamente cercano a *C. firmula* subsp. *tenuis*, su linaje hermano, habría colonizado el archipiélago en un evento independiente, como se infiere a partir de otros datos filogenéticos disponibles (Ridley & Jiménez-Mejías, 2022). La ausencia de especies insulares con las características morfológicas atípicas que presenta la alianza *C. firmula*-*C. subsacculata* señala inequívocamente un evento de especiación anagenética para el linaje endémico del archipiélago de Juan Fernández. La edad de divergencia del evento que habría dado origen al linaje insular de *C. firmula* es aún incierto y deberá ser estimado en análisis posteriores. Sin embargo, la diferenciación fenotípica incipiente reportada entre ambas subespecies de *C. firmula* (Ridley & Jiménez-Mejías, 2022) sugiere una edad de ocurrencia del evento de colonización durante tiempos relativamente reciente (probablemente < 1 Ma) y de manera directa hacia AS.

Los clados de *C. erinacea* y *C. lechleriana* comparten un patrón similar de origen austral y posterior expansión hacia latitudes más bajas. En el caso del clado de *C. erinacea*, esta expansión en dirección norte la representa *C. ecuadorensis*, una especie de origen reciente (0,49 Ma). Por su parte, en el grupo donde se ubica *C. lechleriana* este patrón lo exhibe *C. meridensis*, cuyo rango de distribución a través de los Andes cubre desde la Patagonia hasta Venezuela.

En el contexto geográfico de Sudamérica durante el Plioceno temprano, un evento de divergencia habría dado origen al clado interno y a sus linajes descendientes (4,7 Ma). Según los resultados obtenidos en el análisis de áreas ancestrales, este evento habría ocurrido con mayor probabilidad en los Andes del norte-centro (ANC). Esto implica que uno de los linajes descendientes habría permanecido en su área ancestral, dando origen al grupo hamata, mientras que el otro habría colonizado el archipiélago de Juan Fernández

(JNF) directamente desde ANC, dando origen al clado B. Este es un escenario poco probable por varias razones. La primera es la ya descrita, que para fines del Mioceno el desarrollo de ambientes fríos en los Andes del norte era aún incipiente, y no se establecieron como tales ya hasta entrado el Plioceno. Esto está apoyado por las edades de origen de los linajes de *Uncinia* restringidos a aquellas zonas (que varían entre 3,9 y 0,3 Ma). La segunda razón es que es difícil sustentar la hipótesis de un evento de colonización directa desde los Andes del norte hacia el archipiélago de Juan Fernández. No existen otros casos reportados de especies insulares cuyo linaje hermano esté restringido a aquellas regiones (Stuessy et al., 2017; Penneckamp, 2018), como tampoco hay reportes de aves que recurrentemente se muevan entre ambas áreas (Hahn et al., 2005, 2009). Finalmente, la tercera razón es el tiempo transcurrido entre la edad de origen del hipotético ancestro norandino del clado interno, y la edad de origen tanto del clado B (2,3 Ma de desfase) como del nodo del grupo hamata (3,5 Ma de desfase). Este desfase temporal entre el evento de divergencia y el origen de ambos subclados sugiere la persistencia de ambos linajes en un área intermedia entre ANC y JFE durante un tiempo prolongado. El escenario más parsimonioso para explicar la discrepancia estimada por el modelo es que el ancestro del clado interno haya permanecido en un área intermedia entre PAT y ANS, y que el evento que marcó la divergencia de sus dos linajes descendientes haya sido la dispersión y colonización de JNF. Sin embargo, los resultados no apoyan esta hipótesis y el modelo fue incapaz de detectar un área ancestral intermedia. Esto puede ser parcialmente explicado por las limitaciones propias del modelo de evolución biogeográfica utilizado, que son discutidas en profundidad en la siguiente sección, o a procesos de extinción local en dicha área. De cualquier forma, el escenario expuesto es una hipótesis que debe ser puesta a prueba utilizando datos más robustos.

El clado B, por su parte, tuvo como área de origen ancestral más probable JNF en el análisis de 5 áreas. Este linaje habría colonizado el archipiélago en un evento ocurrido hace 2,4–4,7 Ma, sin embargo, los datos actuales no permiten estimar con mayor precisión la edad de ocurrencia de este evento. A pesar de que el análisis de 7 áreas estimó Alejandro Selkirk como el área de origen más probable de este clado, tanto su edad de origen como la de sus linajes descendientes (clados C y D) son anteriores a la formación de la isla Alejandro Selkirk (ver Figuras 3B y 4A). Por lo tanto, la colonización insular del clado B

habría tenido lugar en la isla Robinson Crusoe, con eventos de cladogénesis subsiguientes en la misma isla.

La colonización insular de *Carex* sección *Uncinia* habría ocurrido en algún momento durante los primeros 1,6 Ma de la isla Robinson Crusoe. Siguiendo las reconstrucciones geomorfológicas propuestas por Stuessy et al. (2022) esto habría tenido lugar durante la etapa de desarrollo temprano de la isla (0,1–2 Ma). Durante ese rango de edad, la ontogenia de RC se habría desarrollado hasta alcanzar el máximo tanto en su área (*ca.* 20 veces mayor a la actual) como en su elevación (3000 m). Los rápidos cambios en la geomorfología ocurridos durante el periodo entre 1–2 Ma habrían estimulado el desarrollo de procesos de especiación de manera mucho más activa que en cualquier otro periodo. Esta etapa ofreció la máxima superficie y número de ambientes para que ocurriera procesos de aislamiento espacial y geográfico (Stuessy et al. 2022). Además, la formación de quebradas profundas durante el primer millón de años -como puede observarse hoy en la isla Alejandro Selkirk- habría generado ambientes fríos y húmedos en los que especies tolerantes a la sombra - como helechos o especies del género *Carex*- podrían haberse establecido. Es posible que el ancestro del clado B haya colonizado y diversificado en el amplio mosaico vegetacional de la isla Robinson Crusoe del pasado. Los regímenes ecológicos dinámicos que potencialmente tenía la isla durante ese periodo habrían facilitado la ocurrencia de procesos de especiación interinsulares y dado origen allí a sus linajes descendientes.

A pesar de que el linaje de *C. fernandesiana* de Alejandro Selkirk es el de divergencia más temprana dentro del clado B, se encuentra actualmente restringido a la isla más joven, lo que desafía la regla de la progresión en islas oceánicas (Funk & Wagner, 1995). Si bien la edad de divergencia del linaje que da origen a *C. fernandesiana* de AS es anterior a la formación de la isla (2,4 Ma), la edad de origen del clado de *C. fernandesiana* de Alejandro Selkirk es mucho más reciente (1,2 Ma), y coincide aproximadamente con el rango de edad de origen de la isla (*ca.* 1 Ma). Esto sugiere que el linaje de *C. fernandesiana* de AS podría haber tenido su origen en la isla Robinson Crusoe y haber permanecido allí durante *ca.* 1,2 Ma. (i.e. desde la divergencia del linaje a partir del clado B hasta el nodo de origen del clado de *C. fernandesiana* de AS; ver Figura 3B), para posteriormente dispersarse a Alejandro Selkirk cuando esta estuvo disponible para ser colonizada. La ausencia de este

linaje en la isla Robinson Crusoe actualmente podría ser una consecuencia de eventos de extinción local producto de la compactación de la vegetación, que según Stuessy (2022), se habrían intensificado durante el último millón de años. Según este autor, a los 2,8 Ma (=1,2 Ma atrás) la isla RC ya habría sufrido una reducción considerable en su área original (ca. 89%), y la metamorfosis que atravesó durante aquel periodo de tiempo generó impactos negativos significativos sobre la flora, asociados principalmente a la pérdida de diversidad de especies de la isla. Paralelamente, la formación de la isla Alejandro Selkirk en un rango de tiempo similar habría generado una chance para la dispersión de linajes desde RC, que pudieron haber evitado la extensión colonizando AS.

Por otro lado, el clado con el resto de las especies insulares (clado C + D) tuvo una edad de origen estimada de ca. 1,65 Ma, y su área de origen en JNF señala la persistencia de *Uncinia* dentro del archipiélago. La topología de este clado indica un evento de cladogénesis intransular y anterior a la formación de la isla Alejandro Selkirk, que habría dado origen a dos subclados dentro de Robinson Crusoe: el clado C y el clado D. El clado C (1,34 Ma) habría persistido en la isla Robinson Crusoe, dando origen cladogenéticamente a dos especies endémicas del archipiélago: *C. aspericaulis* y *C. fernandesiana* de RC. Ambas representan uno de los dos subclados que descienden del clado C.

Considerando que RC es el área de origen más probable para el clado C, el evento de divergencia entre sus dos linajes podría haber sido consecuencia de la colonización de la isla Alejandro Selkirk por parte del linaje de *C. aspericaulis*, donde se encuentra actualmente restringido. Este evento de colonización habría ocurrido entre ca. 1,34–0,6 Ma atrás, según los resultados de los análisis de tiempos de divergencia, y habría dado origen al subclado *C. aspericaulis*-*C. scabrida*. Posteriormente, un evento de divergencia ocurrido hace 0,6 Ma habría dado origen al linaje de *C. scabrida*, una especie restringida a ANS. Es probable que este evento de divergencia haya sido ocasionado por un evento de colonización inversa desde la isla Alejandro Selkirk hacia el continente, con *C. scabrida* evolucionando anagenéticamente a partir de una población ancestral de *C. aspericaulis*.

C. fernandesiana de RC conforma un clado originado hace 0,8 Ma, probablemente en la isla Robinson Crusoe donde habría permanecido hasta hoy. La especie hermana de *C. fernandesiana* en este clado es *C. brevicaulis*, cuya posición filogenética de divergencia

temprana y su distribución en la isla Tristan da Cunha sugiere un evento de dispersión a larga distancia hacia este archipiélago del Atlántico sur. Este patrón biogeográfico no es nuevo y ha sido reportado anteriormente para la flora de Juan Fernández. *Peperomia berteriana* (Piperaceae) es una especie de distribución transoceánica originalmente descrita como un endemismo de Juan Fernández, pero posteriormente reportada para la isla Inaccessible en Tristan da Cunha (Valdebenito et al., 1990). Los autores señalan que esta disyunción se habría originado por un evento de dispersión a larga distancia mediado por epizoocoría. La presencia de al menos una especie de Procelariiformes que anda en ambos archipiélagos (*Fregetta grallaria*) da sustento a esta hipótesis. Esta especie u otras que hicieran el trayecto de forma circunstancial (e.g. *Pterodroma externa*) podrían ser los potenciales responsables de este evento de dispersión entre islas en océanos diferentes. Los autores también señalan la similitud bioclimática que existe entre ambas islas, con un desarrollo altitudinal similar y ambientes análogos que habrían facilitado el establecimiento de las poblaciones fundadoras. Similarmente, otras dos especies de plantas de Juan Fernández comparten esta disyunción, pero con patrones de distribución distintos: *Pleopeltis macrocarpa* (Polypodiaceae), con una distribución subcosmopolita, y *Apium prostratum* (Apiaceae), ampliamente distribuida en islas circumpolares, incluyendo Nueva Zelanda (Penneckamp, 2018).

Finalmente, el clado D se originó en JNF hace *ca.* 1,05 Ma. El linaje de divergencia más temprana de este clado está representado por *C. plurinervata*, que aparentemente habría evolucionado por anágenesis, al estar restringida a Alejandro Selkirk y no conformar un subclado con ninguna otra especie. La estimación de la edad del clado D coincide con la edad de formación de la isla Alejandro Selkirk, y es probable que el evento de divergencia que marca el origen del nodo haya tenido lugar en las primeras fases de desarrollo de la isla. Entre 1,05–0,7 Ma, tras la divergencia del linaje de *C. plurinervata*, se produjo un evento de colonización inversa, en que un linaje de la isla Alejandro Selkirk derivado del ancestro de *C. plurinervata* migró de vuelta al continente, dando origen al grupo núcleo del clado D.

A pesar de que el grupo núcleo del clado D se ha originado durante tiempos recientes (0,7 Ma), posee una diversidad mayor que cualquiera de los otros clados de *Uncinia* de

Sudamérica originados a partir del Pleistoceno. Además de las cinco especies que conforman este grupo, hay otras tres especies que han sido incluidas en estudios filogenéticos anteriores: *C. multifaria*, *C. quinquin* y *C. salticola* (García-Moro et al. 2022). Adicionalmente una cuarta especie, *C. wheeleri*, putativamente también pertenecería a este grupo, aunque no ha sido muestreada en ningún análisis filogenético. Estas nueve especies exhiben algunos de los rangos de variación más extremos dentro de la sección *Uncinia*, y presentan caracteres únicos dentro del grupo, tales como el mecanismo de desanclaje de los frutos y el eje engrosado de la espiga de *C. multifaria*, el desarrollo de filamentos del estambre aparentemente adaptados a la entomofilia de *C. quinquin*, o las espigas más grandes de toda la sección, de *C. phleoides*. Adicionalmente, muchas especies de este grupo crecen en el mismo tipo de ambiente, ocasionalmente solapando su presencia en un mismo sitio. Uno de los procesos que caracteriza las fases tempranas de una radiación adaptativa es la co-ocurrencia de especies cercanas dentro de un linaje de bifurcación rápida (Cotoras et al., 2018). Durante esta fase, entidades ecológicamente equivalentes co-ocurren, lo que presumiblemente pone las condiciones para la competición que lleva a la diferenciación ecológica y eventualmente a la especiación ecológica (Schluter & Conte, 2009; Rundell & Price, 2009). El grupo núcleo del clado D exhibe características propias de una radiación adaptativa temprana, originada a partir de un evento de colonización inversa desde Juan Fernández.

Otros grupos de organismos han seguido un patrón evolutivo similar, donde luego de colonizar una isla oceánica han vuelto a re-colonizar de vuelta al continente, aportando significativamente a su biota. Este proceso se conoce como “colonización reversa” o “colonización de vuelta”, y ha sido reportada en numerosos linajes de animales terrestres y plantas (Bellemain & Ricklefs, 2008). Lapiedra et al. (2021) estudiaron la radiación evolutiva de las palomas (Columbiformes) y encontraron que la colonización de islas desde el continente por linajes de palomas terrestres (i.e. con hábitos de alimentación de forrajeo terrestre) fue un paso crucial que gatilló la transición de su nicho ecológico hacia hábitos de alimentación arbóreos. Este cambio permitió a los colúmbidos explotar un espacio ecológico nuevo que resultó en la enorme diversificación de las palomas arbóreas una vez recolonizaron el continente desde las islas. Los resultados obtenidos en este seminario de título apuntan hacia una dirección similar, donde la colonización del archipiélago de Juan

Fernández podría haber sido un factor determinante en la gran diversidad del grupo núcleo del clado D.

Incongruencias en las estimaciones biogeográficas

En general, se espera que los linajes geográficamente disyuntos se hayan originado a partir de ancestros con distribuciones amplias (Quiroga et al., 2016). Esto es evidente en la biogeografía de Sudamérica, donde el desarrollo de la cordillera de los Andes tuvo un rol fundamental al moldear los patrones de distribución de numerosos linajes de plantas, cuya diversificación ocurrió en concordancia con los eventos de orogenia Andina (es decir, latitudinalmente; e.g. *Bomarea*, Tribble et al., 2023; *Chusquea*, Guerreiro et al., 2024; *Mutisia*, Moreira-Muñoz et al., 2020). Sin embargo, esto no es tan claro en el caso de la colonización de islas oceánicas, donde los factores limitantes para la colonización y diversificación operan en escalas temporales distintas, generalmente de una manera más dinámica y con un componente de estocasticidad significativo (Borregaard et al., 2017). Si bien los resultados obtenidos en el análisis de áreas ancestrales coinciden en mayor medida con los patrones biogeográficos del continente, ciertos nodos tuvieron áreas ancestrales en zonas que probablemente no estaban disponibles para ser colonizadas en el periodo en que se origina el nodo o que actualmente son habitadas por especies geográficamente restringidas, señalando una incertidumbre en la robustez de estos resultados.

Se ha reportado que los modelos basados en LAGRANGE (en los que DEC, y por ende DEC+j se fundamentan) otorgan una mayor ponderación al estado de área del grado basal de un clado al momento de calcular la probabilidad parcial del área ancestral de ese nodo (Heads & Saldivia, 2024). Es importante remarcar que estos modelos al ser derivaciones del modelo Mk de evolución de caracteres discretos (Lewis, 2001) siguen un proceso de Markov, donde se asume que el cambio de los caracteres ocurre de manera estocástica. Esto implica que la probabilidad de cambio de un estado a otro solo depende del estado actual, y no del anterior, es decir, la estimación de probabilidades se calcula desde los terminales hacia la raíz de un árbol. No hay mayor probabilidad de que un clado obtenga un área A si esta fue recuperada en todos los nodos anteriores. En cambio, si los subclados o terminales que descienden de aquel clado tienen, en una mayor proporción, estados de área B, es más

probable que esta sea calculada como el área ancestral. Además, este tipo de modelos castigan las reconstrucciones de evolución de estados de caracteres más complejas, es decir, aquellas donde se requiera de un número mayor de transiciones entre estados a lo largo de las ramas. Así, la reconstrucción con mayor probabilidad suele ser también la más parsimoniosa (Ree & Sanmartín, 2018). Esto deriva en que el estado de área del linaje de divergencia más temprana de un clado tendrá una proporción mayor en el cálculo de la probabilidad parcial de su nodo en comparación con los estados de área del resto de terminales. Adicionalmente, los modelos DEC asumen la premisa de que no hay extinción de linajes (Matzke, 2014). Como señala Matzke (2022), esta premisa puede tener impactos importantes en la estimación de rangos ancestrales al omitir eventos cladogenéticos que no están siendo observados y que podrían haber sido cruciales en la historia biogeográfica de un linaje. Esto es especialmente importante al considerar que los procesos evolutivos que operan durante una simulación de un modelo DEC, y sobre todo DEC + j, son esencialmente cladogenéticos. En casos donde existe incertidumbre en la topología de un árbol por linajes no muestreados esto se vuelve aún más crítico.

De manera similar, el muestreo de este estudio no representa la totalidad de la diversidad de la sección *Uncinia* en Sudamérica. La optimización del muestreo que se realizó para obtener un árbol que esclareciera las relaciones evolutivas de las especies insulares endémicas obligó a submuestrear linajes restringidos a áreas clave de la diversidad del grupo, lo que pudo haber tenido efectos negativos en dos aspectos. En primer lugar, se excluyeron linajes cuya inclusión podría haber contribuido de manera significativa a la historia biogeográfica del grupo. Esto es parcialmente cierto, ya que los análisis preliminares realizados con las especies removidas (*C. multifaria*, *C. quinquin* y *C. salticola*) solo afectaron la resolución de la filogenia dentro del grupo núcleo del clado D (principalmente generando politomias), sin aportar significativamente a la topología del resto de clados, aunque sí disminuían el apoyo estadístico de ciertos nodos. El segundo efecto negativo del muestreo se relaciona con la representatividad de ciertas áreas geográficas. Los bosques templados del Cono Sur (ANS; ver Tabla 4) constituyen el hotspot de diversidad de *Uncinia* en Sudamérica (García-Moro et al. 2022; Muñoz-Schüler et al., 2023). Sin embargo, este estudio incluyó solo seis de las 13 especies presentes en esta área. Las siete especies restantes están restringidas geográficamente a esta área, y

corresponden a las ya mencionadas *C. multifaria*, *C. quinquin* y *C. salticola*, junto a *C. dolichophylla*, *C. macrotrichoides*, *C. negerii* y *C. wheeleri*, que no han sido secuenciadas con anterioridad y cuya posición filogenética es relativamente incierta. La inclusión de estas especies en futuros análisis podría modificar las estimaciones de áreas ancestrales obtenidas en este trabajo, al menos para algunos nodos.

El submuestreo de ANS de este estudio contrasta con el muestro casi completo de los ANC y JNF. Aunque estas áreas presentan una diversidad comparativamente menor, con nueve y seis especies, su diversidad estuvo casi totalmente representada en los análisis. En cambio, para ANS solo se incluyeron seis de sus 13 especies. Este desequilibrio, sumado al patrón de dispersión y especiación recurrente hacia ANC observado en los análisis podría haber generado un sesgo en los resultados del análisis biogeográfico, ocasionando un artefacto debido a las limitaciones de los algoritmos del modelo explicadas anteriormente. Es improbable que los resultados obtenidos, que sugieren áreas ancestrales en ANC de entre 10–7 Ma, sean robustos. Como se explicó previamente, los Andes del norte y centro no desarrollaron ambientes fríos o templados de manera extensiva hasta, al menos, el Mioceno tardío, hace *ca.* 6 Ma (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006). En contraste, el enfriamiento progresivo de la Patagonia comenzó durante el Mioceno temprano y se intensificó hacia el Mioceno tardío (Rabassa, 2008), lo que sugiere que esta área estuvo disponible para ser colonizada por un periodo más prolongado. Por lo tanto, resulta más parsimonioso suponer un error en las estimaciones del modelo que proponer hipótesis sobre complejizadas que se ajusten a los resultados de este trabajo a la vez que contradicen la evidencia existente.

Asimismo, es poco probable que el ancestro del clado interno se haya dispersado directamente desde ANC hacia JNF. Es posible que el modelo haya otorgado mayor probabilidad a ANC como área ancestral por la presencia recurrente de terminales con ese estado de área dentro del clado interno, especialmente porque las dos especies con divergencia más temprana (el grupo hamata) están restringidas a ANC. La incapacidad del modelo para identificar un área ancestral intermedia en este caso podría deberse a la falta de restricciones para limitar el cambio entre áreas disyuntas, como podría hacerse mediante una matriz de permeabilidad. Un enfoque que incorpore variables como la distancia geográfica o la presencia de barreras biogeográficas relevantes podría mejorar la precisión

de las estimaciones de áreas ancestrales, especialmente al limitar las transiciones entre áreas muy distantes (e.g. entre ANC y JNF) o limitar la frecuencia de esas transiciones durante ciertos periodos de tiempo. Esto potencialmente permitiría generar inferencias más ajustadas a la “verdadera” historia biogeográfica de *Uncinia* en futuros estudios

Finalmente, es importante señalar que la discusión presentada aquí es fundamentalmente conjetural. Los modelos utilizados han sido puestos a prueba con herramientas adecuadas para este propósito (i.e. valores de AIC y LnL), por lo que no se cuestiona si los modelos son capaces de ajustarse a los datos o no. El punto clave es que los modelos de inferencia estadística son inherentemente más simples que los modelos “reales” que operan en el mundo natural, y, por lo tanto, siempre estarán sujetos a cierto margen de error. Aunque los modelos DEC y derivados han sido la metodología estándar en la última década para contrastar hipótesis relacionadas con la evolución del rango geográfico de los linajes, también han sido objeto de críticas, incluso por sus mismos autores (Matzke, 2022). Es relevante reconocer que los resultados generados por estos modelos pueden estar sesgados debido a los defectos previamente mencionados, y su interpretación debe ser realizada de manera cuidadosa y bajo un razonamiento biológico.

CONCLUSIÓN

Este estudio representa la primera aproximación filogenética al estudio de la evolución de *Carex* sección *Uncinia* en un área insular. Los resultados obtenidos rechazan la hipótesis de trabajo propuesta e indican que la mayor parte de la diversidad de este grupo en Juan Fernández se originó a través de procesos de diversificación local. Más aún, la evolución insular de *Uncinia* habría trascendido los límites del archipiélago, con al menos dos eventos de colonización inversa hacia el continente y que habrían aportado significativamente a la diversidad de Sudamérica. Estos hallazgos aportan nuevas perspectivas sobre la biogeografía de la biota del archipiélago Juan Fernández y nueva evidencia en apoyo al paradigma reciente que sugiere que las islas oceánicas no actúan únicamente como sumideros de biodiversidad, sino también como fuentes que aportan una proporción importante de la diversidad continental. No obstante, algunas limitaciones reconocidas en este estudio podrían haber generado resultados incompletos. El sobremuestreo de especies norandinas y la colonización recurrente de *Uncinia* hacia estas áreas probablemente sesgaron las estimaciones de áreas ancestrales. De igual manera, la mayor proporción de muestreo de especies insulares en comparación con las especies de los Andes del sur pudo haber generado estimaciones de áreas que favorecieran a Juan Fernández para el clado B. Sin embargo, la topología obtenida en los análisis filogenéticos junto con las edades estimadas para los nodos apoya sin mayor ambigüedad las hipótesis biogeográficas sobre el origen y evolución insular aquí propuestas. A pesar de ello, los resultados no logran explicar con certeza la distribución desbalanceada de la sección *Uncinia* entre las islas del archipiélago. Estudios futuros deberán enfocarse en escalas evolutivas más finas para inferir de manera más adecuada estos procesos. En conjunto, la integración de análisis filogenéticos y biogeográficos en este trabajo ha permitido construir un escenario biogeográfico basado en múltiples líneas de evidencia para interpretar los eventos geográficos que pudieron haber influenciado la actual distribución de *Carex* sección *Uncinia* en Sudamérica continental e insular.

REFERENCIAS

- Akaike, H., 1973. Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle, in: Petrov, B.N., Csaki, F. (Eds.), International Symposium on Information Theory. pp. 267–281.
- Baker, H.G., 1967. Support for Baker’s Law-As a Rule. *Evolution* (N Y) 21, 853–856. <https://doi.org/10.2307/2406780>
- Baker, H.G., 1955. Self-Compatibility and Establishment After “Long-Distance” Dispersal. *Evolution* (N Y) 9, 347–349. <https://doi.org/10.2307/2405656>
- Bellemain, E., Ricklefs, R.E., 2008. Are islands the end of the colonization road? *Trends Ecol Evol* 23, 461–468. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.05.001>
- Benítez-Benítez, C., Otero, A., Ford, K.A., García-Moro, P., Donadío, S., Luceño, M., Martín-Bravo, S., Jiménez-Mejías, P., 2021. An Evolutionary Study of *Carex* Subg. *Psyllophorae* (Cyperaceae) Sheds Light on a Strikingly Disjunct Distribution in the Southern Hemisphere, With Emphasis on Its Patagonian Diversification. *Front Plant Sci* 12, 735302. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.735302>
- Blanco-Pastor, J.L., Vargas, P., Pfeil, B.E., 2012. Coalescent Simulations Reveal Hybridization and Incomplete Lineage Sorting in Mediterranean *Linaria*. *PLoS One* 7, e39089. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039089>
- Borregaard, M.K., Amorim, I.R., Borges, P.A. V, Cabral, J.S., Fernández-Palacios, J.M., Field, R., Heaney, L.R., Kreft, H., Matthews, T.J., Olesen, J.M., Price, J., Rigal, F., Steinbauer, M.J., Triantis, K.A., Valente, L., Weigelt, P., Whittaker, R.J., 2017. Oceanic island biogeography through the lens of the general dynamic model: assessment and prospect. *Biological Reviews* 92, 830–853. <https://doi.org/10.1111/brv.12256>
- Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., Maio, N. De, Matschiner, M., Mendes, F.K., Müller, N.F., Ogilvie, H.A., Plessis, L. du, Popinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Suchard, M.A., Wu, C.-H., Xie, D., Zhang, C., Stadler, T., Drummond, A.J., 2019. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Comput Biol* 15, e1006650. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>
- Carlquist, S., 1974. *Island Biology*. Columbia University Press, Columbia.
- Carlquist, S., 1966. The Biota of Long-Distance Dispersal. I. Principles of Dispersal and Evolution. *Q Rev Biol* 41, 247–270. <https://doi.org/10.1086/405054>

- Cerca, J., Cotoras, D.D., Bieker, V.C., De-Kayne, R., Vargas, P., Fernández-Mazuecos, M., López-Delgado, J., White, O., Stervander, M., Geneva, A.J., Andino, J.E.G., Meier, J.I., Rooble, L., Brée, B., Patiño, J., Guayasamin, J.M., Torres, M. de L., Valdebenito, H., Castañeda, M. del R., Chaves, J.A., Díaz, P.J., Valente, L., Knope, M.L., Price, J.P., Rieseberg, L.H., Baldwin, B.G., Emerson, B.C., Rivas-Torres, G., Gillespie, R., Martin, M.D., 2023. Evolutionary genomics of oceanic island radiations. *Trends Ecol Evol* 38, 631–642. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.02.003>
- Cotoras, D.D., Bi, K., Brewer, M.S., Lindberg, D.R., Prost, S., Gillespie, R.G., 2018. Co-occurrence of ecologically similar species of Hawaiian spiders reveals critical early phase of adaptive radiation. *BMC Evol Biol* 18, 100. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1209-y>
- Coyne, J.A., Orr, H.A., 2004. *Speciation*. Sinauer Associates.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R., Posada, D., 2012. JModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nat Methods*. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- 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>
- Emerson, B.C., 2002. Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Mol Ecol* 11, 951–966. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2002.01507.x>
- Emerson, B.C., Patiño, J., 2018. Anagenesis, Cladogenesis, and Speciation on Islands. *Trends Ecol Evol* 33, 488–491. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.04.006>
- Fernández-Mazuecos, M., Vargas, P., McCauley, R.A., Monjas, D., Otero, A., Chaves, J.A., Andino, J.E.G., Rivas-Torres, G., 2020. The Radiation of Darwin’s Giant Daisies in the Galápagos Islands. *Current Biology* 30, 4989-4998.e7. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.09.019>
- Fernández-Palacios, J.M., Carine, M.A., Caujapé-Castells, J., 2011. The importance of windows of opportunity for long-distance dispersal to or from oceanic islands: examples from the Macaronesian archipelagos, in: Caujapé-Castells, J., Feliner, G.N., Fernández-Palacios, J.M. (Eds.), *Proceedings of the Amurga International Conferences on Island Biodiversity*. Amurga, pp. 16–22.
- Funk, V.A., Wagner, W.L., 1995. Biogeographic patterns in the Hawaiian Islands, in: Wagner, W.L., Funk, V.A. (Eds.), *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot Spot Archipelago*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp. 379–419.
- García-Moro, P., Otero, A., Benítez-Benítez, C., Costa, L., Martín-Bravo, S., Naczi, R.F.C., Reznicek, A.A., Roalson, E.H., Starr, J.R., Jiménez-Mejías, P., 2022. Biogeography and systematics of *Carex* subgenus *Uncinia* (Cyperaceae): A unique radiation for the genus *Carex* in the Southern Hemisphere. *Taxon*. <https://doi.org/10.1002/tax.12678>

- García-Olivares, V., López, H., Patiño, J., Alvarez, N., Machado, A., Carracedo, J.C., Soler, V., Emerson, B.C., 2017. Evidence for mega-landslides as drivers of island colonization. *J Biogeogr* 44, 1053–1064. <https://doi.org/10.1111/jbi.12961>
- Gillespie, R.G., Baldwin, B.G., Waters, J.M., Fraser, C.I., Nikula, R., Roderick, G.K., 2012. Long-distance dispersal: a framework for hypothesis testing. *Trends Ecol Evol* 27, 47–56. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.009>
- Gregory-Wodzicki, K.M., 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *GSA Bulletin* 112, 1091–1105. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(2000\)112<1091:uhotca>2.0.co;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(2000)112<1091:uhotca>2.0.co;2)
- Guerreiro, C., Brignone, N.F., Clark, L.G., Vega, A.S., 2024. A trip of a bamboo lifetime: tracing the origin and evolution of *Chusquea* (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae) in Patagonia, southernmost South America. *Botanical Journal of the Linnean Society* boae048. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boae048>
- Guindon, S., Gascuel, O., 2003. A Simple, Fast, and Accurate Algorithm to Estimate Large Phylogenies by Maximum Likelihood. *Syst Biol* 52. <https://doi.org/10.1080/10635150390235520>
- Hahn, I., Römer, U., Schlatter, R.P., 2005. Distribution, habitat use, and abundance patterns of landbird communities on the Juan Fernández islands, Chile. *Ornitol Neotrop* 371–385.
- Hahn, I., Römer, U., Vergara, P., Walter, H., 2009. Biogeography, diversity, and conservation of the birds of the Juan Fernández islands, Chile. *Vertebr Zool* 59, 103–114.
- Heads, M., Saldivia, P., n.d. The challenging biogeography of the JuanFernandez Islands and Coast Range of central Chile explained by new models of East Pacific tectonics. <https://doi.org/10.1111/brv.13121>
- Heleno, R., Vargas, P., 2015. How do islands become green? *Global Ecology and Biogeography* 24, 518–526. <https://doi.org/10.1111/geb.12273>
- Hinojosa, L.F., Villagrán, C., 2005. Did South American Mixed Paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 217, 1–23. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.11.013>
- 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, 10334–10339. <https://doi.org/10.1073/pnas.0601928103>
- Igea, J., Bogarín, D., Papadopulos, A.S.T., Savolainen, V., 2015. A comparative analysis of island floras challenges taxonomy-based biogeographical models of speciation. *Evolution (N Y)* 69, 482–491. <https://doi.org/10.1111/evo.12587>

- Jiménez-Mejías, P., Hahn, M., Lueders, K., Starr, J.R., Brown, B.H., Chouinard, B.N., Chung, K.-S., Escudero, M., Ford, B.A., Ford, K.A., Gebauer, S., Gehrke, B., Hoffmann, M.H., Jin, X.-F., Jung, J., Kim, S., Luceño, M., Maguilla, E., Martín-Bravo, S., Míguez, M., Molina, A., Naczi, R.F.C., Pender, J.E., Reznicek, A.A., Villaverde, T., Waterway, M.J., Wilson, K.L., Yang, J.-C., Zhang, S., Hipp, A.L., Roalson, E.H., 2016. Megaphylogenetic Specimen-Level Approaches to the Carex (Cyperaceae) Phylogeny Using ITS, ETS, and matK Sequences: Implications for Classification The Global Carex Group. *Syst Bot* 41, 500–518. <https://doi.org/10.1600/036364416x692497>
- Jiménez-Mejías, P., Dorr, L.J., 2018. The Quinqu Sedges: Taxonomy of the Carex phleoides Group (Cyperaceae)1. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 103, 591–603. <https://doi.org/10.3417/2018125>
- Kiel, S., Jakubowicz, M., Altamirano, A., Belka, Z., Dopieralska, J., Urbina, M., Salas-Gismondi, R., 2023. The late Cenozoic evolution of the Humboldt Current System in coastal Peru: Insights from neodymium isotopes. *Gondwana Research* 116, 104–112. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2022.12.008>
- Lanfear, R., Ho, S.Y.W., Davies, T.J., Moles, A.T., Aarssen, L., Swenson, N.G., Warman, L., Zanne, A.E., Allen, A.P., 2013. Taller plants have lower rates of molecular evolution. *Nat Commun* 4, 1879. <https://doi.org/10.1038/ncomms2836>
- Lapedra, O., Sayol, F., Garcia-Porta, J., Sol, D., 2021. Niche shifts after island colonization spurred adaptive diversification and speciation in a cosmopolitan bird clade. *Proceedings of the Royal Society B* 288, 20211022. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1022>
- Lara, L.E., Reyes, J., Jicha, B.R., Díaz-Naveas, J., 2018. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ Geochronological Constraints on the Age Progression Along the Juan Fernández Ridge, SE Pacific. *Front Earth Sci (Lausanne)* 6, 194. <https://doi.org/10.3389/feart.2018.00194>
- Lewis, P.O., 2001. A Likelihood Approach to Estimating Phylogeny from Discrete Morphological Character Data. *Syst Biol* 50, 913–925. <https://doi.org/10.1080/106351501753462876>
- Losos, J.B., Ricklefs, R.E., 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457, 830–836. <https://doi.org/10.1038/nature07893>
- Luebert, F., Weigend, M., 2014. Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Front Ecol Evol* 2, 27. <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00027>
- McArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*, REV-Revised. ed. Princeton University Press.
- Malumián, N., Nández, C., 2011. The Late Cretaceous–Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: foraminifera, palaeoecology, and palaeogeography. *Biological*

- Journal of the Linnean Society 103, 269–288. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01649.x>
- Martcorena, C., Stuessy, T.F., Baeza, C.M., 1998. Catalogue of the vascular flora of the Robinson Crusoe or Juan Fernandez Islands, Chile. *Gayana (Concepc)* 55, 187–211.
- Martín-Bravo, S., Jiménez-Mejías, P., Villaverde, T., Escudero, M., Hahn, M., Spalink, D., Roalson, E.H., Hipp, A.L., Group, the G.C., Benítez-Benítez, C., Bruederle, L.P., Fitzek, E., Ford, B.A., Ford, K.A., Garner, M., Gebauer, S., Hoffmann, M.H., Jin, X., Larridon, I., Lévillé-Bourret, É., Lu, Y., Luceño, M., Maguilla, E., Márquez-Corro, J.I., Míguez, M., Naczi, R., Reznicek, A.A., Starr, J.R., 2019. A tale of worldwide success: Behind the scenes of *Carex* (Cyperaceae) biogeography and diversification. *J Syst Evol* 57, 695–718. <https://doi.org/10.1111/jse.12549>
- Martínez, S.R., Sánchez, G.N., Merino, Á.P., Talens, M.C., 2011. Biogeographic Map of South America. An initial advance. *International Journal of Geobotanical Research* 1, 21–40. <https://doi.org/10.5616/ijgr110002>
- Matzke, N., 2013. BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and Likelihood) Evolutionary Analysis in R Scripts.
- Matzke, N.J., 2014. Model Selection in Historical Biogeography Reveals that Founder-Event Speciation Is a Crucial Process in Island Clades. *Syst Biol* 63, 951–970. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056>
- Matzke, N.J., 2022. Statistical comparison of DEC and DEC+J is identical to comparison of two ClaSSE submodels, and is therefore valid. *J Biogeogr* 49, 1805–1824. <https://doi.org/10.1111/jbi.14346>
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., Schwartz, T., 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees, in: 2010 Gateway Computing Environments Workshop, GCE 2010. <https://doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>
- Morales-Alonso, A., Gebauer, S., Cano, A., Oleas, N., Pinto-Zárate, J., Martín-Bravo, S., Jiménez-Mejías, P., 2024a. Fieldwork, Herbarium Revisions, and DNA Barcodes: Basic Ingredients to Shed Light on the Dark Realms of Plant Biodiversity, an Example with Two Enigmatic Andean *Carex* (Cyperaceae) Species. *Syst Bot* 49, 209–226. <https://doi.org/10.1600/036364424X17110456120776>
- Morales-Alonso, A., Muñoz-Schüler, P., Pereira-Silva, L., Donadío, S., Martín-Bravo, S., Jiménez-Mejías, P., 2024b. A synopsis of *Carex* subgenus *Psyllophorae*, sect. *Junciformes* (Cyperaceae) in South America. *Botanical Journal of the Linnean Society* boae038. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boae038>
- Moreira-Munoz, A., 2011. Plant Geography of Chile. *Plant and Vegetation*. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-8748-5>

- Moreira-Muñoz, A., Scherson, R.A., Luebert, F., Román, M.J., Monge, M., Diazgranados, M., Silva, H., 2020. Biogeography, phylogenetic relationships and morphological analyses of the South American genus *Mutisia* L.f. (Asteraceae) shows early connections of two disjunct biodiversity hotspots. *Org Divers Evol* 20, 639–656. <https://doi.org/10.1007/s13127-020-00454-z>
- Moreno-Aguilar, M.F., Arnelas, I., Sánchez-Rodríguez, A., Viruel, J., Catalán, P., 2020. Museomics Unveil the Phylogeny and Biogeography of the Neglected Juan Fernandez Archipelago *Megalachne* and *Podophorus* Endemic Grasses and Their Connection With Relict Pampean-Ventanian Fescues. *Front Plant Sci* 11, 819. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00819>
- Morrone, J.J., Ebach, M.C., 2022. Toward a terrestrial biogeographical regionalisation of the world: historical notes, characterisation and area nomenclature. *Aust Syst Bot* 35, 89–126. <https://doi.org/10.1071/sb22002>
- Morrone, J.J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M., Mercado-Gómez, J.D., 2022. Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *An Acad Bras Cienc* 94, e20211167. <https://doi.org/10.1590/0001-376520220211167>
- Muñoz-Schüler, P., García-Moro, P., Márquez-Corro, J.I., Penneckamp, D., Sanz-Arnal, M., Martín-Bravo, S., Jiménez-Mejías, P., 2023. The genus *Carex* (Cyperaceae) in Chile: a general update of its knowledge, with an identification key. *Gayana Bot* 80, 103–132. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432023000200103>
- Muñoz-Schüler, P., Morales-Alonso, A., Márquez-Corro, J.I., Arroyo, M.T.K., Martín-Bravo, S., Jiménez-Mejías, P., 2024. *Carex reconcita* Muñoz-Schüler, Martín-Bravo & Jim.Mejías (*Carex* section *Junciformes* Kük., Cyperaceae), a new sedge species from the Andes of central Chile. *PhytoKeys* 243, 15–30.
- Nathan, R., 2006. Long-Distance Dispersal of Plants. *Science* (1979) 313, 786–788.
- Ortiz-Jaureguizar, E., Cladera, G.A., 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *J Arid Environ* 66, 498–532. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.01.007>
- Patiño, J., Carine, M., Fernández-Palacios, J.M., Otto, R., Schaefer, H., Vanderpoorten, A., 2014. The anagenetic world of spore-producing land plants. *New Phytologist* 201, 305–311. <https://doi.org/10.1111/nph.12480>
- Patiño, J., Whittaker, R.J., Borges, P.A. V, Fernández-Palacios, J.M., Ah-Peng, C., Araújo, M.B., Ávila, S.P., Cardoso, P., Cornuault, J., Boer, E.J., Nascimento, L., Gil, A., González-Castro, A., Gruner, D.S., Heleno, R., Hortal, J., Illera, J.C., Kaiser-Bunbury, C.N., Matthews, T.J., Papadopoulou, A., Pettorelli, N., Price, J.P., Santos, A.M.C., Steinbauer, M.J., Triantis, K.A., Valente, L., Vargas, P., Weigelt, P., Emerson, B.C., 2017. A roadmap for island biology: 50 fundamental questions after 50 years of The

- Theory of Island Biogeography. *J Biogeogr* 44, 963–983.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12986>
- Penneckamp, D., 2018. Flora Vasculare Silvestre del Archipiélago Juan Fernández, Primera Edición. ed. Planeta de Papel Ediciones, Valparaíso.
- Quiroga, M.P., Mathiasen, P., Iglesias, A., Mill, R.R., Premoli, A.C., 2016. Molecular and fossil evidence disentangle the biogeographical history of *Podocarpus*, a key genus in plant geography. *J Biogeogr* 43, 372–383. <https://doi.org/10.1111/jbi.12630>
- Rabassa, J., 2008. Late Cenozoic Glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego. *Developments in Quaternary Sciences* 11, 151–204. [https://doi.org/10.1016/s1571-0866\(07\)10008-7](https://doi.org/10.1016/s1571-0866(07)10008-7)
- 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, 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Ree, R.H., Sanmartín, I., 2018. Conceptual and statistical problems with the DEC+J model of founder-event speciation and its comparison with DEC via model selection. *J Biogeogr* 45, 741–749. <https://doi.org/10.1111/jbi.13173>
- Reznicek, A.A., 1990. Evolution in sedges (*Carex*, Cyperaceae). *Canadian Journal of Botany* 68, 1409–1432. <https://doi.org/10.1139/b90-180>
- Ridley, R., Jiménez-Mejías, P., 2022. Incipient insular differentiation of *Carex firmula* (Cyperaceae, former genus *Uncinia*) in the Juan Fernández archipelago (Chile). *Phytotaxa* 533, 267–286. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.533.5.3>
- Roalson, E.H., Jiménez-Mejías, P., Hipp, A.L., Benítez-Benítez, C., Bruederle, L.P., Chung, K., Escudero, M., Ford, B.A., Ford, K., Gebauer, S., Gehrke, B., Hahn, M., Hayat, M.Q., Hoffmann, M.H., Jin, X., Kim, S., Larridon, I., Lévillé-Bourret, É., Lu, Y., Luceño, M., Maguilla, E., Márquez-Corro, J.I., Martín-Bravo, S., Masaki, T., Míguez, M., Naczi, R.F.C., Reznicek, A.A., Spalink, D., Starr, J.R., Uzma, Villaverde, T., Waterway, M.J., Wilson, K.L., Zhang, S., 2021. A framework infrageneric classification of *Carex* (Cyperaceae) and its organizing principles. *J Syst Evol* 59, 726–762. <https://doi.org/10.1111/jse.12722>
- Roebler, L., Benthem, K.J. van, Weigelt, P., Kreft, H., Knope, M.L., Mandel, J.R., Vargas, P., Etienne, R.S., Valente, L., 2024. Island biogeography of the megadiverse plant family Asteraceae. *Nat Commun* 15, 7276. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-51556-7>
- Rundell, R.J., Price, T.D., 2009. Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trends Ecol Evol* 24, 394–399. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.007>

- Salariato, D.L., Zuloaga, F.O., 2017. Climatic niche evolution in the Andean genus *Menonvillea* (Cremolobae: Brassicaceae). *Org Divers Evol* 17, 11–28. <https://doi.org/10.1007/s13127-016-0291-5>
- Schluter, D., Conte, G.L., 2009. Genetics and ecological speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 9955–9962. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901264106>
- Simpson, B.B., Arroyo, M.T.K., Sipe, S., Moraes, M.D. de, McDill, J., 2009. Phylogeny and evolution of *Perezia* (Asteraceae: Mutisieae: Nassauviinae). *J Syst Evol* 47, 431–443. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00039.x>
- Stamatakis, A., 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Starr, J.R., Harris, S.A., Simpson, D.A., 2003. Potential of the 5' and 3' Ends of the Intergenic Spacer (IGS) of rDNA in the Cyperaceae: New Sequences for Lower-Level Phylogenies in Sedges with an Example from *Uncinia* Pers. *Int J Plant Sci* 164, 213–227. <https://doi.org/10.1086/346168>
- Starr, J.R., Naczi, R.F.C., Chouinard, B.N., 2009. Plant DNA barcodes and species resolution in sedges (*Carex*, Cyperaceae). *Mol Ecol Resour* 9, 151–163. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02640.x>
- Steinbauer, M.J., Irl, S.D.H., Beierkuhnlein, C., 2013. Elevation-driven ecological isolation promotes diversification on Mediterranean islands. *Acta Oecologica* 47, 52–56. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.11.004>
- Strelin, M.M., Arroyo, J.I., Fliesswasser, S., Ackermann, M., 2017. Diversification of *Caiophora* (Loasaceae subfam. Loasoideae) during the uplift of the Central Andes. *Org Divers Evol* 17, 29–41. <https://doi.org/10.1007/s13127-016-0312-4>
- Stuessy, T.F., 2020. The importance of historical ecology for interpreting evolutionary processes in plants of oceanic islands. *J Syst Evol* 58, 751–766. <https://doi.org/10.1111/jse.12673>
- Stuessy, T.F., Crawford, D.J., Marticorena, C., Rodríguez, R., 1998. Island biogeography of angiosperms of the Juan Fernandez archipelago, in: Ono, M., Stuessy, T.F. (Eds.), *Evolution and Speciation of Island Plants*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 121–138. [https://doi.org/DOI: 10.1017/CBO9780511721823.008](https://doi.org/DOI:10.1017/CBO9780511721823.008)
- Stuessy, T.F., Jakubowsky, G., Gómez, R.S., Pfosser, M., Schlüter, P.M., Fer, T., Sun, B., Kato, H., 2006. Anagenetic evolution in island plants. *J Biogeogr* 33, 1259–1265. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01504.x>
- Stuessy, T.F., Takayama, K., López-Sepúlveda, P., Crawford, D.J., 2014. Interpretation of patterns of genetic variation in endemic plant species of oceanic islands. *Bot J Linn Soc* 174, 276–288. <https://doi.org/10.1111/boj.12088>

- Stuessy, T.F., Crawford, D.J., López-Sepúlveda, P., Baeza, C.M., Ruiz, E.A., 2017. *Plants of Oceanic Islands: Evolution, Biogeography, and Conservation of the Flora of the Juan Fernández (Robinson Crusoe) Archipelago*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/DOI: 10.1017/9781316841358>
- Stuessy, T.F., Crawford, D.J., Greimler, J., López-Sepúlveda, P., Ruiz, E.A., Baeza, C.M., Takayama, K., 2022. Metamorphosis of flora and vegetation during ontogeny of the Juan Fernández (Robinson Crusoe) Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 199, 609–645. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab090>
- Takayama, K., López-Sepúlveda, P., Greimler, J., Crawford, D.J., Peñailillo, P., Baeza, M., Ruiz, E., Kohl, G., Tremetsberger, K., Gatica, A., Letelier, L., Novoa, P., Novak, J., Stuessy, T.F., 2015. Genetic consequences of cladogenetic vs. anagenetic speciation in endemic plants of oceanic islands. *AoB Plants* 7, plv102. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv102>
- Tribble, C.M., Alzate-Guarín, F., Gándara, E., Vartoumian, A., Burleigh, J.G., Zenil-Ferguson, R., Specht, C.D., Rothfels, C.J., 2023. The rapid radiation of *Bomarea* (Alstroemeriaceae: Liliales), driven by the rise of the Andes. *Evolution (N Y)* 78, 221–236. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpaa184>
- Urtubey, E., Stuessy, T.F., Tremetsberger, K., Morrone, J.J., 2010. The South American Biogeographic Transition Zone: An analysis from Asteraceae. *Taxon* 59, 505–509. <https://doi.org/10.1002/tax.592015>
- Valdebenito, H.A., Stuessy, T.F., Crawford, D.J., 1990. A new biogeographic connection between islands in the Atlantic and Pacific Oceans. *Nature* 347, 549–550. <https://doi.org/10.1038/347549a0>
- Valente, L.M., Etienne, R.S., Phillimore, A.B., 2014. The effects of island ontogeny on species diversity and phylogeny. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20133227. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3227>
- Vargas, P., Heleno, R., Traveset, A., Nogales, M., 2012. Colonization of the Galápagos Islands by plants with no specific syndromes for long-distance dispersal: a new perspective. *Ecography* 35, 33–43. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06980.x>
- Wheeler, G.A., 2005. A new species of *Uncinia* (Cyperaceae) from the New World and the first report of *U. chilensis* from Argentina. *Darwiniana, Nueva serie* 43, 268–276.
- Wheeler, G.A., 2007. *Carex* and *Uncinia* (Cyperaceae, Cariceae) from the Juan Fernandez archipelago, Chile. *Darwiniana* 45, 120–142.
- Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M., 2007. *Island Biogeography: Ecology, evolution and conservation*, Second edition. ed. Oxford University Press, New York.

- Whittaker, R.J., Triantis, K.A., Ladle, R.J., 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *J Biogeogr* 35, 977–994. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01892.x>
- Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M., Matthews, T.J., Borregaard, M.K., Triantis, K.A., 2017. Island biogeography: Taking the long view of nature’s laboratories. *Science* (1979) 357. <https://doi.org/10.1126/science.aam8326>
- Yrigoyen, M.R., 1979. Cordillera principal, in: *Actas Del II Simposio de Geología Regional Argentina*. Córdoba, pp. 651–694.

ANEXOS

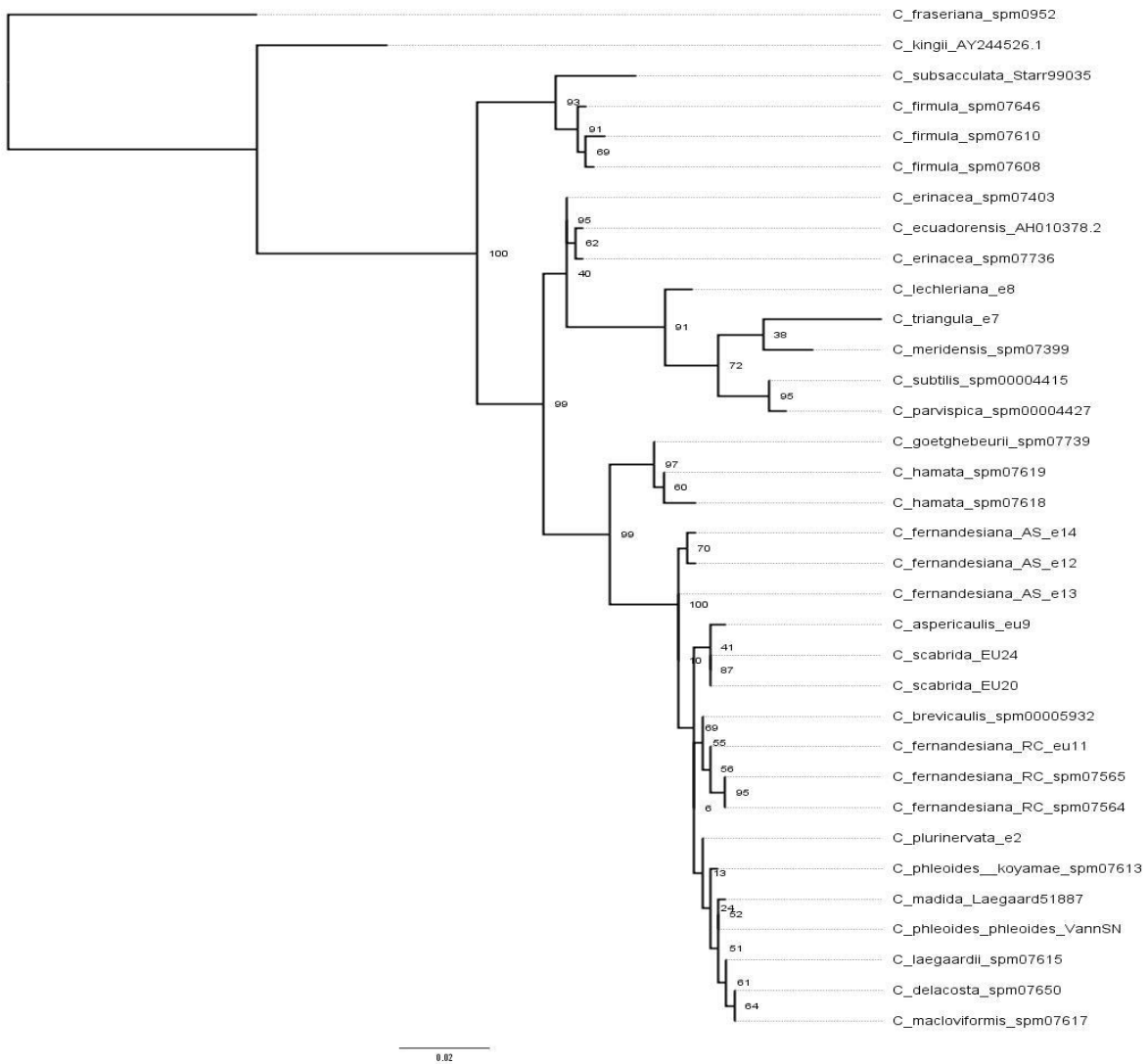
ANEXO I. Material utilizado en este estudio. La columna de país botánico utiliza la nomenclatura de acuerdo con el nivel 3 de Brummitt (2001). *Secuencias utilizadas en la matriz final del análisis filogenético de IB de la Figura 3.

Herbario	Nº de herbario	Nombre del taxón	País botánico	Región	Localidad	Altitud	Fecha	Colector	Nº colector	Código sec.	Fuente
----------	----------------	------------------	---------------	--------	-----------	---------	-------	----------	-------------	-------------	--------

CONC	112080	<i>Carex aspericaulis</i>	JFE	AS	Quebrada Chorro Doña María	900	1986	Valdebenito	9610	e5	Este estudio
OS	179677	<i>Carex aspericaulis</i>	JFE	AS	Quebrada Varadero	1000	1986	Stuessy & Sepulveda	9557	e11*	Este estudio
E	348919	<i>Carex brevicaulis</i>	TDC	-	St. Helena and Dependencias	-	-	Gremmen	T07 0495	spr05931*	García-Moro et al. (2022)
CONC	52250	<i>Carex delacosta</i>	CLS	MAG	Puerto Toro	0	1977	TBPA	1806	eu1	Este estudio
CONC	54482	<i>Carex delacosta</i>	CLC	NUB	Los Lleques	800	1979	Rodríguez	1264	e1	Este estudio
CONC	106874	<i>Carex delacosta</i>	CLS	LRI	MN Alerce Costero	940	1988	Gardner & Knees	4076	e3	Este estudio
CONC	109675	<i>Carex delacosta</i>	CLS	LRI	La Unión: la Guallería	900	1947	B. Sparre	3678	eu6	Este estudio
CONC	179312	<i>Carex delacosta</i>	CLS	LLA	Hornopirén: San Ignacio de Huinay	30	2013	Fernandez Alonso et al	30793	eu18	Este estudio
CONC	192345	<i>Carex delacosta</i>	CLS	LRI	Las Cruces: Raulintal	660	2020	Penneckamp	268	-	Este estudio
CONC	sn	<i>Carex delacosta</i>	CLC	ARA	Nahuelbuta	1263	2023	Martín-Bravo et al.	29SMB23bis	e9	Este estudio
-	-	<i>Carex delacosta</i>	CLS	-	-	-	-	-	-	spr07565	García-Moro et al. (2022)
A	sn	<i>Carex delacosta</i>	CLS	MAG	Seno Otway	-	-	Pisano & Cardenas	4914	spr07650*	García-Moro et al. (2022)
FHO	sn	<i>Carex ecuadorensis</i>	ECU	Cotacachi	Nevado Cotacachi	-	¿2002?	Starr & Amigo	99020	AH010378_2*	Starr et al. (2008)
CONC	sn	<i>Carex erinacea</i>	CLC	ARA	Nahuelbuta	1113	2023	Martín-Bravo et al.	51SMB23	e15	Este estudio
E	-	<i>Carex erinacea</i>	CLC	LRI	¿RN Valdivia?	-	-	-	-	spr07403*	García-Moro et al. (2022)
K	-	<i>Carex erinacea</i>	CLC	BIO	Contulmo	-	-	-	-	spr07736*	García-Moro et al. (2022)
CONC	52655	<i>Carex fernandesiana</i>	JFE	RC	Quebrada piedra agujereada	400	1980	Ugarte & Parra	9163	eu2	Este estudio
CONC	135650	<i>Carex fernandesiana</i>	JFE	RC	Segunda Quebrada Corr de Molina	620	1996	Stuessy et al	15177	e6	Este estudio
CONC	136979	<i>Carex fernandesiana</i>	JFE	RC	Valle Villagra	230	1997	Stuessy et al	15386	eu11*	Este estudio
CONC	-	<i>Carex fernandesiana</i>	JFE	RC	Cerro Agudo	-	-	Stuessy & M. García	11670	spr07565*	García-Moro et al. (2022)
CONC	-	<i>Carex fernandesiana</i>	JFE	RC	-	-	-	Stuessy & Crawford	15212	spr07564*	García-Moro et al. (2022)
CONC	111746	<i>Carex fernandesiana</i>	JFE	AS	Quebrada Vacas	60	1986	Ruiz & Lammers	8033	e14*	Este estudio
CONC	112234	<i>Carex fernandesiana</i>	JFE	AS	Quebrada Sanchez	500	1986	Gaete & Sepúlveda	8433	e13*	Este estudio
OS	179401	<i>Carex fernandesiana</i>	JFE	AS	Quebrada el Tongo	300	1986	Landeró & Gaete	8486	e12*	Este estudio
NY	-	<i>Carex firmula</i>	CLS	MAG	Cabo de Hornos	-	-	W.R.Buck	57466	spr07609	García-Moro et al. (2022)
A	-	<i>Carex firmula</i>	CLS	AIS	Seno Otway	-	-	E. Pisano	3392	spr07646*	García-Moro et al. (2022)
NY	-	<i>Carex firmula</i>	ECU	Napo	-	-	-	B. Lojnat & U.Molau	12947	spr07610*	García-Moro et al. (2022)
NY	-	<i>Carex firmula</i>	CLS	MAG	PN Alberto de Agostini	-	-	M. Bonifacio	4228	spr07608*	García-Moro et al. (2022)
DOV	21808	<i>Carex fraseriana</i>	MRY	Maryland	Garret Co.	-	-	Longbottom et al.	-	spr0952**	García-Moro et al. (2022)
NY	-	<i>Carex goetghebeurii</i>	ECU	Zamora-Chinchi	-	-	-	G. Wheeler & Goetghebeur	18526	spr07611	García-Moro et al. (2022)
K	-	<i>Carex goetghebeurii</i>	ECU	Zamora-Chinchi	Quebrada Navidad	-	-	S.Laegaard	35863	spr07739*	García-Moro et al. (2022)
NY	-	<i>Carex hamata</i>	ECU	Napo	-	-	-	A.M.Cleef	4829	spr07619*	García-Moro et al. (2022)
NY	-	<i>Carex hamata</i>	CLM	Cundimarca	-	-	-	J.Luteyn & M.Gavilanes	14378	spr07618*	García-Moro et al. (2022)
-	-	<i>Carex kingii</i>	CLS	MAG	Isla Hoste	-	-	E. Pisano	5330	spr05221*	García-Moro et al. (2022)
NY	-	<i>Carex laegaardii</i>	ECU	Napo	Langnanti	-	-	G. Wheeler & Goetghebeur	38475	spr07615*	García-Moro et al. (2022)
CONC	178381	<i>Carex lechleriana</i>	CLS	AIS	Villa O'higgins: río Mosco	700	2003	N. García	29	e8*	Este estudio
CONC	111894	<i>Carex macloviformis</i>	JFE	AS	Alto Cordón Inocentes	1250	1986	Stuessy & Sepulveda	9546	e4	Este estudio
NY	-	<i>Carex macloviformis</i>	JFE	AS	-	-	-	C. Skottsberg	20115	spr07617*	García-Moro et al. (2022)
-	-	<i>Carex madida</i>	ECU	-	-	-	-	S.Laegaard	51887	spr05095*	García-Moro et al. (2022)
CONC	174387	<i>Carex meridensis</i>	CLS	MAG	Puerto Natales: Bahía Elizabeth	158	2009	Aravena et al.	56	eu16	Este estudio

MSB	-	<i>Carex meridensis</i>	BOL	La Paz	Sub. Yungas	-	-	G. Beck & B. Ruthsatz	21803	spm07399*	García-Moro et al. (2022)
CONC	165183	<i>Carex multifaria</i>	CLC	NUB	Quillón: cerro Cayumanqui	300	2003	Rodríguez & Parra	3917	eu14	Este estudio
CONC	187099	<i>Carex multifaria</i>	CLS	LRI	Los Lagos: Río San Pedro	105	2014	Medina & Gamboa	PMFG0315	eu21	Este estudio
CHR	607514	<i>Carex parvispica</i>	NZS	-	-	-	-	-	-	spm04427*	
NY	-	<i>Carex phleoides koyamae</i>	ECU	Pichincha	Antisana	-	-	S.Laegaard	2112	spm07613	García-Moro et al. (2022)
UPOS	-	<i>Carex phleoides phleoides</i>	AGW	TUC	PN Campo de los Alisos	-	-	G. Rodríguez-Palacios & P. Jiménez-Mejías	1GERP15	spm07312*	García-Moro et al. (2022)
UPOS	-	<i>Carex phleoides phleoides</i>	AGW	TUC	PN Campo de los Alisos	-	-	G. Rodríguez-Palacios & P. Jiménez-Mejías	3GERP15	spm07314	García-Moro et al. (2022)
CONC	73918	<i>Carex plurinervata</i>	JFE	AS	Quebrada de las Casas	180	1984	Pacheco & Ruiz	6391	e2*	Este estudio
CONC	180607	<i>Carex quinquin</i>	CLC	LBO	Tanumé	51	2005	García et al	2153	eu19	Este estudio
CONC	192344	<i>Carex quinquin</i>	CLS	LRI	Panguipulli: Nitanhue	275	2019	Penneckamp	164	eu22	Este estudio
CONC	sn	<i>Carex quinquin</i>	CLN	COQ	Fray Jorge	510	2023	Muñoz-Schüler et al.	192	e16	Este estudio
CONC	169424	<i>Carex salticola</i>	CLC	ARA	Nahuelbuta	998	2009	A. Kool	1081	eu15	Este estudio
CONC	184053	<i>Carex scabrída</i>	CLS	LRI	Huilo Huilo	515	2013	Teillier et al.	7509	eu20*	Este estudio
CONC	192356	<i>Carex scabrída</i>	CLC	ARA	Villarrica	670	2019	Penneckamp	152	eu24*	Este estudio
CONC	sn	<i>Carex scabrída</i>	CLS	LLA	PN Alerce Andino	415	2023	García-Moro et al.	25pgm23	e10	Este estudio
-	-	<i>Carex subsacculata</i>	ECU	Pichincha	-	-	-	Starr	99035	spm05108*	García-Moro et al. (2022)
CHR	479158	<i>Carex subtilis</i>	NZS	-	-	-	-	-	-	spm04415*	García-Moro et al. (2022)
CONC	139491	<i>Carex triangula</i>	CLS	MAG	Valle del río Cuchara	-	1994	E. Pisano et al.	7590	e7*	Este estudio
A	-	<i>Carex triangula</i>	CLS	MAG	Cabo de Hornos	-	-	E. Pisano	5381	spm07645	García-Moro et al. (2022)

ANEXO II. Árbol de máxima verosimilitud. Se indican los valores Bootstrap sobre cada nodo.



ANEXO III. Análisis de reconstrucción de áreas ancestrales en DEC+j a partir de la codificación de siete áreas.

