



**Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Doctorado en Sistemática y Biodiversidad**

**ADAPTACIÓN EXTREMA: EVOLUCIÓN DEL NICHOS
HIDROLÓGICO Y COLONIZACIÓN DE HÁBITATS
HIPERÁRIDOS EN EL DESIERTO DE ATACAMA POR
ERIOSYCE (CACTACEAE)**

**Tesis para optar al grado de
Doctor en Sistemática y Biodiversidad**

**Por: Sandy Toledo González
Profesor Guía: Pablo C. Guerrero**

**Concepción, Chile
2026**

***A mami, por su amor y apoyo incondicional y
porque siempre estuvo orgullosa de todos nosotros.***

Un abrazo al cielo.

***“Nothing in Biology makes sense except in the light of
evolution”***

Theodosius Dobzhansky

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los proyectos FONDECYT (1211441, 1251142), ANID/PIA BASAL (FB210006), ANID-Millennium Science Initiative Program ICN2021_002 y XPP Extinction Prevention Program, así como a la Beca de Doctorado Nacional 21210300.

Agradezco a mi tutor Pablo Guerrero por haberme aceptado como parte de BiomasLab aun sin conocerme, por todo su apoyo brindado y por las enseñanzas durante los años del Doctorado.

Agradezco a José Angel (mi hermanazo) por acompañarme en este viaje tan largo, todo lo aprendido de él, su paciencia ya que sin él el tiempo para llegar hasta acá hubiese sido mucho más largo.

Agradezco a Heidy María Villalobos Barrantes por su paciencia desde que me incorporé al laboratorio, su ayuda con los análisis filogenéticos y todo lo aprendido de ella.

Agradezco a la comisión evaluadora de mi tesis por el tiempo dedicado, especialmente a la profesora Ángela Sierra por sus revisiones, sus consejos y el diseño inicial del muestreo.

Agradezco al profesor Francisco Squeo por recibirme en su laboratorio de la Universidad de La Serena para realizar los análisis de extracción de agua.

Agradezco a todos los compañeros de BiomasLab por la ayuda en las colectas de terreno. Especialmente a Marcelo Rosas por las colectas de las fuentes de agua, Angélica Villalobos, Sebastián Cordero, Francisca Gálvez, María Paz Melo, Aron Cádiz y Beatriz Meriño.

Agradezco a la Corporación Nacional Forestal (CONAF) por permitirnos trabajar en sus áreas protegidas bajo el permiso 2/2021. Así como a Lukas Vega, guardaparques del Parque Nacional Cerro Moreno, en Antofagasta.

Agradezco a mi familia, por su apoyo incondicional todo el tiempo.

ÍNDICE

LISTA DE TABLAS	7
LISTA DE FIGURAS	8
RESUMEN	11
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES GENERALES	13
1.1 Introducción	13
1.2 Hipótesis	19
1.3 Predicciones.....	19
1.4 Objetivo general	19
1.5 Objetivos específicos	19
1.6 Referencias	20
CAPÍTULO II: PATRONES GEOGRÁFICOS DE NICHOS ISOTÓPICOS IMPULSADOS POR LA NIEBLA Y ADAPTACIONES DE LAS RAÍCES EN <i>ERIOSYCE</i> A LO LARGO DE GRADIENTES ÁRIDOS A HIPERÁRIDO DE CHILE	27
2.1 Introducción	27
2.2 Materiales y Métodos	31
2.2.1 Área de estudio y muestreo de plantas y fuentes de agua	31
2.2.2 Rasgos morfológicos de raíces	39
2.2.3 Variables geográficas y climáticas	39
2.2.4 Análisis de isótopos estables	40
2.3 Resultados	42
2.3.1 Caracterización del nicho isotópico y del exceso de deuterio	42
2.3.2 Caracterización de la amplitud del nicho isotópico	46
2.3.3 Contribución relativa de las fuentes de agua a las raíces de las plantas	46
2.3.4 Factores geográficos y climáticos	52
2.4 Discusión.....	55
2.5 Referencias	58
CAPÍTULO III: COLONIZACIÓN DEL DESIERTO HIPERÁRIDO Y PAPEL DE LA DINÁMICA EVOLUTIVA DEL NICHOS HIDROLÓGICO EN LAS TASAS DE DIVERSIFICACIÓN DE <i>ERIOSYCE</i>.....	69
3.1 Introducción	69
3.2 Materiales y Métodos	74
3.2.1 Muestreo de especies y extracción de DNA	74
3.2.2 Reconstrucción filogenética y estimación de tiempos de divergencia	75
3.2.3 Estimación del área ancestral	76
3.2.4 Estimación del número y tipo de los eventos biogeográficos	78

3.2.5	Dinámica evolutiva del nicho hidrológico en las tasas de diversificación de <i>Eriosyce</i>	78
3.2.5.1	Caracterización isotópica, morfológica y ambiental del nicho hidrológico	78
3.2.5.2	Heterogeneidad evolutiva del nicho hidrológico en <i>Eriosyce</i>	80
3.2.5.3	Modo y tempo de la evolución del nicho hidrológico en <i>Eriosyce</i>	80
3.3	Resultados	82
3.3.1	Reconstrucción filogenética y calibración temporal	82
3.3.2	Colonización de zonas áridas e hiperáridas	86
3.3.3	Mapeo estocástico biogeográfico	90
3.3.4	Dinámica evolutiva del nicho hidrológico y su asociación con tasas de diversificación en <i>Eriosyce</i>	93
3.3.4.1	Heterogeneidad evolutiva del nicho hidrológico en <i>Eriosyce</i>	93
3.3.4.2	Modo y tempo de la evolución del nicho hidrológico en <i>Eriosyce</i>	96
3.3.4.3	Relación entre las tasas de diversificación neta y el nicho hidrológico en <i>Eriosyce</i>	104
3.4	Discusión.....	105
3.4.1	Origen y colonización del Desierto de Atacama por <i>Eriosyce</i>	105
3.4.2	Patrones de diversificación en <i>Eriosyce</i>	108
3.4.3	Evolución del nicho hidrológico y su relación con la diversificación	108
3.5	Referencias.....	110
CAPÍTULO IV: DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES		117
4.1	Referencias.....	119

LISTA DE TABLAS

Tabla 2.1. Valores medios isotópicos de las poblaciones de *Eriosyce* (n = 92), amplitud del nicho según el Área Total (TA), el Área de la Elipse Estándar (SEA), el Área de la Elipse Estándar corregida (SEAc) y el tipo de raíz (fibrosa, pivotante y tuberosa).

Tabla 2.2. Resultados de los modelos bayesianos de mezcla de isótopos estables que muestran la contribución estimada de distintas fuentes de agua (niebla, precipitación y nieve) al agua de las raíces de poblaciones de *Eriosyce* (n = 92), agrupadas según la distancia a la costa y el tipo de raíz.

Tabla 2.3. Efectos de variables geográficas y biológicas sobre los valores de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^2\text{H}$ y el exceso de deuterio (D-excess) de las poblaciones de *Eriosyce* (n = 92) del norte de Chile, determinados mediante un modelo de Mínimos Cuadrados Generalizados Filogenéticos (PGLS). Las probabilidades de las variables con efectos significativos se indican en negrita.

Tabla 3.1. Resumen de los marcadores incluidos en la matriz concatenada utilizada para la reconstrucción filogenética, indicando longitud total alineada, número de caracteres variables en el grupo interno y en la matriz completa, caracteres parsimoniosamente informativos y porcentaje de cobertura para el grupo interno y externo.

Tabla 3.2. Edades de la corona e intervalos de densidad posterior máxima (HPD) del 95 % de los clados de *Eriosyce* y la tribu Notocactaeae según el árbol filogenético calibrado en el tiempo obtenido mediante inferencia bayesiana en BEAST.

Tabla 3.3. Reconstrucción de áreas ancestrales para *Eriosyce*. Columnas de izquierda a derecha: modelo evaluado, logaritmo del valor de verosimilitud (LnL), número de parámetros incluidos en el modelo, dispersión, extinción, evento de dispersión fundadora o por salto, Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y AICc ponderado. El modelo BAYAREALIKE+J fue el mejor respaldado para nuestro conjunto de datos sobre áreas ancestrales.

Tabla 3.4. Resumen de los recuentos del mapeo estocástico biogeográfico (BSM) n = 50 para *Eriosyce* usando el modelo BAYAREALIKE+J. Se presentan los números medios de los distintos tipos de eventos estimados, junto con sus desviaciones estándar, las sumas de los eventos y el porcentaje respecto del total de eventos.

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1. Distribución de las poblaciones de *Eriosyce* (n = 92) en Chile y Argentina y de las fuentes de agua muestreadas (A). Hábitat de *E. recondita* en el oasis de niebla de Morro Moreno con alta densidad de niebla (B). Raíz fibrosa de *E. litoralis* (C), raíz pivotante de *E. paucicostata* subsp. *echinus* (D), y raíz tuberosa de *E. krausii* (E).

Figura 2.2. Valores isotópicos medios ($\delta^{18}\text{O}$ vs. $\delta^2\text{H}$) del agua de raíces de poblaciones de *Eriosyce* (n = 92). El gradiente de color indica la distancia de cada población con respecto a la costa. Los símbolos representan el tipo de raíz (fibroso, pivotante o tuberoso) y los símbolos negros corresponden a las fuentes de agua consideradas (niebla, lluvia y nieve). La línea discontinua roja indica la Línea de Agua de Niebla (FWL), la línea verde de trazos y puntos corresponde a la Línea Meteorológica Local (LMWL, obtenida a partir de lluvia y nieve), y la línea continua azul representa la Línea Meteorológica Global (GMWL). Todas las líneas fueron ajustadas según la composición isotópica de las fuentes de agua.

Figura 2.3. Resultados del ANOVA para el exceso de deuterio (D-excess), $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$ según el tipo de raíz (A, B y C respectivamente) y la distancia desde la costa (D, E y F respectivamente) en individuos de *Eriosyce* (n = 468). Se observaron diferencias significativas en las medias, tal como lo indican los análisis post-hoc de Tukey ($p < 0,05$).

Figura 2.4. Resultados de los modelos bayesianos de mezcla de isótopos estables que muestran la contribución estimada de diferentes fuentes de agua: niebla, precipitación y nieve al agua de las raíces de las poblaciones de *Eriosyce* (n = 92) agrupadas por distancia de la costa y tipos de raíces: fibrosas (A), pivotantes (B) y tuberosas (C).

Figura 2.5. Efectos de las variables Longitud (A), Latitud (B), Altitud (C), Distancia a la costa (D), Temperatura media anual (E), Precipitación anual (F), Índice de aridez medio anual (G), Índice de posición topográfico mínimo (H), medio (I) y máximo (J), Ancho (K) y Largo de la raíz (L) sobre el exceso de deuterio (D-excess) de las especies de *Eriosyce*, determinados mediante un análisis de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS).

Figura 3.1. Delimitación de las áreas utilizadas para la reconstrucción biogeográfica de *Eriosyce*. (A) Desierto de Sechura, (B) Desierto de Atacama costero (planicies litorales, cordillera de la Costa y valles intermedios), (C) Desierto de Atacama andino (cordones transversales y Cordillera de los Andes), (D) Chile mediterráneo costero (planicies litorales y cordillera de la Costa), (E) Chile mediterráneo andino (cordones transversales y cordillera de los Andes), (F) Andes argentinos. Las áreas fueron definidas según Guerrero et al. (2013) y ajustadas según criterios latitudinales, altitudinales y fisiográficos, en concordancia con regionalizaciones biogeográficas que reconocen unidades con

historia evolutiva, endemismo y condiciones ambientales diferenciadas (Morrone, 2014; Escalante et al., 2025; Lizardo & Ruggiero, 2026).

Figura 3.2. Filogenia calibrada en el tiempo de *Eriosyce* obtenida a partir del análisis bayesiano de la matriz concatenada de cinco marcadores. Los valores indicados sobre los nodos corresponden a las edades estimadas de divergencia (en millones de años), mientras que la escala de color de las ramas representa las probabilidades posteriores de los nodos. La barra de escala inferior indica el tiempo antes del presente.

Figura 3.3. Reconstrucción biogeográfica de las áreas ancestrales del género *Eriosyce* obtenidas mediante el modelo BAYAREALIKE+J (AICc = 302,2, AICc_wt = 0,58). Los gráficos circulares en los nodos representan las probabilidades marginales de rangos ancestrales más probables, y los colores corresponden a las áreas geográficas indicadas en la leyenda.

Figura 3.4. Eventos de dispersión biogeográficos inferidos a partir del mapeo estocástico (BSM) para *Eriosyce*. Los círculos representan las áreas geográficas (Desierto de Sechura (A), Desierto de Atacama costero (B), Desierto de Atacama andino (C), Chile mediterráneo costero (D), Chile mediterráneo andino (E), Andes argentinos (F)). Las flechas indican la dirección de las transiciones entre áreas; los valores numéricos sobre las aristas corresponden al número medio esperado de eventos y el grosor/intensidad de las aristas es proporcional a su magnitud. (A) Eventos fundador (J), que representan colonizaciones asociadas a cladogénesis con establecimiento en un área distinta a la del ancestro. (B) Dispersión anagenética (expansiones de rango; d), que representa ganancias de rango a lo largo de ramas.

Figura 3.5. Estructura de covariación de las variables del nicho hidrológico y cambios de régimen evolutivo en *Eriosyce*. (A) Matriz de correlación de Pearson donde las filas y columnas fueron ordenadas mediante agrupamiento jerárquico, en bloques de covariación entre variables climáticas altamente correlacionadas, así como asociaciones entre rasgos isotópicos y funcionales. (B) Filogenia de *Eriosyce* con ramas coloreadas según los regímenes evolutivos inferidos mediante bifrost para el nicho hidrológico integrado. Se destacan los nodos 77 y 87, correspondientes a los principales cambios de régimen detectados bajo el modelo multivariado, los cuales delimitan tres regímenes hidrológicos diferenciados a lo largo de la filogenia.

Figura 3.6. Dinámica evolutiva del exceso de deuterio (D-excess) en *Eriosyce*. A la izquierda, reconstrucción filogenética de estados ancestrales del D-excess mediante mapeo continuo. A la derecha, filogenia coloreada según tasas evolutivas estimadas con BAMM y la dinámica temporal de las tasas, evidenciando un patrón relativamente estable sin cambios abruptos en el tiempo evolutivo.

Figura 3.7. Dinámica evolutiva del largo de la raíz en *Eriosyce*. A la izquierda, reconstrucción filogenética de estados ancestrales del largo de la raíz mediante mapeo continuo. A la derecha, filogenia coloreada según tasas evolutivas estimadas con BAMM y dinámica temporal de las tasas, evidenciando un incremento progresivo en el *tempo* evolutivo hacia los linajes derivados.

Figura 3.8. Dinámica evolutiva de la precipitación del trimestre más seco (bio17) en *Eriosyce*. A la izquierda, reconstrucción filogenética de estados ancestrales de bio17 mediante mapeo continuo. A la derecha, filogenia coloreada según tasas evolutivas estimadas con BAMM y dinámica temporal de las tasas, evidenciando un patrón relativamente homogéneo, sin cambios discretos marcados en el *tempo* evolutivo.

Figura 3.9. Diversificación neta de *Eriosyce* estimada mediante BAMM. Árbol filogenético coloreado según las tasas netas de diversificación por especies (A), evolución temporal de la tasa netas de diversificación (B).

Figura 3.10. Relación entre la diversificación neta por especie ($\lambda-\mu$) de *Eriosyce*, las variables del nicho hidrológico y su tasa de cambio. Cada punto representa una especie y la línea corresponde al ajuste lineal (regresión por mínimos cuadrados). La significancia estadística de la asociación fue evaluada mediante STRAPP (correlación de Spearman con 50000 permutaciones), sin evidenciar asociación significativa para ninguno de los ejes.

RESUMEN

El Desierto de Atacama constituye uno de los sistemas hiperáridos más extremos del planeta, donde la disponibilidad de agua representa un filtro ecológico central para la persistencia, distribución y diversificación de las plantas. En este contexto, la presente tesis evaluó la dinámica ecológica y evolutiva del nicho hidrológico en *Eriosyce* (Cactaceae), con el objetivo de determinar su relación con la colonización de ambientes áridos e hiperáridos del Desierto de Atacama y con la variación interespecífica en las tasas netas de diversificación del género. Para ello, se integraron aproximaciones isotópicas, morfofuncionales, filogenéticas, biogeográficas y macroevolutivas, incluyendo análisis de isótopos estables de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^2\text{H}$ y exceso de deuterio en agua de raíces, modelos bayesianos de mezcla isotópica, análisis filogenéticos comparativos, reconstrucción temporal y biogeográfica, estimación de tasas de diversificación y pruebas de asociación entre rasgos hidrológicos y diversificación neta.

Se caracterizó el nicho hidrológico de poblaciones de *Eriosyce* distribuidas a lo largo de gradientes áridos e hiperáridos de Chile. Los resultados mostraron una marcada diferenciación isotópica asociada con la distancia a la costa y el tipo de raíz. Las poblaciones costeras y de valles centrales evidenciaron diferencias en el uso de fuentes hídricas, con una contribución relevante de la niebla, la precipitación y, en menor medida, la nieve, dependiendo del contexto geográfico y del sistema radical. Los modelos de mezcla indicaron que las especies con raíces pivotantes dependen principalmente de la niebla, mientras que las especies con raíces tuberosas combinan el uso de niebla y lluvia, especialmente entre poblaciones costeras y de valles centrales. Estos resultados sugieren que la arquitectura radical y la posición geográfica modulan la adquisición de agua y contribuyen a la diferenciación del nicho hidrológico dentro del género.

Por otra parte, se evaluó la historia temporal, biogeográfica y macroevolutiva de *Eriosyce*. La matriz filogenética concatenada incluyó cinco marcadores y 4841 pb para 91 individuos, recuperando a *Eriosyce* como un clado monofilético dentro de Notocactaceae. La edad corona del género fue estimada en 7,84 Ma, situando su diversificación inicial durante el Mioceno tardío, mientras que los principales clados mostraron edades corona distribuidas entre el Mioceno tardío, el Plioceno y el Pleistoceno. La reconstrucción biogeográfica favoreció el modelo BAYAREALIKE+J y sugirió una historia espacial compleja, con participación de áreas andinas, costeras e hiperáridas, así como eventos recurrentes de conectividad entre el Atacama costero, regiones mediterráneas y áreas interiores. Los análisis de diversificación indicaron una dinámica macroevolutiva relativamente homogénea, sin evidencia de episodios discretos de aceleración pronunciada a escala del árbol completo. Asimismo, los análisis STRAPP no detectaron asociaciones significativas entre la diversificación neta y los rasgos ecohidrológicos evaluados, incluyendo D-excess, largo de raíz y bio17. Por tanto, la

diferenciación del nicho hidrológico no parece haber actuado como un predictor directo de la diversificación neta en *Eriosyce*. En cambio, los resultados apoyan un escenario en el que la historia climática, la estructura espacial del paisaje, la conectividad entre áreas, la arquitectura radical y la disponibilidad hídrica interactuaron para modular la diferenciación ecológica y funcional de los linajes, sin generar necesariamente una radiación adaptativa generalizada impulsada por el nicho hidrológico.

La evolución del nicho hidrológico en *Eriosyce* fue clave para comprender la ocupación y persistencia del género en ambientes áridos e hiperáridos, especialmente mediante estrategias diferenciadas de adquisición y uso del agua. Sin embargo, la diversificación del género no puede explicarse únicamente por la evolución de estos rasgos, sino por una interacción multifactorial entre historia biogeográfica, condiciones climáticas, heterogeneidad ambiental y diferenciación funcional. Estos resultados aportan una perspectiva integradora sobre cómo los cactus han colonizado y persistido en uno de los ambientes más extremos del planeta, y resaltan la importancia de conservar la diversidad filogenética, funcional e hidrológica de *Eriosyce* frente a escenarios futuros de cambio climático y fragmentación de hábitats.

Palabras clave: biogeografía histórica, diversificación, isótopos estables, hiperaridez, niebla, raíces

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES GENERALES

1.1 Introducción

El nicho ecológico es una abstracción de un continuo espaciotemporal, donde las especies individuales tienen acceso exclusivo a recursos limitados, los que comparten con especies coexistentes en grupos segregados espacial y/o temporalmente (Gause, 1934; MacArthur, 1968; Whittaker, 1969; Noble & Fagan, 2015). El nicho ecológico designa la posición de las especies dentro de un ecosistema, describe la gama de condiciones necesarias para su persistencia y su papel ecológico, lo que engloba todas las interacciones entre las especies y el entorno, tanto biótico como abiótico (Polechová & Storch, 2008). La utilización de los mismos recursos fundamentales por parte de las plantas (luz, CO₂, agua, nutrientes minerales) (Silvertown, 2004) y su adquisición mediante un limitado número de formas (Silvertown et al., 1999) podría dar lugar a la superposición de nichos entre especies coexistentes. Sin embargo, en general se necesita una mayor comprensión de cómo los rasgos fisiológicos, fenológicos y anatómicos se acoplan entre las especies para segregar la obtención de los recursos disponibles en el tiempo y el espacio, como mecanismo para evitar o reducir la competencia (Silvertown & Law, 1987; Silvertown, 1999; 2004; 2015; Bartelheimer et al., 2010; Araya et al., 2011). Lo anterior reviste especial interés en ambientes áridos, donde los filtros ambientales relacionados con la disponibilidad de agua son fuertes factores de selección (Evenari et al., 1985; Swenson et al., 2012). En este sentido, otras variables como la radiación y la temperatura, aunque muchas veces suelen ser menos limitantes, también suelen influir en las actividades de las plantas en dichos biomas (Swenson et al., 2012).

Diferentes rasgos funcionales han evolucionado en las angiospermas que habitan biomas desérticos (Shantz, 1927; Larraín-Barrios et al., 2018). Por ejemplo, altos grados de succulencia suelen ir asociados a un conjunto de otras características que confieren supervivencia en biomas con escasez de agua. La succulencia suele incluir un sistema radicular poco profundo que permite la rápida absorción de precipitaciones impredecibles, una cutícula gruesa y cerosa que evita la pérdida excesiva de agua y el metabolismo ácido crasuláceo (CAM) (Arakaki et al., 2011). Aunque unos 30 linajes de plantas se han clasificado como suculentos, sólo un pequeño subconjunto de estos es rico en especies y elementos ecológicamente importantes de los biomas áridos y semiáridos en todo el mundo (Arakaki et al., 2011).

La propagación de las condiciones climáticas áridas se considera una fuerza importante en la evolución de plantas y animales, dado que los desiertos son hábitats extremos que pueden requerir nuevas adaptaciones fisiológicas para que los organismos los colonicen (Stebbins, 1952; Axelrod, 1967; Evans et al., 2009; Guerrero et al. 2011a). En este sentido, el origen y la expansión de las condiciones áridas pudo constituir una fuente de nichos ecológicos novedosos que impulsó la evolución de nuevas características en los linajes lo que permitió la expansión y colonización por parte de las plantas y la utilización de nuevos recursos disponibles (Hernández-Hernández et al., 2014). En los biomas áridos, la disponibilidad del agua como recurso es muy variable (Reynolds et al., 2004; Van Etten, 2009; Eamus et al., 2013), lo que da lugar a una amplia gama de nichos hidrológicos potenciales, por ejemplo, el agua de las capas subterráneas, la proveniente de las precipitaciones de verano o invierno, o la niebla procedente de la condensación marina (Dawson & Pate, 1996; Burgess et al., 2000). Por ello, la utilización del agua como recurso y la expansión de condiciones áridas son un componente importante en la especiación y diversificación de plantas xerofíticas (Arakaki et al., 2011; Hernández-Hernández et al., 2014). En algunos estudios se explica el papel de la aridez como factor del aumento del número de especies y la diversidad morfológica y ecológica en ciertos linajes de suculentas, como la subfamilia Ruschioideae (Aizoaceae) (Klak et al., 2004), el género *Euphorbia* (Euphorbiaceae) (Bruyns et al., 2011; Horn et al., 2012) o la familia Cactaceae (Hernández-Hernández et al., 2011).

Las diferencias en la riqueza de especies de los clados podrían explicarse por una diversificación acelerada vinculada a cambios en los tamaños del genoma, la ecología (dieta y hábitat), la morfología (hábito y tamaño corporal), el desarrollo, la biogeografía (dispersión y/o vicarianza) o el comportamiento (selección sexual) (Wiens, 2017), lo que significa que la diversificación puede variar dependiendo de factores intrínsecos o extrínsecos. Las hipótesis sobre el origen de la biodiversidad en las regiones áridas deben tener en cuenta la complejidad y diversidad de los posibles impulsores de la diversificación en entornos con limitaciones hídricas (Hernández-Hernández et al., 2014). Se ha demostrado que la aridificación puede moldear la evolución no solo de los rasgos funcionales, sino también de los reproductivos (Livshultz et al., 2011). Sorprendentemente, esta hipótesis no se ha comprobado lo suficiente y aún están pendientes estudios de campo que proporcionen explicaciones ecológicas de los procesos mecanicistas que determinan la diversificación en linajes xerofíticos (Hernández-Hernández et al., 2014). Sólo se apoya parcialmente, ya que los rasgos fisiológicos y morfológicos adaptativos relacionados con la aridez se han evaluado de manera insuficiente en un marco filogenético (Moore & Jansen, 2006; Evans et al., 2009). Además, algunos linajes pueden enfrentarse a importantes limitaciones temporales para la diversificación producto de la aridez extrema (Donoghue & Edwards 2014), ya que las especies pueden tardar millones de años en desarrollar adaptaciones morfológicas y fisiológicas, generando desfases temporales evolutivos (Guerrero et al., 2013).

Curiosamente, después de desarrollar resistencia a la sequía como respuesta evolutiva, ciertos linajes de plantas han demostrado una diversificación extremadamente rápida, como es el caso de la subfamilia Ruschioideae (Aizoaceae) en la región árida del Karoo al sur de África (Klak et al., 2004).

En términos de compartir los recursos hídricos del suelo por dos o más especies vegetales, varios autores han definido el concepto de segregación de nicho hidrológico (Silvertown et al., 1999; 2004; Araya et al., 2011, Silvertown et al., 2015). Esta se define como la partición del espacio en gradientes de humedad del suelo a escala fina (distancia suficientemente pequeña para que las especies compitan por los mismos recursos), la partición del agua como recurso a través de diferentes estrategias de adquisición (diferentes fenologías o profundidades de enraizamiento), y la partición de las oportunidades de reclutamiento entre años causada por especies que se especializan en patrones particulares de varianza temporal del suministro de agua (efecto de almacenamiento) (Araya et al., 2011; Silvertown et al., 2015; Chesson et al., 2004). La ocupación de diferentes nichos hidrológicos es un eje primordial de la partición de recursos entre las especies vegetales coexistentes (Silvertown, 2004; Araya et al., 2011, Peñuelas et al., 2011) y permite la coexistencia estable de la biodiversidad en un paisaje (Chesson, 2000; HilleRisLambers et al., 2012). En este sentido, el nicho hidrológico se puede inferir a partir de estrategias relacionadas con la adquisición, el almacenamiento y la eficiencia de uso del agua mediante vías fotosintéticas, las que determinan el reclutamiento, desarrollo y distribución espacial de las plantas (Silvertown et al., 2015).

La comprensión del nicho hidrológico en las plantas ha aumentado significativamente con la implementación de análisis de isótopos estables de hidrógeno y oxígeno, ya que permiten distinguir fácilmente las fuentes de agua utilizadas (Gat, 1996). Ello es posible debido a que no existe fraccionamiento isotópico durante la absorción de agua por las raíces en las plantas terrestres (Ehleringer & Dawson, 1992; Dawson, 1993b; Dawson et al., 2002). De este modo, con las concentraciones isotópicas de $\delta^2\text{H}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de las diferentes fuentes de agua y del agua del xilema de la planta se puede evaluar mediante modelos de mezcla la procedencia del agua absorbida (Turner et al., 2001; Stock et al., 2018). Ello es posible dado que tales modelos permiten la transformación de los datos isotópicos en valores de contribución de recursos, lo que proporciona un medio estandarizado para caracterizar el nicho ecológico de un organismo (Newsome et al., 2007; Rothfuss & Javaux, 2017).

Los datos isotópicos se pueden representar en espacios multivariantes con coordenadas que registran información ecológica tanto bionómica como escenopoética. Este "espacio δ " es comparable al espacio n-dimensional en que consiste el nicho, ya que la composición isotópica del agua del xilema de las plantas está directamente determinada por la que consume (componente bionómico) y por el hábitat en el que vive

(componente escenopoético) (Newsome et al., 2007). La aplicación de modelos de mezcla de isótopos junto con las variables ecofisiológicas se ha convertido en una forma poderosa de relacionar las fuentes de agua utilizadas por las plantas con otros aspectos de sus relaciones hídricas (Flanagan et al., 1992; Dawson, 1993; Williams & Ehleringer, 2000b; Rothfuss & Javaux, 2017). Las medidas de $\delta^2\text{H}$ y $\delta^{18}\text{O}$ proporcionan información importante sobre las respuestas ecofisiológicas de los cactus a su entorno (Hultine et al., 2016). Las $\delta^2\text{H}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en los tejidos de las espinas está controlada por la composición isotópica del agua cerca de las superficies de transpiración de la planta y el fraccionamiento isotópico que depende del tiempo de residencia del agua en el tallo (Hultine et al., 2016). Los tallos de cactus con una alta relación superficie/volumen generalmente tienen valores medios de $\delta^{18}\text{O}$, mientras que son más bajos para especies con menor relación (Williams et al., 2014). Por lo tanto, cuando se combinan con mediciones de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$, los registros de isótopos de hidrógeno en tejidos de las espinas ofrecen una visión útil de una serie de procesos importantes, incluyendo el estrés fisiológico y la expresión de CAM en relación con la morfología del tallo y las condiciones ambientales.

Las comparaciones interespecíficas de los isótopos estables en el marco de análisis filogenéticos comparativos proporcionarán pistas sobre la dinámica evolutiva de los nichos hidrológicos y su papel en la especiación y diversificación de linajes (Knighton et al., 2021). Las señales filogenéticas, que describen mayores grados de similitud en especies más estrechamente relacionadas (Chen et al., 2013, Kitajima et al., 2010), podrían proporcionar un contexto más amplio para la interpretación del nicho hidrológico y explicar el grado en que el componente filogenético impulsa las estrategias relacionadas a la adquisición y al almacenamiento del agua en las plantas, en presencia de variables externas como el clima y la geografía (Knighton et al., 2021). Estas estrategias son fundamentales para la supervivencia de las plantas en biomas desérticos, así como para entender la especiación y diversificación de las plantas de dichos hábitats (Males, 2017). Ello plantea la necesidad de entender cómo la morfología, las estrategias de adquisición de agua y la eficiencia de uso del agua están relacionadas con la expansión del nicho hidrológico en una secuencia temporal (Donoghue & Sanderson, 2015).

En los desiertos, se ha documentado que las especies utilizan diferentes fuentes de agua, provenientes de la niebla costera, el rocío, las precipitaciones o el agua subterránea. Particularmente en el desierto de Atacama, la vegetación está restringida a la cordillera costera y a las estribaciones andinas (Merklinger et al., 2021), separadas por un núcleo hiperárido prácticamente desprovisto de vida vegetal (Rundel et al., 1991, Luebert & Plischoff, 2017). En la Cordillera de la Costa, los principales suministros de agua provienen de las precipitaciones invernales ocasionales y la influencia de la niebla costera (camanchaca), mientras que los Andes reciben lluvias durante el verano (Rundel

et al., 1991; Schulz et al., 2011). En especial, la niebla de advección regular que se encuentra con las laderas orientadas al oeste de la cordillera costera facilita el establecimiento de oasis de niebla (lomas), en los que se encuentran la mayoría de las especies de plantas de esta región (Rundel et al., 1991). Por ejemplo, las bromelias chilenas *Tillandsia tragophoba*, *Tillandsia marconae* y *Puya boliviensis* están restringidas a pequeñas franjas de costa o barrancos en el Desierto de Atacama, donde la niebla de la mañana es abundante (Quezada et al., 2018). También, el rocío es una importante fuente de agua para especies de cactus como *Copiapoa cinerea* var. *haseltoniana*, *Mammillaria columbiana* subsp. *yucatanensis* y *Parodia mammulosa* (Malik et al., 2015).

La expansión global de los ambientes áridos favoreció la diversificación de los diferentes linajes de plantas suculentas durante el Mioceno tardío y el Plioceno (Arakaki et al., 2011), mucho después de la evolución en estos de la fotosíntesis CAM y la suculencia pronunciada, por lo que existe la hipótesis de que constituyan adaptaciones previas (Arakaki et al., 2011). Así, tal expansión de la aridez exacerbó el estrés hídrico de las plantas en tales ambientes, lo que proporcionó a las plantas suculentas preadaptadas una marcada ventaja en un conjunto más amplio de condiciones ecológicas y promovió su rápida diversificación a través del paisaje (Arakaki et al., 2011).

Entre los linajes de plantas con rasgos que confieren tolerancia a la sequía se encuentra la familia Cactaceae (Nobel & Bobich, 2002), pero poco se sabe sobre el origen o la trayectoria evolutiva de la mayoría de estos rasgos, a pesar de que pueden ser la clave para anticipar las respuestas de las especies de plantas áridas al cambio climático. De igual forma, no se comprende si la evolución del nicho hidrológico desempeñó un papel en la especiación de los cactus, la diversificación de grandes géneros dentro de los desiertos y la colonización de estos hábitats por parte de las plantas. Por tanto, el desarrollo de adaptaciones a la aridez relacionado con la evolución del nicho hidrológico, tales como diferentes formas de adquisición y estrategias de almacenamientos, pudo haber conducido a una mayor y mejor colonización por parte de los cactus de los ambientes áridos. Sin embargo, en algunos casos existe un desfase evolutivo entre la aparición de las condiciones climáticas áridas e hiperáridas y la aparición de las adaptaciones necesarias para colonizarlos (Guerrero et al., 2013).

Entre los cactus del desierto de Atacama, el género *Eriosyce* con 73 taxones ocupa gran parte de la Diagonal Árida de Sudamérica, incluso ha colonizado algunas de las zonas más áridas durante el proceso de su diversificación (2-4 millones de años) (Guerrero et al., 2019a). De esta forma, *Eriosyce* constituye un clado ideal para estudiar la evolución del nicho hidrológico, ya que es uno de los géneros más diversos de la familia Cactaceae (Guerrero et al., 2019b). Además, tiene una amplia distribución, es morfológicamente diverso y rico en especies, las que constituyen elementos conspicuos en la flora cactológica chilena (Guerrero et al., 2011a; Guerrero et al., 2019a). *Eriosyce*

se encuentra principalmente en las laderas occidentales de los Andes y la Cordillera de la Costa, en altitudes que varían desde el nivel del mar y los 2800 m, entre los 13°S y 37°S, aunque también se encuentra en altitudes elevadas en los Andes orientales en Argentina entre los 24°S y 36°S. La mayor parte de la diversidad de *Eriosyce* ocurre dentro de un gradiente de precipitación de alrededor de 2300 km de distancia entre Iquique (0 mm de precipitación anual; -20,220° S, -70,139° W) y Concepción (1190 mm de precipitación anual; -36,827° S, -73,049° W) (Luebert & Pliscoff, 2006; 2017; Guerrero et al., 2011b). Su principal centro de diversidad se encuentra en el norte de Chile, entre los 26°S y 30°S, en altitudes entre el nivel del mar y 1500 m (Kattermann, 1994; Guerrero et al. 2011a; Barthlott et al., 2015), donde aproximadamente 40% de los taxones ocurren a lo largo del desierto de Atacama, que se caracteriza por tener zonas áridas e hiperáridas.

Guerrero et al. (2019a) sugieren que *Eriosyce* parece haber experimentado procesos de diversificación recientes, como muestran las edades de los nodos corona de sus secciones, que oscilan entre 2-4 Ma, lo que concuerda con la hipótesis filogenética más sólida disponible, obtenida mediante inferencia bayesiana y calibración temporal secundaria (Guerrero et al., 2019a). Todas las características antes mencionadas indican claramente que *Eriosyce* es un grupo prometedor que puede utilizarse para estudiar la evolución y el destino de la dinámica del nicho hidrológico que condujo a la conquista del desierto hiperárido. Uno de los siete clados que conforman *Eriosyce* es el diverso "clado VII" (sin nombre dada la incertidumbre asociada a su débil soporte de ramas), que parece ser de origen reciente, y cuya distribución se ha expandido hacia el gradiente hiperárido del desierto de Atacama (Guerrero et al., 2019a). Curiosamente, otros clados de *Eriosyce* mostraron un patrón evolutivo diferente, donde pocas especies aparecen en zonas áridas y están casi ausentes en las zonas hiperáridas de Atacama. Este es el caso de *Eriosyce* sect. *Neoporteria* y *Eriosyce* sect. *Horridocactus*, que han diversificado notablemente (más de 10 especies) y predominantemente distribuidos en las regiones semiáridas; en tanto, los clados *Eriosyce* sect. *Diaguita*, *Eriosyce* sect. *Pyrrhocactus*, *Eriosyce* sect. *Campanulatae* y *Eriosyce* sect. *Eriosyce* muestran una diversificación mucho menor (Guerrero et al., 2019a). Esto sugiere que existe una variación sustancial en el nicho hidrológico, la diversificación de los clados y las adaptaciones morfológicas y fisiológicas entre las especies, lo que ha dado lugar a la expansión de *Eriosyce* hacia las zonas áridas e hiperáridas del desierto de Atacama. En la presente tesis se abordarán las siguientes preguntas: (1) ¿la evolución del nicho hidrológico en *Eriosyce* y la presencia de diferentes estrategias de adquisición y almacenamiento de agua permitió la conquista del desierto hiperárido de Atacama? (2) ¿Se asocia la tasa de evolución de *Eriosyce* con los componentes del nicho hidrológico?

1.2 Hipótesis

Dado que las condiciones áridas e hiperáridas del desierto de Atacama antecedieron la diversificación reciente de *Eriosyce*, se hipotetiza que la colonización y persistencia del género en estos ambientes estuvo mediada por la evolución de nichos hidrológicos diferenciados. Esta diferenciación se habría expresado en el uso contrastante de fuentes de agua espacialmente heterogéneas y en rasgos morfofuncionales asociados a la adquisición y almacenamiento hídrico. Bajo este escenario, el gradiente de aridez habría actuado como un filtro ambiental que condicionó la ocupación de hábitats hiperáridos y favoreció trayectorias evolutivas diferenciadas del nicho hidrológico dentro del género.

1.3 Predicciones

- (1) La colonización de las zonas hiperáridas por *Eriosyce* ocurrió después del establecimiento de las condiciones áridas e hiperáridas actuales del desierto de Atacama.
- (2) La ocupación de zonas de mayor aridez se asocia con una mayor diferenciación del nicho hidrológico, expresada en el uso de fuentes de agua específicas y raíces grandes y especializadas en el almacenamiento de agua.
- (3) La diferenciación del nicho hidrológico está asociada con rasgos morfofuncionales de la raíz y con variables geográficas, climáticas y topográficas que determinan la disponibilidad espacial del agua.
- (4) La variación macroevolutiva del nicho hidrológico se asocia con diferencias interespecíficas en las tasas netas de diversificación de *Eriosyce*.

1.4 Objetivo general

Evaluar la dinámica ecológica y evolutiva del nicho hidrológico en *Eriosyce* y determinar su relación con la colonización de ambientes áridos e hiperáridos del desierto de Atacama, así como con la variación interespecífica en las tasas netas de diversificación del género.

1.5 Objetivos específicos

- i. Describir el nicho hidrológico de las especies de *Eriosyce* en correspondencia a las estrategias de adquisición y almacenamiento del agua.
 - Caracterizar las concentraciones isotópicas del agua de la raíz de las especies de *Eriosyce*, así como de las fuentes de adquisición.
 - Caracterizar los rasgos morfofuncionales de las especies de *Eriosyce* (tipo y dimensiones de la raíz).

- Caracterizar la amplitud del nicho hidrológico en las especies de *Eriogyne* según sus estrategias de adquisición de agua (nicho isotópico).
 - Identificar las fuentes de agua utilizadas por las especies de *Eriogyne*.
- ii. Evaluar los factores determinantes del nicho hidrológico de las especies de *Eriogyne*.
- Evaluar el efecto de las relaciones filogenéticas, los factores ambientales y los rasgos morfofuncionales de la raíz sobre las concentraciones isotópicas del agua de la raíz en las especies de *Eriogyne*.
- iii. Evaluar el momento de la colonización del desierto hiperárido por *Eriogyne*.
- Estimar los patrones de biogeografía regional (áreas ancestrales) y su cronología para comparar el momento de la colonización de cada región geográfica y el momento de la colonización de los hábitats áridos e hiperáridos dentro de esa región.
- iv. Comprobar la asociación del nicho hidrológico con las tasas de diversificación en *Eriogyne*.
- Estimar las tasas de diversificación neta de las especies de *Eriogyne*.
 - Evaluar la asociación entre los ejes del nicho hidrológico y las tasas de diversificación neta.

1.6 Referencias

- Araya, Y. N., Silvertown, J., Gowing, D. J., McConway, K. J., Peter Linder, H., & Midgley, G. (2011). A fundamental, eco-hydrological basis for niche segregation in plant communities. *New Phytologist*, 189(1), 253-258.
- Arakaki, M., Christin, P.-A., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R. M., Spriggs, E., Moore, M. J., & Edwards, E. J. (2011). Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(20), 8379-8384.
- Axelrod, D. I. (1967). Drought, diastrophism, and quantum evolution. *Evolution*, 201-209.
- Barthlott, W., Burstedde, K., Geffert, J. L., Ibisch, P. L., Korotkova, N., Miebach, A., & Mutke, J. (2015). Biogeography and biodiversity of cacti. Universitätsverlag Isensee.
- Bartelheimer, M., Gowing, D., & Silvertown, J. (2010). Explaining hydrological niches: the decisive role of below-ground competition in two closely related *Senecio* species. *Journal of Ecology*, 98(1), 126-136.

- Bruyns, P. V., Klak, C., & Hanáček, P. (2011). Age and diversity in Old World succulent species of *Euphorbia* (Euphorbiaceae). *Taxon*, 60(6), 1717-1733.
- Burgess, S. S., Pate, J. S., Adams, M. A., & Dawson, T. E. (2000). Seasonal water acquisition and redistribution in the Australian woody phreatophyte, *Banksia prionotes*. *Annals of Botany*, 85(2), 215-224.
- Chen, W., Zeng, H., Eissenstat, D. M., & Guo, D. (2013). Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography*, 22(7), 846-856.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.
- Chesson, P., Gebauer, R. L., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S., ... & Weltzin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, 141(2), 236-253.
- Dawson, T. E. (1993). Water sources of plants as determined from xylem-water isotopic composition: perspectives on plant competition, distribution, and water relations. In Stable isotopes and plant carbon-water relations (pp. 465-496). *Academic Press*.
- Dawson, T. E., & Pate, J. S. (1996). Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phraeatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia*, 107(1), 13-20.
- Dawson, T. E., Mambelli, S., Plamboeck, A. H., Templer, P. H., & Tu, K. P. (2002). Stable isotopes in plant ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 507-559.
- Donoghue, M. J., & Edwards, E. J. (2014). Biome shifts and niche evolution in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 547-572.
- Donoghue, M. J., & Sanderson, M. J. (2015). Confluence, synnovation, and depauperons in plant diversification. *New Phytologist*, 207(2), 260-274.
- Eamus, D., Cleverly, J., Boulain, N., Grant, N., Faux, R., & Villalobos-Vega, R. (2013). Carbon and water fluxes in an arid-zone Acacia savanna woodland: An analyses of seasonal patterns and responses to rainfall events. *Agricultural and Forest Meteorology*, 182, 225-238.
- Ehleringer, J. R., & Dawson, T. E. (1992). Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, cell & environment*, 15(9), 1073-1082.

- Evans, M. E., Smith, S. A., Flynn, R. S., & Donoghue, M. J. (2009). Climate, niche evolution, and diversification of the “bird-cage” evening primroses (*Oenothera*, sections *Anogra* and *Kleinia*). *The American Naturalist*, 173(2), 225-240.
- Evenari, M., Noy-Meir, I., & Goodall, D. W. (1985). Hot deserts and arid shrublands. *Ecosystems of the World*, 12.
- Flanagan, L. B., Ehleringer, J. R., & Marshall, J. D. (1992). Differential uptake of summer precipitation among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. *Plant, Cell & Environment*, 15(7), 831-836.
- Gat, J. R. (1996). Oxygen and hydrogen isotopes in the hydrologic cycle. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 24, 225-262.
- Gause, G. F. (1934). *The struggle for existence*. Baltimore: Williams and Wilkins. 163 p.
- Guerrero, P. C., Arroyo, M. T., Bustamante, R. O., Duarte, M., Hagemann, T. K., & Walter, H. E. (2011a). Phylogenetics and predictive distribution modeling provide insights into the geographic divergence of *Eriosyce* subgen. *Neoporteria* (*Cactaceae*). *Plant systematics and evolution*, 297(1), 113-128.
- Guerrero, P. C., Durán, A. P., & Walter, H. E. (2011b). Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments*, 75(11), 991-997.
- Guerrero, P. C., Rosas, M., Arroyo, M. T., & Wiens, J. J. (2013). Evolutionary lag times and recent origin of the biota of an ancient desert (Atacama-Sechura). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(28), 11469-11474.
- Guerrero, P. C., Walter, H. E., Arroyo, M. T., Peña, C. M., Tamburrino, I., De Benedictis, M., & Larridon, I. (2019a). Molecular phylogeny of the large South American genus *Eriosyce* (Notocactaceae, Cactaceae): generic delimitation and proposed changes in infrageneric and species ranks. *Taxon*, 68(3), 557-573.
- Guerrero, P. C., Majure, L. C., Cornejo-Romero, A., & Hernández-Hernández, T. (2019b). Phylogenetic relationships and evolutionary trends in the cactus family. *Journal of Heredity*, 110(1), 4-21.
- Hernández-Hernández, T., Hernández, H. M., De-Nova, J. A., Puente, R., Eguiarte, L. E., Magallón, S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98: 44-61.

- Hernández-Hernández, T., Brown, J. W., Schlumpberger, B. O., Eguiarte, L. E., & Magallón, S. (2014). Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New phytologist*, 202(4), 1382-1397.
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M. (2012). Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 43, 227-248.
- Horn, J. W., van Ee, B. W., Morawetz, J. J., Riina, R., Steinmann, V. W., Berry, P. E., & Wurdack, K. J. (2012). Phylogenetics and the evolution of major structural characters in the giant genus *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63(2), 305-326.
- Hultine, K. R., Williams, D. G., Dettman, D. L., Butterfield, B. J., & Puente-Martinez, R. (2016). Stable isotope physiology of stem succulents across a broad range of volume-to-surface area ratio. *Oecologia*, 182, 679-690.
- Kattermann, F. (1994). Eriosyce (Cactaceae): the genus revised and amplified. *Succulent Plant Research* 1. David Hunt, Richmond.
- Kitajima, K., Anderson, K. E., & Allen, M. F. (2010). Effect of soil temperature and soil water content on fine root turnover rate in a California mixed conifer ecosystem. *Journal of Geophysical Research*, 115(G4).
- Klak, C., Reeves, G., & Hedderson, T. (2004). Unmatched tempo of evolution in Southern African semi-desert ice plants. *Nature*, 427(6969), 63-65.
- Knighton, J., Fricke, E., Evaristo, J., de Boer, H. J., & Wassen, M. J. (2021). Phylogenetic underpinning of groundwater use by trees. *Geophysical Research Letters*, 48(18), e2021GL093858.
- Larraín-Barrios, B., Faúndez-Yancas, L., & Búrquez, A. (2018). Plant functional trait structure in two fog deserts of America. *Flora*, 243, 1-10.
- Livshultz, T., Mead, J. V., Goyder, D. J., & Brannin, M. (2011). Climate niches of milkweeds with plesiomorphic traits (Secamonoideae; Apocynaceae) and the milkweed sister group link ancient African climates and floral evolution. *American Journal of Botany*, 98(12), 1966-1977.
- Luebert, F., & Plischoff, P. (2006). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial universitaria.

Luebert, F., & Pliscoff, P. (2017). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile (Vol. 2). Santiago, Chile: Editorial Universitaria.

MacArthur, R. H. (1968). The theory of the niche, New York, NY: Syracuse University Press.

Males, J. (2017). Secrets of succulence. *Journal of Experimental Botany*, 68 (9), 2121-2134.

Malik, F. T., Clement, R. M., Gethin, D. T., Beysens, D., Cohen, R. E., Krawszik, W., & Parker, A. R. (2015). Dew harvesting efficiency of four species of cacti. *Bioinspiration & biomimetics*, 10(3), 036005.

Merklinger, F. F., Zheng, Y., Luebert, F., Harpke, D., Böhnert, T., Stoll, A. & Quandt, D. (2021). Population genomics of *Tillandsia landbeckii* reveals unbalanced genetic diversity and founder effects in the Atacama Desert. *Global and Planetary Change*, 184, 103076.

Moore, M. J., & Jansen, R. K. (2006). Molecular evidence for the age, origin, and evolutionary history of the American desert plant genus *Tiquilia* (Boraginaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(3), 668-687.

Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436.

Nobel, P. S., & Bobich, E. G. (2002). Environmental biology. Cacti: biology and uses, 57-74.

Noble, A. E., & Fagan, W. F. (2015). A niche remedy for the dynamical problems of neutral theory. *Theoretical ecology*, 8(1), 149-161.

Peñuelas, J., Terradas, J., & Lloret, F. (2011). Solving the conundrum of plant species coexistence: water in space and time matters most. *The New Phytologist*, 189(1), 5-8.

Polechová, J., & Storch, D. (2008). Ecological niche. *Encyclopedia of ecology*, 2, 1088-1097.

Quezada, I. M., Gianoli, E., & Saldaña, A. (2018). Crassulacean acid metabolism and distribution range in Chilean Bromeliaceae: Influences of climate and phylogeny. *Journal of Biogeography*, 45(7), 1541-1549.

Reynolds, J. F., Kemp, P. R., Ogle, K., & Fernández, R. J. (2004). Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia*, 141(2), 194-210.

- Rothfuss, Y., & Javaux, M. (2017). Reviews and syntheses: Isotopic approaches to quantify root water uptake: a review and comparison of methods. *Biogeosciences*, 14(8), 2199-2224.
- Rundel, P. W., Dillon, M. O., Palma, B., Mooney, H. A., Gulmon, S. L., & Ehleringer, J. R. (1991). The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 13(1), 1-49.
- Schulz, N., Aceituno, P., & Richter, M. (2011). Phytogeographic divisions, climate change and plant dieback along the coastal desert of northern Chile. *Erdkunde*, 169-187.
- Shantz, H. L. (1927). Drought resistance and soil moisture. *Ecology*, 8(2), 145-157.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & evolution*, 19(11), 605-611.
- Silvertown, J., Araya, Y., & Gowing, D. (2015). Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. *Journal of Ecology*, 103(1), 93-108.
- Silvertown, J., Dodd, M. E., Gowing, D. J., & Mountford, J. O. (1999). Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature*, 400(6739), 61-63.
- Silvertown, J., & Law, R. (1987). Do plants need niches? Some recent developments in plant community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2(1), 24-26.
- Stebbins Jr, G. L. (1952). Aridity as a stimulus to plant evolution. *The American Naturalist*, 86(826), 33-44.
- Stock, B. C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C., Phillips, D. L., Semmens, B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, 6:e5096.
- Swenson, N. G., Enquist, B. J., Pither, J., Kerkhoff, A. J., Boyle, B., Weiser, M. D., & Nolting, K. M. (2012). The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. *Global Ecology and Biogeography*, 21(8), 798-808.
- Turner, J. V., Farrington, P., & Gailitis, V. (2001). Extraction and analysis of plant water for deuterium isotope measurement and application to field experiments. In *Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems* (pp. 37-55). Springer, Dordrech

Van Etten, E. J. (2009). Inter-annual rainfall variability of arid Australia: greater than elsewhere? *Australian Geographer*, 40(1), 109-120.

Whittaker, R. H. (1969). Evolution of diversity in plant communities. In Brookhaven symposia in biology (Vol. 22, pp. 178-196).

Wiens, J. J. (2017). What explains patterns of biodiversity across the Tree of Life? New research is revealing the causes of the dramatic variation in species numbers across branches of the Tree of Life. *BioEssays*, 39(3), 1600128.

Williams, D. G., & Ehleringer, J. R. (2000b). Intra-and interspecific variation for summer precipitation use in pinyon-juniper woodlands. *Ecological Monographs*, 70(4), 517-537.

Williams, D. G., Hultine, K. R., & Dettman, D. L. (2014). Functional trade-offs in succulent stems predict responses to climate change in columnar cacti. *Journal of Experimental Botany*, 65(13), 3405-3413.

CAPÍTULO II

PATRONES GEOGRÁFICOS DE NICHOS ISOTÓPICOS IMPULSADOS POR LA NIEBLA Y ADAPTACIONES DE LAS RAÍCES EN *ERIOSYCE* A LO LARGO DE GRADIENTES ÁRIDOS A HIPERÁRIDO DE CHILE

Toledo, S., García-Beltrán, J.A., Sierra-Almeida, Á., Squeo, F.A., Ferrio, J.P. and Guerrero, P.C. (2025). Geographic Patterns of Fog-Driven Isotopic Niches and Root Adaptations in Cacti Across the Arid-to-Hyperarid Gradients of the Atacama Desert. *Journal of Biogeography*, 52: e70106.

2.1 Introducción

Históricamente considerados estériles e inhóspitos (Darwin, 1845), los desiertos son ahora entendidos como paisajes heterogéneos que sustentan una biodiversidad local considerable a través de parches de alta productividad (Ward, 2016). De hecho, las plantas perennes especializadas, como los cactus en los desiertos neotropicales, alcanzan una notable riqueza de especies incluso en áreas que experimentan sequías severas (Calvente et al., 2023). Comprender cómo estas especies xerofíticas ocupan hábitats a lo largo de gradientes ambientales es fundamental para la biogeografía, ya que ayuda a esclarecer patrones espaciales de biodiversidad y a predecir qué poblaciones están en mayor riesgo por sequías hidrológicas (Prudhomme et al., 2014; Hultine et al., 2023). A pesar de ello, aspectos clave sobre los recursos hídricos que permiten a estas plantas colonizar y coexistir en ecosistemas áridos a hiperáridos han sido poco explorados, particularmente con relación a cómo las plantas acceden y utilizan diferentes fuentes de agua. Son escasos los estudios que han examinado cómo la neblina, el rocío y otras fuentes de agua episódicas contribuyen a la supervivencia vegetal, a pesar de su importancia en ambientes hiperáridos (Matos et al., 2022). Este conocimiento es crucial para prever la supervivencia de especies en peligro o de distribución restringida, cuya persistencia depende de identificar y conservar microhábitats adecuados en condiciones climáticas cambiantes. En los desiertos, la disponibilidad de agua es altamente variable en el espacio y el tiempo (Van Etten, 2009), dando lugar a una amplia gama de nichos hidrológicos potenciales y diversas estrategias de adquisición de recursos (Dawson & Pate, 1996; Burgess et al., 2000). Las plantas utilizan diferentes fuentes de agua, como neblina costera, rocío, lluvia o aguas subterráneas (Ehleringer et al., 1991; Torres et al., 2002).

Una pregunta central en la biogeografía ecológica es cómo las especies actuales se establecen, persisten y ocupan el espacio ambiental en respuesta a restricciones abióticas contemporáneas, mientras que la biogeografía histórica busca reconstruir patrones distributivos de largo plazo y gran escala mediante evidencia filogenética y geológica (Jenkins & Ricklefs, 2011). En ecosistemas áridos, examinar la evolución de rasgos funcionales (por ejemplo, sistemas radiculares) en relación con la especialización en nichos hidrológicos y el uso de recursos (agua) a lo largo de gradientes geográficos (latitud, longitud, altitud, distancia a la costa y topografía) ayuda a identificar los mecanismos ecoevolutivos que moldean la distribución de los linajes en el espacio y el tiempo. Los desiertos hiperáridos ofrecen oportunidades únicas para investigar cómo las especies evolucionaron, colonizaron y persisten bajo filtros ambientales severos, vinculando las distribuciones actuales tanto con condiciones presentes como con dinámicas del pasado profundo.

El Desierto de Atacama, uno de los ecosistemas más antiguos y secos del planeta, representa un laboratorio natural para entender cómo los gradientes climáticos y la disponibilidad de agua configuran los patrones de biodiversidad. Caracterizado por una precipitación mínima, alta radiación solar y pronunciados gradientes altitudinales y costeros, el Atacama abarca diversos regímenes hidrológicos, desde zonas costeras dominadas por niebla hasta laderas andinas alimentadas estacionalmente por lluvia o nieve. Esta heterogeneidad ambiental genera condiciones bioclimáticas contrastantes que influyen en los rangos de distribución y endemismo de las especies (Rundel et al. 1991). Por ejemplo, la Cordillera de la Costa sostiene una vegetación especializada, dependiente de la niebla, en forma de formaciones tipo “Lomas” (Moat et al., 2021), mientras que los hábitats andinos y mediterráneos del sur sostienen comunidades adaptadas a aportes hídricos más regulares. Estas transiciones están asociadas con cambios en la estructura de las comunidades vegetales y han contribuido a zonas distintivas de endemismo de cactus a lo largo del eje latitudinal del desierto (Guerrero et al., 2011b). Estos patrones sugieren que la variación espacial en la disponibilidad de fuentes de agua es un determinante clave de la distribución de especies y de la diferenciación ecológica. Además, la colonización tardía de zonas hiperáridas por linajes desérticos implica que la evolución del nicho hidrológico puede proceder a lo largo de escalas temporales extendidas (Guerrero et al., 2013). En este contexto, reconocer cómo los rasgos funcionales median el uso del agua a través de estos gradientes es esencial para comprender los procesos que generan y mantienen la biodiversidad en los desiertos.

En los ecosistemas áridos, las plantas perennes se han adaptado a la escasez de agua mediante diversos mecanismos de captación y uso (Cuevas et al., 2023). Una estrategia importante es la segregación de nichos hidrológicos, lo que posibilita la coexistencia de distintas especies en comunidades estables y diversas (Filella &

Peñuelas, 2003; Palacio et al., 2017). Diferentes rasgos relacionados con la arquitectura de raíces y la profundidad de enraizamiento permiten estrategias divergentes de uso del agua (Donovan & Ehleringer, 1994; Moreno-Gutiérrez et al., 2012). En cactus, las diferencias en sistemas radiculares (fibrosos, pivotantes, tuberosos) influyen en las estrategias de captación de agua (Dubrovsky & North, 2002; Kattermann, 1994). Comprender cómo estos rasgos determinan el uso del agua en condiciones áridas es clave para desentrañar los procesos que sostienen la coexistencia de especies (Dodd et al., 1998; Peñuelas et al., 1999). Por otra parte, la tolerancia a la sequía está estrechamente asociada con la capacidad de almacenar agua en tallos suculentos, donde tejidos parenquimáticos especializados funcionan como reservorios durante períodos de déficit hídrico (Gibson & Nobel, 1986; Nobel, 1988). Esta estrategia se complementa con la reducción foliar, cutículas gruesas, baja conductancia epidérmica y metabolismo CAM, rasgos que reducen la pérdida de agua y aumentan la eficiencia en su uso (Winter & Smith, 1996; Lüttge, 2004). Además, la geometría del tallo influye en el almacenamiento relativo, ya que una mayor relación volumen:superficie permite maximizar el volumen hídrico disponible por unidad de superficie expuesta (Mauseth, 2000; Hultine et al., 2016). Por tanto, el nicho hidrológico de los cactus no depende solo de la fuente de agua utilizada, sino también de la capacidad de captarla, almacenarla y regular su uso interno.

La comprensión del nicho hidrológico en plantas ha avanzado significativamente con los análisis de isótopos estables de hidrógeno y oxígeno, ya que permiten distinguir claramente las fuentes de agua utilizadas (Gat, 1996). Esta distinción es posible porque no hay fraccionamiento isotópico durante la absorción de agua por las raíces en plantas terrestres (Ehleringer & Dawson, 1992; Dawson, 1993b; Dawson et al., 2002; Newsome et al., 2007). Así, con las concentraciones isotópicas de $\delta^2\text{H}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de distintas fuentes hídricas y del agua en las raíces de la planta, se puede estimar el origen del agua absorbida mediante modelos de mezcla (Stock et al., 2018).

Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$ en la precipitación a nivel global se correlacionan linealmente, siguiendo la Línea Meteorológica Global (GMWL) (Craig, 1961). Otro parámetro empleado en la caracterización isotópica es el exceso de deuterio (D-excess), que evalúa desviaciones de los isótopos del agua respecto a la GMWL (Dansgaard, 1964). El D-excess depende de la composición isotópica del oxígeno y del hidrógeno en el agua. Cuando un cuerpo de agua se expone a evaporación (por ejemplo, en cuencas cerradas, suelos en secado o durante la transpiración), el agua remanente se enriquece en isótopos pesados y la pendiente $\delta^2\text{H}/\delta^{18}\text{O}$ se altera, alejándose de la GMWL (Craig & Gordon, 1965). En condiciones normales, el agua meteórica no evaporada presenta un D-excess cercano a 10‰ (aunque este valor varía regionalmente), disminuyendo o volviéndose claramente negativo en condiciones de evaporación (Araguás-Araguás et al., 2000). El agua de niebla oceánica se caracteriza por un enriquecimiento isotópico

(valores más altos), cercano al estándar SMOW, lo que permite diferenciarla claramente de otras fuentes como la lluvia o la nieve, que tienen valores más negativos (Natali et al., 2022). Como la niebla se origina por evaporación del agua marina, está ligeramente más enriquecida en isótopos pesados, y durante la evaporación el hidrógeno se fracciona más que el oxígeno. Este enriquecimiento la convierte en una fuente hídrica clave en estas zonas, permitiendo su identificación mediante análisis isotópicos.

A pesar de ello, existen muy pocos estudios que expliquen la variación en estrategias de adquisición de agua entre especies suculentas en ambientes áridos (Ehleringer et al., 1991). Las concentraciones de isótopos $\delta^2\text{H}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en raíces de cactus para rastrear sus fuentes hídricas en distintos ambientes no han sido ampliamente investigadas. En ciertas especies xerofíticas se ha observado fraccionamiento del agua durante la absorción antes de ingresar al xilema de la raíz (Ellsworth & Williams, 2007). Además, en plantas herbáceas es difícil aislar completamente el xilema de otros tejidos, lo que puede inducir cierto enriquecimiento por evaporación, especialmente durante almacenamiento prolongado (Barnard et al., 2006; Martín-Gómez et al., 2017). En este sentido, el presente estudio aporta conocimiento valioso al incorporar nuevas evidencias sobre las fuentes de agua utilizadas por cactus en desiertos, particularmente en el Desierto de Atacama, el más árido del mundo y centro de origen de la familia Cactaceae.

Eriogyne es un género ampliamente distribuido, morfológicamente diverso y rico en especies, con más de 70 taxones que constituyen elementos conspicuos de la flora del Atacama (Guerrero et al., 2019). Se encuentra principalmente en las laderas occidentales de los Andes desde el nivel del mar hasta los 2800 m entre los 13°S y 37°S, y también en altitudes elevadas del lado oriental en Argentina entre los 24°S y 36°S, aunque su centro principal de diversidad se ubica entre los 26°S y 30°S en el norte y centro de Chile, entre el nivel del mar y los 1500 m (Kattermann, 1994; Guerrero et al., 2011b; Barthlott et al., 2015). La morfología radicular dentro de *Eriogyne* también es diversa, con sistemas fibrosos, pivotantes y tuberosos descritos (Kattermann, 1994). Dada esta diversidad en ambientes hiperáridos, entender cómo estas formas radicales facilitan la captación de agua es crucial para estrategias de conservación efectivas. Con el cambio climático y las presiones antrópicas intensificándose, proteger fuentes hídricas, particularmente la niebla, es vital para prevenir extinciones locales. Por tanto, comprender los nichos hidrológicos en *Eriogyne* puede informar prácticas de manejo del hábitat y ayudar a mantener la biodiversidad en uno de los ecosistemas desérticos más vulnerables del mundo.

En este estudio, examinamos cactus del género *Eriogyne* a lo largo de su gradiente de distribución en Chile y Argentina para entender cómo las dinámicas del nicho hidrológico han permitido la colonización del núcleo costero hiperárido y de zonas áridas. Mediante el análisis de isótopos estables ($\delta^2\text{H}$, $\delta^{18}\text{O}$) integrados con datos morfológicos

y geográficos, cuantificamos la amplitud del nicho hidrológico y caracterizamos la composición de fuentes de agua utilizadas. Luego, evaluamos cómo los gradientes ambientales y los rasgos radicales determinan los patrones de uso del agua a lo largo de su distribución. Esta aproximación integradora nos permite vincular la distribución espacial y ambiental de poblaciones de *Erioseya* con las dinámicas locales de fuentes hídricas, proporcionando información sobre los procesos ecoevolutivos que sustentan la biogeografía desértica.

Hipotetizamos que la exitosa colonización biogeográfica del núcleo costero hiperárido del Atacama por *Erioseya* ha sido facilitada principalmente por la evolución de nichos hidrológicos dependientes de la niebla. En consonancia, predecimos que las especies que habitan la costa mostrarán valores de D-excess significativamente más altos, reflejando una mayor dependencia de la niebla oceánica enriquecida isotópicamente. Además, esperamos que las especies distribuidas en gradientes geográficos y topográficos más amplios, particularmente aquellas que abarcan transiciones de regímenes dominados por niebla a aquellos basados en precipitaciones, exhiban mayor varianza isotópica, indicativa de estrategias mixtas de uso del agua. Finalmente, anticipamos que la variación en arquitectura de raíces (fibrosas, pivotantes, tuberosas) y factores geográficos (latitud, longitud, altitud, distancia a la costa, índices topográficos) predecirán significativamente las firmas isotópicas, reflejando adaptación mediada por rasgos a la heterogeneidad espacial en la disponibilidad de humedad. Esta lógica se basa en evidencia previa que destaca la importancia de la niebla como fuente de humedad crítica en zonas hiperáridas (Squeo et al., 1999) y su rol central en la estructura de ecosistemas dependientes de niebla (Schulz et al., 2011; Zhang et al., 2023).

Además, los patrones biogeográficos de endemismo de los cactus a lo largo de gradientes climáticos y latitudinales en el Atacama (Guerrero et al., 2011b) enfatizan el papel de la heterogeneidad hidrológica en la distribución y diversificación de especies. Estas predicciones también se sustentan en investigaciones que muestran que las plantas del desierto frecuentemente dependen de múltiples fuentes de agua para sobrevivir a sequías prolongadas (Rundel et al. 1991; Mourelle & Ezcurra, 1997) y que la niebla, lluvia y nieve pueden distinguirse isotópicamente mediante trazadores (Aravena et al., 1989; Voigt et al., 2023).

2.2 Materiales y Métodos

2.2.1 Área de estudio y muestreo de plantas y fuentes de agua

El presente estudio incluyó las especies del género *Erioseya* a lo largo de su rango de distribución en Chile y Argentina. En Chile abarcó un gradiente latitudinal de aproximadamente 1800 km desde Alto Patache (20°48'55.08"S, 70°9'42.12"W) hasta la

región del Maule (35°33'29.95"S, 72°36'55.30"W). Por otra parte, en Argentina abarcó un gradiente latitudinal de aproximadamente 1000 km desde la provincia de Salta (24°24'4.53"S, 65°46'31.17"W) hasta la provincia de Mendoza (32°59'50.08"S, 69°10'27.85"W) (Fig. 1A).

Las especies de *Eriosyce* que se distribuyen en el norte de Chile desde Alto Patache (20°48'55.08"S, 70° 9'42.12"W) hasta El Teniente (30°59'53.90"S, 71°38'56.40"W) habitan zonas áridas a hiperáridas, distribuyéndose desde áreas costeras hasta la cordillera de los Andes, entre los 0 y 1800 m de altitud (Fig. 1A). El clima del Desierto de Atacama, modelado por el anticiclón subtropical del Pacífico suroriental, se caracteriza por una precipitación mínima, concentrada principalmente en el invierno austral (mayo-septiembre) (Garreaud & Ruttlant, 1996; Schulz et al., 2011). En las zonas costeras, la neblina advección aportó humedad crítica para la vegetación local (Richter, 1981), mientras que eventos esporádicos de precipitación favorecieron la reproducción de las especies y el mantenimiento del banco de semillas. Por otra parte, las especies de *Eriosyce* que se distribuyen en la zona centro-sur de Chile, desde la Región de Coquimbo hasta la Región del Maule, habitan predominantemente ambientes de clima mediterráneo, caracterizados por una marcada estacionalidad con inviernos húmedos y veranos secos, con precipitaciones anuales que varían entre 150 y 800 mm, concentradas entre mayo y agosto (Arroyo et al., 1996; Larridon et al., 2014). Estas especies se desarrollan en una matriz heterogénea de matorral esclerófilo, bosques abiertos y formaciones rocosas o pedregosas, entre los 0 y 2400 m de altitud (Guerrero et al., 2011; Villalobos-Barrantes et al., 2024). Esta zona forma parte de un hotspot de biodiversidad, caracterizado por altos niveles de endemismo, influenciado por eventos climáticos del Cuaternario que promovieron ciclos de expansión y contracción de rangos de distribución, generando diferenciación genética y procesos de especiación en el grupo (Meriño et al., 2024; Larridon et al., 2014).

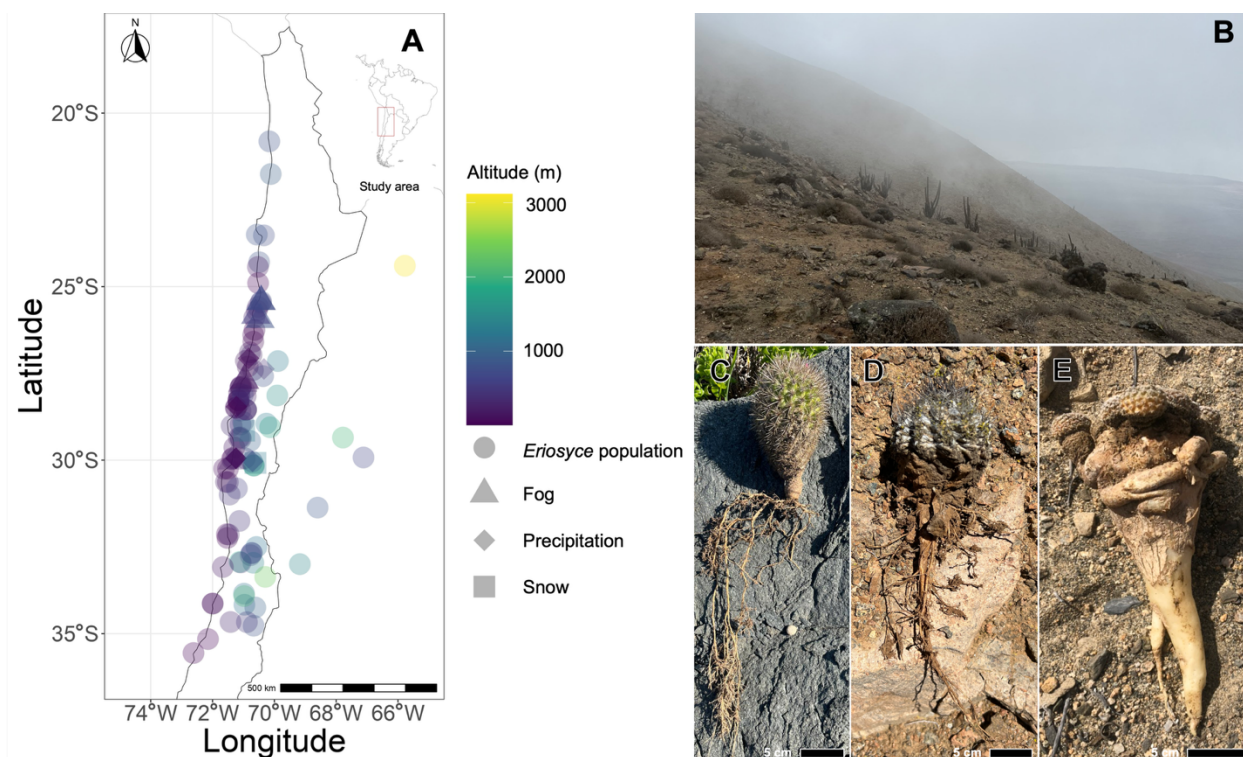


Figura 2.1. Distribución de las poblaciones de *Eriosyce* (n = 92) en Chile y Argentina y de las fuentes de agua muestreadas (A). Hábitat de *E. recondita* en el oasis de niebla de Morro Moreno con alta densidad de niebla (B). Raíz fibrosa de *E. litoralis* (C), raíz pivotante de *E. paucicostata* subsp. *echinus* (D), y raíz tuberosa de *E. krausii* (E).

El muestreo de especies se efectuó durante los años 2021, 2022 y 2023. Se estudiaron 92 poblaciones en total, que representaron 76 taxones, incluyendo todas las especies reconocidas dentro del género según la clasificación propuesta por Walter y Guerrero (2022). Entre ellas, *E. aurata* var. *aurata*, con el rango de distribución más amplio, fue muestreada en seis poblaciones distintas. En cambio, *E. litoralis* estuvo representada por tres poblaciones, mientras que *E. calderana*, *E. duripulpa*, *E. odieri*, *E. recondita*, *E. rodentiophila*, *E. taltalensis*, *E. aconcaguensis*, *E. armata* y *E. subgibbosa* fueron muestreadas en dos poblaciones cada una. Para el resto de los taxones, el muestreo se limitó a una población por especie (Tabla 1).

Con el objetivo de caracterizar la composición isotópica, se recolectó tejido de la raíz de al menos cinco individuos adultos por población, todos en estado vegetativo o con evidencia de reproducción (Tabla 1). Esta estrategia permitió estandarizar el estado fenológico de los individuos, reduciendo la variabilidad potencial en los patrones de absorción de agua asociados al desarrollo. La selección de individuos adultos también contribuyó a disminuir la variabilidad, dado que estas plantas tienden a exhibir estrategias de uso de agua más estables en comparación con individuos juveniles o senescentes. En poblaciones con muy baja densidad de individuos, como *E. paucicostata* subsp.

floccosa, *E. taltalensis* subsp. *pygmaea* y *E. caligophila*, el material vegetal se recolectó de un único individuo (Tabla 1). Asimismo, se procuró minimizar el riesgo de fraccionamiento isotópico por evaporación del agua en las raíces, asegurando que el material recolectado reflejara adecuadamente las principales fuentes de agua utilizadas por las plantas.

Las muestras de agua de lluvia y nieve se recolectaron durante eventos de precipitación ocurridos en el invierno de 2022. Las muestras de lluvia se obtuvieron en junio en la región de Coquimbo (La Serena y Vicuña, valle del Elqui) y en julio en la región de Atacama (Huasco, Copiapó, Caldera y Chañaral). La recolección se realizó utilizando bolsas zip-lock nuevas, expuestas directamente a la lluvia para evitar contaminación, hasta alcanzar al menos 1 ml de agua. Las muestras de nieve se obtuvieron en la región de Coquimbo, mediante la inserción directa de viales de vidrio en la nieve hasta recolectar al menos 1 ml. Las muestras de niebla se recolectaron a partir del agua condensada en señales de tránsito, atrapanieblas y vegetación en sectores con alta presencia de niebla, hasta alcanzar al menos 1 ml de agua.

Todas las muestras de agua y raíces se almacenaron en viales de vidrio especializados (Labco Exetainer®, número de producto 737W) y se mantuvieron inicialmente en una conservadora portátil a -5 °C durante su transporte al laboratorio. Posteriormente, se congelaron a -20 °C hasta su análisis isotópico. Estos viales fueron específicamente recomendados por el laboratorio encargado de la extracción criogénica y el análisis isotópico (Global Institute for Water Security, University of Saskatchewan, Canadá), debido a su diseño, el cual garantiza la integridad de las muestras al evitar la contaminación bajo condiciones extremas de temperatura, siendo la opción más adecuada para preservar la calidad del material. Este procedimiento estandarizado aseguró resultados consistentes y confiables a lo largo del proceso analítico.

El agua contenida en el tejido vegetal se extrajo mediante la técnica de destilación criogénica al vacío, según el protocolo propuesto por Koeniger et al. (2011). Esta técnica utilizó un sistema compuesto por unidades independientes de extracción y recolección, formadas por dos viales de vidrio Labco conectados por un capilar de acero inoxidable (2.00 × 0.95 mm). Las muestras se calentaron a 90 °C durante 25 minutos bajo una presión de vacío de 87 Pa. La fracción volátil se vaporizó y se condensó en un segundo vial Exetainer, colocado en un baño de nitrógeno líquido (-196 °C). Posteriormente, las muestras se descongelaron a temperatura ambiente en condiciones selladas, y el agua extraída fue transferida y almacenada para su posterior análisis isotópico.

Tabla 2.1. Valores medios isotópicos de las poblaciones de *Eriosyce* (n = 92), amplitud del nicho según el Área Total (TA), el Área de la Elipse Estándar (SEA), el Área de la Elipse Estándar corregida (SEAc) y el tipo de raíz (fibrosa, pivotante y tuberosa).

Species populations	$\delta^{18}\text{O} \text{ ‰}$ (Mean $\pm$ SD)	$\delta^2\text{H} \text{ ‰}$ (Mean $\pm$ SD)	D-excess ‰ (Mean $\pm$ SD)	TA	SEA	SEAc	Distance from the coast	Root type	n
<i>E. aspillagae</i> subsp. <i>aspillagae</i>	1,1 $\pm$ 0,77	0,29 $\pm$ 2,31	-8,51 $\pm$ 4,88	4,43	4,11	5,48	Costa	Fibrosa	5
<i>E. aspillagae</i> subsp. <i>maechlerorum</i>	5,22 $\pm$ 0,52	12,77 $\pm$ 4,68	-28,95 $\pm$ 3,59	5,24	5,6	7,47	Costa	Fibrosa	5
<i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	4,11 $\pm$ 0,56	10,18 $\pm$ 1,66	-22,7 $\pm$ 5,4	2,07	2,63	3,94	Costa	Fibrosa	4
<i>E. chilensis</i> var. <i>chilensis</i>	1,19 $\pm$ 1,8	-2,38 $\pm$ 10,85	-11,87 $\pm$ 6,22	25,59	24,49	32,65	Costa	Fibrosa	5
<i>E. litoralis</i> (pop. 2)	5,68 $\pm$ 1,39	12,78 $\pm$ 2,47	-32,66 $\pm$ 9,93	7,99	8,84	13,27	Costa	Fibrosa	4
<i>E. litoralis</i> (pop. 3)	7,73 $\pm$ 3,77	12,30 $\pm$ 9,24	-49,49 $\pm$ 21,06	13,34	17,57	26,36	Costa	Fibrosa	4
<i>E. mutabilis</i>	2,36 $\pm$ 1,32	5,87 $\pm$ 3,95	-12,99 $\pm$ 7,64	16,37	9,38	10,94	Costa	Fibrosa	8
<i>E. nigrihorrida</i>	3,82 $\pm$ 1,07	8,98 $\pm$ 3,91	-21,63 $\pm$ 4,74	2,31	2,03	2,707	Costa	Fibrosa	5
<i>E. rodentiophila</i> (pop. 1)	2,71 $\pm$ 1,95	9,36 $\pm$ 5,05	-12,32 $\pm$ 13,77	37,69	26,71	32,05	Costa	Fibrosa	7
<i>E. rodentiophila</i> (pop. 2)	0,13 $\pm$ 1,25	-8,41 $\pm$ 5,31	-9,45 $\pm$ 5,37	10,04	7,58	9,48	Costa	Fibrosa	6
<i>E. subgibbosa</i> (pop. 1)	11,33 $\pm$ 1,41	30,95 $\pm$ 4,63	-59,7 $\pm$ 6,98	6,29	5,95	7,93	Costa	Fibrosa	5
<i>E. subgibbosa</i> (pop. 2)	1,83 $\pm$ 1,34	5,96 $\pm$ 5,14	-8,68 $\pm$ 7,92	15,5	15,16	20,21	Costa	Fibrosa	5
<i>E. tubersulcata</i>	6,95 $\pm$ 1,83	10,13 $\pm$ 6,25	-45,44 $\pm$ 9,38	15,88	15,28	20,38	Costa	Fibrosa	5
<i>E. wagenknechtii</i>	4,74 $\pm$ 1,02	14,60 $\pm$ 3,32	-23,28 $\pm$ 5,14	4,23	3,62	4,82	Costa	Fibrosa	5
<i>E. calderana</i> (pop. 1)	3,02 $\pm$ 2,56	1,22 $\pm$ 6,41	-22,94 $\pm$ 15,15	22,43	24,55	32,74	Costa	Pivotante	5
<i>E. calderana</i> (pop. 2)	2,71 $\pm$ 2,72	-2,34 $\pm$ 5,36	-24,02 $\pm$ 16,47	5,79	5,80	7,73	Costa	Pivotante	5
<i>E. odieri</i> (pop. 1)	3,14 $\pm$ 1,44	4,10 $\pm$ 4,29	-21,04 $\pm$ 7,71	6,68	7,02	10,53	Costa	Pivotante	4
<i>E. odieri</i> (pop. 2)	4,53 $\pm$ 1,04	4,41 $\pm$ 5,74	-31,83 $\pm$ 6,29	13,79	14,17	18,89	Costa	Pivotante	5
<i>E. paucicostata</i> subsp. <i>echinus</i>	6,07 $\pm$ 1,61	20,03 $\pm$ 9,78	-28,51 $\pm$ 6,06	18,20	22,35	33,52	Costa	Pivotante	4
<i>E. paucicostata</i> subsp. <i>floccosa</i>	5,81	29,98	-16,50	-	-	-	Costa	Pivotante	1
<i>E. paucicostata</i> subsp. <i>paucicostata</i>	4,83 $\pm$ 1,57	21,70 $\pm$ 4,08	-16,90 $\pm$ 9,39	11,43	10,79	14,38	Costa	Pivotante	5
<i>E. sociabilis</i>	4,12 $\pm$ 1,21	10,48 $\pm$ 4,01	-22,508 $\pm$ 7,54	11,2	11,1	14,811	Costa	Pivotante	5
<i>E. taltalensis</i> subsp. <i>pygmaea</i>	7,69	25,7	-35,82	-	-	-	Costa	Pivotante	1

Species populations	$\delta^{18}\text{O} \text{‰}$ (Mean $\pm$ SD)	$\delta^2\text{H} \text{‰}$ (Mean $\pm$ SD)	D-excess ‰ (Mean $\pm$ SD)	TA	SEA	SEAc	Distance from the coast	Root type	n
<i>E. taltalensis</i> subsp. <i>taltalensis</i> (pop. 1)	4,88 $\pm$ 0,80	18,99 $\pm$ 4,05	-20,06 $\pm$ 4,21	6,78	6,56	8,758	Costa	Pivotante	5
<i>E. taltalensis</i> subsp. <i>taltalensis</i> (pop. 2)	7,93 $\pm$ 2,45	23,83 $\pm$ 8,15	-39,59 $\pm$ 11,91	15,26	16,57	22,09	Costa	Pivotante	5
<i>E. caligophila</i>	6,62	17,43	-35,53	-	-	-	Costa	Tuberosa	1
<i>E. crispa</i> subsp. <i>totalensis</i>	1,72 $\pm$ 1,47	-4,386 $\pm$ 5,64	-18,16 $\pm$ 6,82	9,26	9,33	12,445	Costa	Tuberosa	5
<i>E. crispa</i> var. <i>carrizalensis</i>	5,17 $\pm$ 1,01	12,44 $\pm$ 4,45	-28,95 $\pm$ 6,65	11,80	11,61	15,47	Costa	Tuberosa	5
<i>E. crispa</i> var. <i>huascensis</i>	6,36 $\pm$ 1,54	10,94 $\pm$ 4,75	-39,97 $\pm$ 7,85	6,60	6,34	8,46	Costa	Tuberosa	5
<i>E. duripulpa</i> (pop. 1)	0,88 $\pm$ 1,34	-5,98 $\pm$ 4,92	-13,05 $\pm$ 7,26	26,47	11,90	13,38	Costa	Tuberosa	10
<i>E. duripulpa</i> (pop. 2)	1,43 $\pm$ 1,36	-7,45 $\pm$ 4,88	-18,89 $\pm$ 7,24	10,88	11,09	14,79	Costa	Tuberosa	5
<i>E. esmeraldana</i>	10,59 $\pm$ 1,77	30,86 $\pm$ 5,93	-53,91 $\pm$ 8,83	8,78	11,22	16,82	Costa	Tuberosa	4
<i>E. glabrescens</i>	0,30 $\pm$ 1,27	-5,91 $\pm$ 4,53	-8,33 $\pm$ 5,88	8,31	4,49	5,055	Costa	Tuberosa	10
<i>E. iquiquensis</i>	6,97 $\pm$ 1,24	17,36 $\pm$ 3,61	-38,41 $\pm$ 10,58	19,4	14,13	17,662	Costa	Tuberosa	6
<i>E. krausii</i>	3,76 $\pm$ 0,96	18,24 $\pm$ 5,95	-21,5 $\pm$ 6,7	15,53	15,14	20,192	Costa	Tuberosa	5
<i>E. malleolata</i>	5,48 $\pm$ 3,48	8,32 $\pm$ 14,35	-35,51 $\pm$ 15,19	87,65	58,90	63,11	Costa	Tuberosa	11
<i>E. napina</i> subsp. <i>challensis</i>	0,76 $\pm$ 0,85	-3,71 $\pm$ 5,09	-9,84 $\pm$ 3,08	2,12	2,29	3,055	Costa	Tuberosa	5
<i>E. napina</i> subsp. <i>llanensis</i>	3,92 $\pm$ 1,76	4,30 $\pm$ 5,34	-27,09 $\pm$ 8,89	5,77	5,29	7,05	Costa	Tuberosa	5
<i>E. napina</i> subsp. <i>napina</i>	1,13 $\pm$ 1,54	-2,53 $\pm$ 5,47	-11,64 $\pm$ 8,02	21,89	13,02	14,65	Costa	Tuberosa	10
<i>E. occulta</i>	7,12 $\pm$ 1,19	25,20 $\pm$ 5,57	-31,73 $\pm$ 5,35	10,12	9,91	13,22	Costa	Tuberosa	5
<i>E. recondita</i> (pop. 1)	8,64 $\pm$ 1,6	28,39 $\pm$ 4,92	-40,86 $\pm$ 8,58	11,64	10,30	13,73	Costa	Tuberosa	5
<i>E. recondita</i> (pop. 2)	2,84 $\pm$ 0,76	7,97 $\pm$ 2,72	-14,72 $\pm$ 5,09	9,62	5,37	6,04	Costa	Tuberosa	10
<i>E. setosiflora</i>	2,66 $\pm$ 1,37	2,69 $\pm$ 4,36	-18,61 $\pm$ 7,29	10,63	8,04	10,05	Costa	Tuberosa	6
<i>E. tenebrica</i>	6,04 $\pm$ 0,90	9,22 $\pm$ 2,68	-39,08 $\pm$ 7,22	6,06	7,47	11,21	Costa	Tuberosa	4
<i>E. villosa</i>	-1,43 $\pm$ 1,33	-12,48 $\pm$ 12,03	-0,98 $\pm$ 4,48	20,63	18,59	24,79	Costa	Tuberosa	5
<i>E. aconcaguensis</i> (pop. 2)	4,81 $\pm$ 1,93	-4,27 $\pm$ 5,36	-42,71 $\pm$ 13,35	23,54	27,4	41,1	Valle Central	Fibrosa	4
<i>E. armata</i> (pop. 1)	6,88 $\pm$ 2,99	-18,61 $\pm$ 9,54	-73,68 $\pm$ 20,1	131,52	73,73	84,26	Valle Central	Fibrosa	9
<i>E. atroviridis</i>	4,03 $\pm$ 0,70	23,82 $\pm$ 2,85	-8,47 $\pm$ 5,09	5,67	5,69	7,596	Valle Central	Fibrosa	5
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 1)	2,09 $\pm$ 0,68	-8,2 $\pm$ 6,52	-24,9 $\pm$ 1,3	1,00	1,21	1,81	Valle Central	Fibrosa	4
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 5)	7,65 $\pm$ 1,41	8,37 $\pm$ 3,16	-52,86 $\pm$ 8,31	2,32	2,81	4,21	Valle Central	Fibrosa	4

Species populations	$\delta^{18}\text{O} \text{ ‰}$ (Mean $\pm$ SD)	$\delta^2\text{H} \text{ ‰}$ (Mean $\pm$ SD)	D-excess ‰ (Mean $\pm$ SD)	TA	SEA	SEAc	Distance from the coast	Root type	n
<i>E. castanea</i>	9,64 $\pm$ 1,62	8,47 $\pm$ 3,59	-68,67 $\pm$ 9,73	3,93	7,13	14,26	Valle Central	Fibrosa	3
<i>E. choapensis</i>	8,63 $\pm$ 2,48	11,75 $\pm$ 10,19	-57,33 $\pm$ 10,48	22,98	22,09	29,45	Valle Central	Fibrosa	5
<i>E. coimasensis</i>	11,05 $\pm$ 2,71	6,85 $\pm$ 6,76	-81,58 $\pm$ 22,4	71,87	57,48	76,64	Valle Central	Fibrosa	5
<i>E. engleri</i>	-2,06 $\pm$ 1,77	-22,61 $\pm$ 5,21	-6,16 $\pm$ 10,16	15,63	15,41	20,55	Valle Central	Fibrosa	5
<i>E. eriosizoides</i>	13,88 $\pm$ 1,15	24,6 $\pm$ 5,5	-86,46 $\pm$ 5,55	9,75	11,13	16,7	Valle Central	Fibrosa	4
<i>E. garaventae</i>	2,42 $\pm$ 6,79	-16,49 $\pm$ 18,08	-35,87 $\pm$ 36,95	49,82	90,36	180,71	Valle Central	Fibrosa	3
<i>E. kunzei</i>	2,00 $\pm$ 2,15	-13,06 $\pm$ 4,93	-29,08 $\pm$ 12,6	7,65	9,75	14,629	Valle Central	Fibrosa	4
<i>E. limariensis</i>	1,50 $\pm$ 0,38	-8,21 $\pm$ 0,69	-20,21 $\pm$ 2,37	0,01	0,01	0,01	Valle Central	Fibrosa	2
<i>E. litoralis</i> (pop. 1)	4,91 $\pm$ 0,97	8,94 $\pm$ 5,33	-30,35 $\pm$ 2,72	3,47	3,05	4,07	Valle Central	Fibrosa	5
<i>E. orientalis</i>	4,32 $\pm$ 2,07	-5,73 $\pm$ 4,65	-40,29 $\pm$ 12,27	67,29	37,66	43,94	Valle Central	Fibrosa	3
<i>E. robusta</i>	10,51 $\pm$ 3,69	12,5 $\pm$ 11,53	-71,61 $\pm$ 18,1	13,93	13,57	18,1	Valle Central	Fibrosa	5
<i>E. clavata</i>	4,32 $\pm$ 4,23	1,20 $\pm$ 15,93	-33,41 $\pm$ 20,31	92,49	84,83	113,114	Valle Central	Pivotante	5
<i>E. aerocarpa</i>	4,32 $\pm$ 1,39	3,26 $\pm$ 4,97	-31,33 $\pm$ 7,41	12,49	11,56	15,41	Valle Central	Tuberosa	5
<i>E. crispa</i> subsp. <i>crispa</i>	6,12 $\pm$ 2,20	14,37 $\pm$ 5,71	-34,63 $\pm$ 12,64	17,00	16,44	21,92	Valle Central	Tuberosa	5
<i>E. fankhauseri</i>	1,32 $\pm$ 1,31	-8,73 $\pm$ 4,28	-19,33 $\pm$ 7,28	11,42	9,56	12,757	Valle Central	Tuberosa	5
<i>E. fulva</i>	0,79 $\pm$ 3,00	-9,02 $\pm$ 8,70	-15,39 $\pm$ 15,58	26,75	16,8	19,201	Valle Central	Tuberosa	9
<i>E. heinrichiana</i>	2,06 $\pm$ 2,95	-9,02 $\pm$ 8,81	-20,72 $\pm$ 13,77	17,39	15,11	20,148	Valle Central	Tuberosa	5
<i>E. jussieu</i>	7,10 $\pm$ 1,78	5,57 $\pm$ 7,07	-51,24 $\pm$ 7,34	5,26	5,99	7,98	Valle Central	Tuberosa	5
<i>E. napina</i> subsp. <i>lembcke</i>	0,764 $\pm$ 0,97	-8,08 $\pm$ 4,88	-14,19 $\pm$ 6,11	23,73	11,73	13,199	Valle Central	Tuberosa	10
<i>E. riparia</i>	5,93 $\pm$ 1,65	3,29 $\pm$ 5,77	-44,14 $\pm$ 8,27	14,07	12,25	16,33	Valle Central	Tuberosa	5
<i>E. senilis</i>	4,41 $\pm$ 1,48	0,31 $\pm$ 1,93	-34,97 $\pm$ 13,78	-	-	-	Valle Central	Tuberosa	3
<i>E. simulans</i>	3,06 $\pm$ 1,44	-4,09 $\pm$ 5,13	-28,64 $\pm$ 9,83	22,07	19,75	26,334	Valle Central	Tuberosa	5
<i>E. spectabilis</i>	3,42 $\pm$ 2,33	3,04 $\pm$ 7,12	-24,32 $\pm$ 12,17	20,49	17,83	23,77	Valle Central	Tuberosa	5
<i>E. vallenarensis</i>	-1,41 $\pm$ 2,00	-18,27 $\pm$ 5,36	-6,93 $\pm$ 10,83	7,67	7,32	9,762	Valle Central	Tuberosa	5
<i>E. aconcaguensis</i> (pop. 1)	11,43 $\pm$ 0,86	7,2 $\pm$ 4,91	-84,26 $\pm$ 9,07	14,15	13,03	17,38	Andes	Fibrosa	5
<i>E. andicola</i>	9,6 $\pm$ 0,44	16,84 $\pm$ 2,22	-59,96 $\pm$ 2,84	1,36	2,47	4,94	Andes	Fibrosa	3
<i>E. andreaeana</i>	1,61 $\pm$ 0,4	-4,31 $\pm$ 4,58	-17,19 $\pm$ 4,93	5,16	5,61	8,41	Andes	Fibrosa	4

Species populations	$\delta^{18}\text{O} \text{‰}$ (Mean $\pm$ SD)	$\delta^2\text{H} \text{‰}$ (Mean $\pm$ SD)	D-excess ‰ (Mean $\pm$ SD)	TA	SEA	SEAc	Distance from the coast	Root type	n
<i>E. armata</i> (pop. 2)	9,96 $\pm$ 2,7	5,76 $\pm$ 8,79	-73,9 $\pm$ 13,96	34,18	29,08	38,77	Andes	Fibrosa	5
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 2)	11,92 $\pm$ 7,67	4,18 $\pm$ 17,43	-91,14 $\pm$ 49,09	235,94	265,53	398,30	Andes	Fibrosa	4
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 3)	9,37 $\pm$ 6,66	-12,12 $\pm$ 29,71	-87,11 $\pm$ 29,43	294,73	268,10	335,13	Andes	Fibrosa	6
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 4)	8,5 $\pm$ 3,47	-15,07 $\pm$ 14,98	-83,07 $\pm$ 14,35	29,65	26,41	35,22	Andes	Fibrosa	6
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 6)	9,21 $\pm$ 5,36	-13,26 $\pm$ 18,45	-86,92 $\pm$ 25,28	93,43	72,69	87,23	Andes	Fibrosa	6
<i>E. aurata</i> var. <i>spinibarbis</i>	6,95 $\pm$ 4,87	-13,01 $\pm$ 14,70	-68,65 $\pm$ 17,35	55,95	50,08	66,786	Andes	Fibrosa	5
<i>E. bulbocalyx</i>	3,28 $\pm$ 1,27	4,31 $\pm$ 4,51	-21,93 $\pm$ 6,52	7,98	8,43	12,64	Andes	Fibrosa	4
<i>E. curvispina</i>	9,94 $\pm$ 3,42	-2,5 $\pm$ 12,81	-82,05 $\pm$ 16,41	64,48	54,14	72,18	Andes	Fibrosa	5
<i>E. grandiflora</i>	13,07 $\pm$ 2,9	14,95 $\pm$ 12,31	-89,58 $\pm$ 11,74	31,56	28,56	38,08	Andes	Fibrosa	5
<i>E. marksiana</i> var. <i>lissocarpa</i>	10,08 $\pm$ 7,48	0,59 $\pm$ 24,53	-80,03 $\pm$ 35,38	32,1	33,21	44,28	Andes	Fibrosa	5
<i>E. marksiana</i> var. <i>marksiana</i>	9,82 $\pm$ 2,55	8,21 $\pm$ 7,95	-70,35 $\pm$ 12,77	12,49	13,97	18,63	Andes	Fibrosa	5
<i>E. strausiana</i>	-4,02 $\pm$ 2,71	-62,1 $\pm$ 12,83	-29,97 $\pm$ 10,22	32,67	33	44	Andes	Fibrosa	5
<i>E. umadeave</i>	13,16 $\pm$ 3,63	25,02 $\pm$ 12,37	-80,23 $\pm$ 17,1	29,29	28,39	37,86	Andes	Fibrosa	5
<i>E. villicumensis</i>	5,47 $\pm$ 2,21	1,65 $\pm$ 5,71	-42,13 $\pm$ 12,16	8,41	7,68	10,24	Andes	Fibrosa	5
<i>E. elquiensis</i>	8,36 $\pm$ 1,24	-8,45 $\pm$ 0,52	-75,29 $\pm$ 9,38	0,01	0,01	0,02	Andes	Tuberosa	2

2.2.2 Rasgos morfológicos de raíces

Los rasgos morfológicos de las raíces se midieron para cada planta mediante la excavación del sistema radicular y el uso de un caliper ($\pm 0,1$ cm). Específicamente, se midió el ancho de la raíz a 3 cm desde la base del tallo y la longitud de la raíz desde la base del tallo hasta la punta de la raíz. Siguiendo a Kattermann (1994), se identificaron tres tipos de raíces: fibrosas (todas las raíces equivalentes) (Fig. 2.1C), pivotantes (raíz principal diferenciada) (Fig. 2.1D) y tuberosas (raíces engrosadas de almacenamiento) (Fig. 2.1E). En los individuos con raíces fibrosas, se registró el ancho y la longitud de la raíz más larga. Las diferencias en la arquitectura y profundidad de las raíces reflejan estrategias divergentes de uso del agua y partición de recursos entre plantas coexistentes (Donovan & Ehleringer, 1994; Moreno-Gutiérrez et al., 2012). Los cactus típicamente poseen sistemas radiculares fibrosos, con raíces distribuidas en los primeros 1,5 m del suelo y que se extienden hasta 2,5 m horizontalmente, lo que permite la absorción de agua desde las reservas del suelo superficial y el aprovechamiento de lluvias limitadas en ambientes áridos (Snyman, 2006; Dubrovsky & North, 2002). Son menos comunes las especies con raíces axiales tuberosas para el almacenamiento de agua, un rasgo más prevalente en cactus chilenos como varias especies de *Copiapoa* y *Eriosyce* (Ritter, 1980; Kattermann, 1994).

2.2.3 Variables geográficas y climáticas

Para cada población, los individuos muestreados fueron georreferenciados, lo que permitió registrar su longitud, latitud, altitud y distancia a la costa. La distancia a la costa se dividió en tres clases según la ubicación de cada población. Las poblaciones localizadas entre 0 y 12 km del litoral se clasificaron como costeras si se encontraban entre la costa y la Cordillera de la Costa. Aquellas entre 13 y 56 km fueron clasificadas como poblaciones de valle central si no se encontraban en la Cordillera de la Costa ni en la de los Andes para las poblaciones del norte de Chile. En cambio, para las del centro y sur, las poblaciones de valle central se localizaron entre 36 km hasta 68 km aproximadamente. Por su parte, las poblaciones del norte que habitaban áreas a más de 60 km y hasta 130 km del mar se consideraron poblaciones andinas, basándose en su localización en la Cordillera de los Andes, mientras que aquellas de la zona centro y sur se encontraron en la cordillera de los Andes a más de 77 km. Todas las poblaciones de especies argentinas se clasificaron como andinas debido a que se localizan sobre la cordillera de los Andes entre los 200 km y 490 km desde la costa.

Los datos de ocurrencia de cada población muestreada de *Eriosyce* se utilizaron para extraer variables bioclimáticas de la base de datos WorldClim a una resolución de 30 segundos de arco (versión 2.1, 2020) (Fick & Hijmans, 2017; Pliscoff et al., 2014), índices de aridez a 30 segundos de arco de la base de datos Global Aridity Index and

Potential Evapotranspiration (ET0) (versión 3, 2022) (Zomer et al., 2022), frecuencias de nubosidad basadas en promedios mensuales de 1 km² derivados de 15 años de datos MODIS de resolución moderada dos veces al día (Wilson & Jetz, 2016), e índices de posición topográfica a una resolución de 1 km de la base de datos del proyecto EarthEnv (Amatulli et al., 2018). Estas variables se seleccionaron por su importancia como determinantes de la distribución de la vegetación, procesos ecológicos y déficit hídrico que influyen en el crecimiento potencial de la vegetación en zonas hiperáridas. Las frecuencias de nubosidad impactan significativamente los ecosistemas costeros al introducir humedad a través de densos bancos de niebla, incrementando así la disponibilidad hídrica para las plantas (Gonzales et al., 2023; Villalobo-Lopez et al., 2024). Se realizaron pruebas de correlación de Pearson usando las variables extraídas con la función cor en R (R Core Team 2024), y posteriormente se eliminaron las variables altamente correlacionadas ($r > 0,7$). Finalmente, se retuvieron las variables temperatura media anual (BIO1), precipitación anual (BIO12), latitud, longitud, altitud, distancia a la costa e índices de posición topográfica para los análisis de factores determinantes.

2.2.4 Análisis de isótopos estables

El $\delta^2\text{H}$ del agua fue determinado mediante la reducción del agua a hidrógeno por reacción con cromo elemental, siguiendo el método de Morrison et al. (2001). En términos generales, se inyectaron 0,8 μL de agua en un reactor de cuarzo que contenía cromo elemental a 103 °C. El gas H_2 resultante fue separado en una columna de cromatografía de gases con tamiz molecular de 1 m y posteriormente introducido en un espectrómetro de masas de razón isotópica (IRMS) Elemental Isoprime. Para minimizar efectos de memoria, se inyectaron dos réplicas de cada muestra, descartándose la primera medición. Los valores crudos de delta obtenidos para el hidrógeno medido se normalizaron a las escalas Vienna Standard Mean Ocean Water y Standard Light Antarctic Precipitation (VSMOW-SLAP) mediante el análisis de dos aguas calibradas. Para $\delta^{18}\text{O}$ se utilizó la técnica de equilibrio $\text{CO}_2\text{-H}_2\text{O}$ de Epstein & Mayeda (1953). Todas las equilibraciones $\text{CO}_2\text{-H}_2\text{O}$ se realizaron a 25 °C utilizando un dispositivo Micromass multi-flow conectado a un IRMS Elemental Isoprime. Los resultados se expresaron en relación con la escala VSMOW-SLAP.

Las razones isotópicas de hidrógeno y oxígeno se obtuvieron a partir del análisis mediante la fórmula:

$$\delta^{\text{NE}} = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}} - 1) \times 1000$$

donde N es el isótopo pesado del elemento E, y R es la relación entre el isótopo pesado y el ligero ($^2\text{H}/^1\text{H}$ o $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$). Todos los análisis se realizaron en el McDonnell Hillslope Hydrology Lab - Global Institute for Water Security | University of Saskatchewan (usask.ca), Canadá.

Adicionalmente, se calculó el exceso de deuterio (D-excess) utilizando la fórmula:

$$\text{D-excess} = \delta^2\text{H} - 8 \times \delta^{18}\text{O},$$

el cual es un parámetro utilizado para evaluar desviaciones en los isótopos del agua respecto a la línea meteórica global (GMWL; Dansgaard, 1964). El D-excess representa el exceso de fraccionamiento resultante de eventos de evaporación distintos al supuesto por la línea meteórica (un evento de evaporación y uno de condensación). La línea meteórica local fue construida ajustando los datos de fuentes hídricas a una regresión lineal. Asimismo, se construyó la línea meteórica global a partir de los datos isotópicos de fuentes de agua usando la ecuación $\delta^2\text{H} = 8 \times \delta^{18}\text{O} + 10$ en R (R Core Team, 2024).

Para calcular la amplitud de nicho, se utilizó el paquete SIBER (Jackson et al., 2011). Los valores individuales fueron representados por especie en el espacio isotópico $\delta^2\text{H}$ vs. $\delta^{18}\text{O}$. Se calculó el Área Total del polígono convexo (TA) para todas las poblaciones, como una medida del espacio total de nicho ocupado y, por tanto, una aproximación de la extensión total de diversidad trófica dentro de una red alimentaria. Además, se estimaron las Áreas Elípticas Estándar corregidas (SEAc), utilizadas para comparar especies con diferentes tamaños de muestra, incluyendo muestras pequeñas (Jackson et al., 2011). Estas distribuciones pueden ser usadas para calcular distribuciones de probabilidad de áreas elípticas estándar con el fin de comparar amplitudes de nicho para una sola especie o entre múltiples grupos o especies.

La contribución relativa de diferentes fuentes de agua fue estimada mediante modelos de mezcla bayesianos para datos isotópicos estables usando el paquete MixSIAR (Stock et al., 2018). El modelo utilizó los valores isotópicos del agua en las raíces ($\delta^2\text{H}$ y $\delta^{18}\text{O}$) de cada individuo como "consumidores", y los valores isotópicos de cada muestra de agua como "fuentes". Las poblaciones fueron agrupadas según el tipo de raíz (fibrosa, pivotante y tuberosa) y la distancia a la costa (Costa, Valle Central y Cordillera de los Andes). El modelo MixSIAR se ejecutó considerando tres fuentes de agua distintas (lluvia, niebla y nieve). Las suposiciones del modelo incluían que tanto las muestras de consumidores como las de fuentes seguían distribuciones gaussianas, con errores residuales y de proceso. Estos errores fueron tratados mediante los parámetros `resid_err` y `process_err`. Se utilizó una distribución a priori no informativa o generalista, es decir, no se asumió información previa específica sobre los parámetros del modelo. Se aplicó la priorización `alpha.prior = 1`, un enfoque común para distribuciones a priori no informativas en modelos bayesianos. Las fuentes fueron ponderadas con base en las distribuciones de probabilidad posterior obtenidas a través de simulaciones de Markov Chain Monte Carlo (MCMC). Estas ponderaciones reflejan la contribución relativa de cada fuente de agua a la composición isotópica observada en las raíces, y se derivan de las muestras MCMC para cada fuente después de ejecutar el modelo. En este estudio,

el modelo estimó las contribuciones de tres fuentes de agua distintas (lluvia, niebla y nieve) mediante el análisis de datos isotópicos de cada fuente y de muestras radiculares correspondientes a cada individuo dentro de las poblaciones.

Los valores isotópicos se relacionaron con la morfología radicular (fibrosa, pivotante y tuberosa) y se evaluaron a lo largo de gradientes geográficos. Para evaluar si el nicho hidrológico está vinculado a rasgos morfofuncionales críticos para sobrevivir en condiciones hiperáridas, y para considerar efectos geográficos y filogenéticos, se emplearon modelos de mínimos cuadrados filogenéticos generalizados (PGLS; Pagel, 1999; Blomberg & Garland, 2002) basados en la filogenia de Guerrero et al. (2019). Específicamente, las concentraciones isotópicas de D-excess se relacionaron contra ancho y largo de raíz, temperatura media anual (BIO1), precipitación anual (BIO12), latitud, longitud, altitud, índice de aridez, distancia a la costa e índices de posición topográfica, usando el paquete Phytools (Revell, 2014) en R (R Core Team, 2024). Para comparar los valores de $\delta^2\text{H}$ y $\delta^{18}\text{O}$ entre fuentes de agua y los valores de $\delta^2\text{H}$, $\delta^{18}\text{O}$ y D-excess entre especies con distintos tipos de raíces y distancias a la costa, se realizaron análisis de varianza (ANOVA, función aov) en R. Se aplicaron las pruebas de Shapiro-Wilk (Royston, 1995) y de Levene (Noguchi & Gel, 2010; Gastwirth et al., 2009) para confirmar la normalidad y homocedasticidad de los residuos. Cuando se detectaron interacciones significativas, se aplicaron pruebas post hoc de Tukey HSD (función TukeyHSD). A menos que se indique lo contrario, los valores se presentan como medias $\pm$ error estándar.

2.3 Resultados

2.3.1 Caracterización del nicho isotópico y del exceso de deuterio

Se caracterizó el nicho isotópico de 468 individuos, representando 92 poblaciones, 76 taxones y 63 especies del género *Eriosyce*. Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ variaron entre -8,72‰ y 21,90‰ en todas las especies estudiadas (Fig. 2.2). Las especies con raíces tuberosas exhibieron diferencias significativas en cuanto a $\delta^{18}\text{O}$ con las especies de raíces fibrosas (diferencia media = 2,86‰; IC 95%: 1,912-3,814; p ajustada < 0,001) y no así con las especies de raíces pivotantes (diferencia media = 1,488 ‰; IC 95%: -0,063-3,039; p ajustada = 0,063). Por otro lado, no se observaron diferencias significativas entre las especies de entre las especies con raíces fibrosas y aquellas con raíces pivotantes (diferencia media = 1,375‰; IC 95%: -0,159-2,908; p ajustada = 0,089). Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ fueron similares entre las especies costeras y las del valle central (diferencia media = 0,41‰; IC 95%: -0,59-1,40; p ajustada = 0,60). Sin embargo, las especies que habitan la Cordillera de los Andes mostraron concentraciones de $\delta^{18}\text{O}$ distintas respecto a aquellas del valle central (diferencia media = 4,05 ‰; IC 95%: 2,76-5,34; p ajustada <

0,001) y de la zona costera (diferencia media = 4,46 ‰; IC 95%: 3,26-5,65; p ajustada < 0,001).

En cuanto a los valores de $\delta^2\text{H}$, estos oscilaron entre -81,99‰ y 39,56‰ en todas las especies estudiadas (Fig. 2.2). Las especies con raíces pivotantes mostraron valores de $\delta^2\text{H}$ significativamente distintos en comparación con las de raíces fibrosas (diferencia media = 11,49‰; IC 95%: 5,72-17,26; p ajustada < 0,001) y raíces tuberosas (diferencia media = 9,64‰; IC 95%: 3,80-15,47; p ajustada < 0,001), mientras que no se hallaron diferencias significativas entre estos dos últimos tipos (diferencia media = 1,85‰; IC 95%: -1,73-5,43; p ajustada = 0,44). Las especies costeras presentaron valores de $\delta^2\text{H}$ distintos de aquellos registrados en las especies del valle central (diferencia media = 9,54‰; IC 95%: 5,79-13,28; p ajustada < 0,001) y de la Cordillera de los Andes (diferencia media = 10,57‰; IC 95%: 6,08-15,05; p ajustada < 0,001). Al contrario, no se observaron diferencias significativas entre las especies del valle central y las de la Cordillera de los Andes (diferencia media = 1,03‰; IC 95%: -3,82-5,88; p ajustada = 0,87).

Los valores de D-excess variaron entre -136,99‰ en un individuo de *E. marksiana* var. *lissocarpa* y 6,84‰ en un individuo de *E. engleri*. *E. aurata* var. *aurata* (población 2) presentó el valor medio de D-excess más negativo (-91,14 ± 49,09‰) (Tabla 2.1) y el nicho isotópico más amplio, lo que sugiere un nicho hidrológico distintivo (TA = 235,9, SEAc = 398,30), mientras que *E. villosa* tuvo el valor de D-excess más alto (-0,98 ± 4,48‰) (Tabla 2.1). Las especies con raíces fibrosas exhibieron valores de D-excess más negativos y diferentes que aquellas con raíces tuberosas (diferencia media = 24,75 ‰; IC 95%: 19,03-30,47; p ajustada < 0,001; Fig. 2.3A) y pivotantes (diferencia media = 22,48 ‰; IC 95%: 13,26-31,71; p ajustada < 0,001). En contraste, las especies con raíces tuberosas y pivotantes presentaron valores más positivos y similares entre sí (diferencia media = 2,27‰; IC 95%: -7,06-11,60; p ajustada = 0,84; Fig. 2.3A). Las especies distribuidas en zonas costeras y valles centrales mostraron valores de D-excess más positivos y diferentes (diferencia media = 12,79 ‰; IC 95%: 7,37-18,21; p ajustada < 0,001; Fig. 2.3B), mientras que las que habitan la Cordillera de los Andes presentaron valores más negativos y difieren de las de zonas costeras (diferencia media = 46,22‰; IC 95%: 39,71-52,72; p ajustada < 0,001; Fig. 2.3B) y valles centrales (diferencia media = 33,42‰; IC 95%: 26,39-40,45; p ajustada < 0,001; Fig. 2.3B, Fig. 2.4).

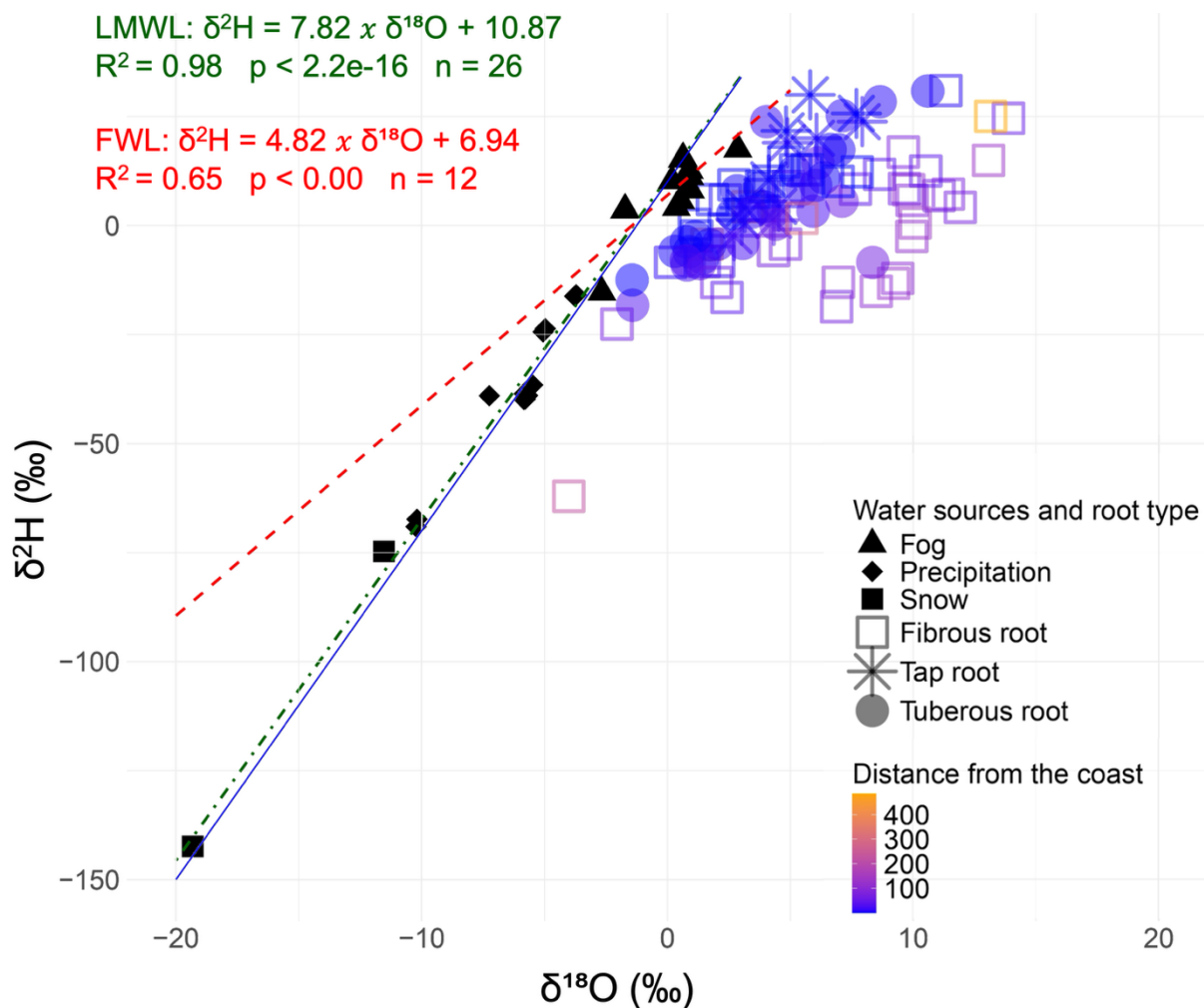


Figura 2.2. Valores isotópicos medios ($\delta^{18}\text{O}$ vs. $\delta^2\text{H}$) del agua de raíces de poblaciones de *Eriosyce* ($n = 92$). El gradiente de color indica la distancia de cada población con respecto a la costa. Los símbolos representan el tipo de raíz (fibroso, pivotante o tuberoso) y los símbolos negros corresponden a las fuentes de agua consideradas (niebla, lluvia y nieve). La línea discontinua roja indica la Línea de Agua de Niebla (FWL), la línea verde de trazos y puntos corresponde a la Línea Meteorológica Local (LMWL, obtenida a partir de lluvia y nieve), y la línea continua azul representa la Línea Meteorológica Global (GMWL). Todas las líneas fueron ajustadas según la composición isotópica de las fuentes de agua.

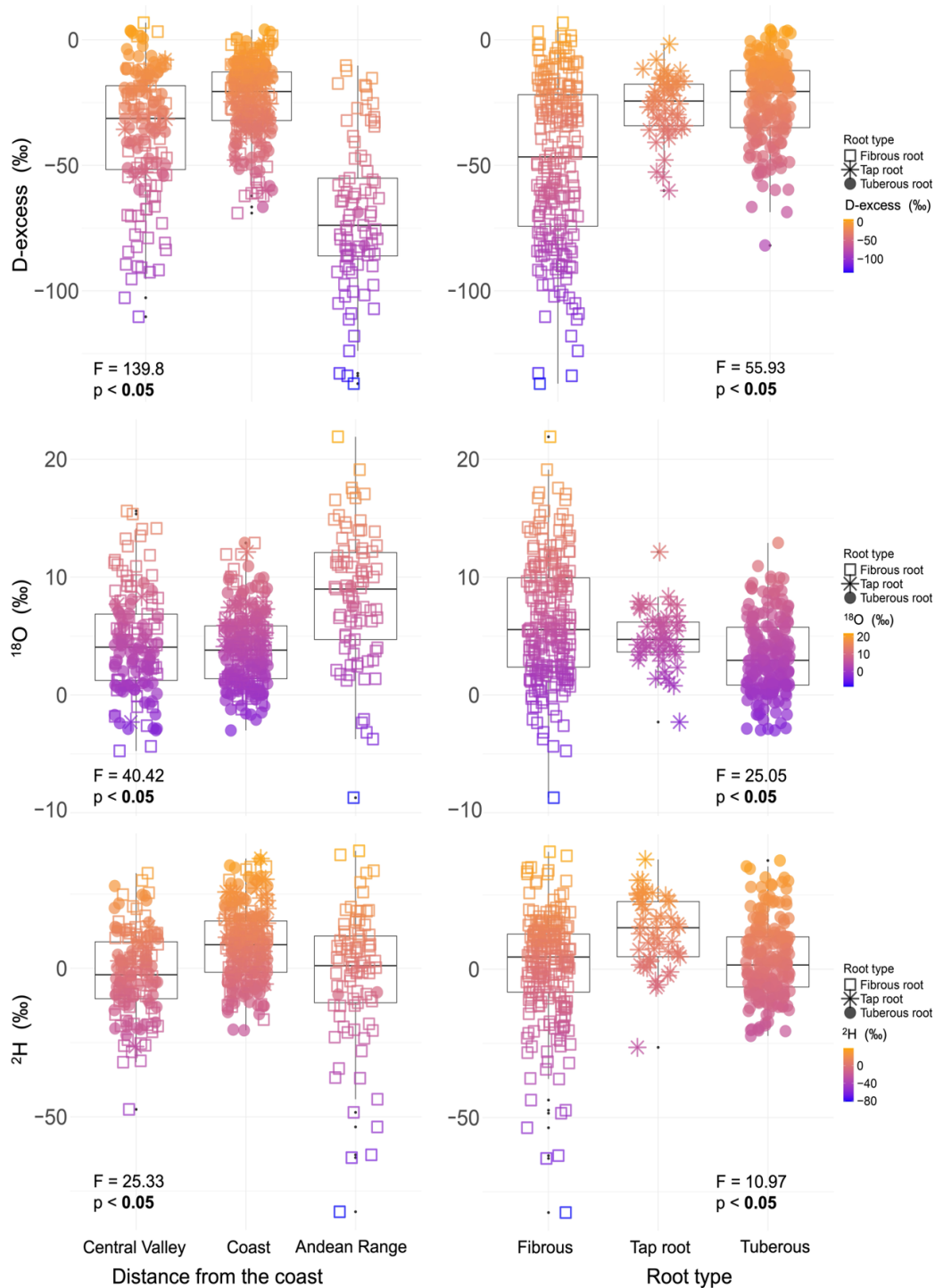


Figura 2.3. Resultados del ANOVA para el exceso de deuterio (D-excess), $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$ según el tipo de raíz (A, B y C respectivamente) y la distancia desde la costa (D, E y F respectivamente) en individuos de *Erioseye* (n = 468). Se observaron diferencias significativas en las medias, tal como lo indican los análisis post-hoc de Tukey (p < 0.05). Los valores de F y p presentados destacan diferencias significativas en el D-excess $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$ entre las plantas considerando todas las variables analizadas.

2.3.2 Caracterización de la amplitud del nicho isotópico

La especie con el nicho isotópico más amplio fue *E. aurata* var. *aurata*, que presentó el área más grande de la elipse estándar corregida ($SEAc = 398,30$), siendo su amplitud de nicho tres veces mayor que la de la segunda especie en este parámetro, *E. clavata* ($SEAc = 113,114$) (Tabla 2.1). Las especies con raíces fibrosas que mostraron el nicho isotópico más estrecho fueron *E. limariensis* ($SEAc = 0,01$), *E. elquiensis* ($SEAc = 0,02$) y *E. nigrihorrida* ($SEAc = 2,71$). Entre las especies con raíces pivotantes, el nicho más amplio se observó en *E. clavata* ($SEAc = 113,114$), seguido por *E. calderana* ($SEAc = 32,74$), *E. paucicostata* subsp. *echinus* ($SEAc = 33,52$) y *E. taltalensis* ($SEAc = 22,09$). En contraste, *E. odieri* ($SEAc = 10,53$) presentó el nicho isotópico más estrecho entre las especies con raíces pivotantes (Tabla 2.1). Finalmente, entre las especies con raíces tuberosas, *E. malleolata* ($SEAc = 63,11$) tuvo el nicho más amplio, mientras que *E. napina* subsp. *challensis* ($SEAc = 3,055$) tuvo el más estrecho (Tabla 2.1).

2.3.3 Contribución relativa de las fuentes de agua a las raíces de las plantas

La composición isotópica de ^{18}O en el agua de niebla varió entre $-2,66\text{‰}$ y $2,86\text{‰}$, mientras que los valores de 2H oscilaron entre $-15,3\text{‰}$ y $17,54\text{‰}$ (Fig. 2.2). Los valores isotópicos del agua de niebla representan las mediciones más positivas entre las fuentes de agua analizadas en este estudio. En contraste, las concentraciones isotópicas en el agua de lluvia mostraron valores de ^{18}O entre $-10,22\text{‰}$ y $-3,72\text{‰}$, y valores de 2H entre $-69,06\text{‰}$ y $-15,88\text{‰}$. Finalmente, los valores isotópicos obtenidos para el agua de nieve fueron los más negativos registrados en este estudio, con ^{18}O alcanzando $-19,32\text{‰}$ y 2H $-142,39\text{‰}$ (Fig. 2.2). Se encontraron diferencias significativas entre la composición isotópica de ^{18}O del agua de niebla con respecto a la precipitación ($F = 57,66$, $p < 0,05$) y la nieve ($F = 57,66$, $p < 0,05$), así como entre estas dos últimas ($F = 57,66$, $p < 0,05$). De manera similar, la composición isotópica de 2H difirió con respecto a la encontrada en la precipitación ($F = 51,75$, $p < 0,05$) y la nieve ($F = 51,75$, $p < 0,05$), así como entre estas dos últimas ($F = 51,75$, $p < 0,05$).

Las estimaciones mediante modelamiento bayesiano sugieren que los taxones de *Eriosyce* con sistemas radicales fibrosos de distribución norte dependen principalmente de la niebla ($p_{\text{global}} = 0,746$) y la nieve ($p_{\text{global}} = 0,689$). Estos hallazgos indican que 12 poblaciones de ocho taxones utilizan predominantemente la niebla como su fuente principal de agua (Fig. 2.4A; Tabla 2.2), distribuidas en las regiones costera y del valle central. Entre estas, *E. aurata* var. *aurata* (población 1), *E. limariensis*, *E. kunzei* y *E. rodentiophila* (población 2) también utilizan la lluvia como su segunda fuente más probable, mientras que *E. aurata* var. *aurata* (población 5) depende de la nieve como fuente secundaria. Por el contrario, solo *E. aurata* var. *aurata* (poblaciones 2-4 y 6) y *E. aurata* var. *spinibarbis* dependen de la nieve como fuente

principal, todas confinadas a la cordillera de los Andes. Con respecto a los taxones de distribución centro-sur, los modelos arrojaron que las especies utilizan agua de niebla predominantemente ($p_{\text{global}} = 0,739$). Sin embargo, algunas especies distribuidas principalmente en valles centrales como *E. aconcaguensis*, *E. engleri*, *E. coimasensis* y *E. garaventae* utilizan precipitaciones como fuente de agua principal (Fig. 2.4A; Tabla 2.2).

En cuanto a los taxones con raíces pivotantes, la fuente de agua más probable para todas las poblaciones estudiadas fue la niebla ($p_{\text{global}} = 0,873$). Además, *E. clavata*, *E. calderana* (poblaciones 1-2) y *E. odieri* (poblaciones 1-2) también utilizan la lluvia como fuente de agua, mientras que la nieve no se emplea ni como fuente principal ni secundaria. Las especies con raíces tuberosas probablemente dependen principalmente de la niebla ($p_{\text{global}} = 0,592$) y la lluvia ($p_{\text{global}} = 0,534$). Entre estas, 16 poblaciones dependen principalmente de la niebla, de las cuales nueve lo hacen exclusivamente. Otras siete poblaciones utilizan la lluvia como fuente secundaria (Fig. 2.4C; ver Tabla S1 para los parámetros completos del modelo bayesiano). En contraste, 14 poblaciones dependen principalmente de la lluvia, incluyendo ocho que la utilizan exclusivamente en los valles centrales. Las seis poblaciones restantes combinan fuentes de lluvia y niebla en ambos valles centrales y zonas costeras. Finalmente, *E. duripulpa* (población 1) y *E. malleolata*, ambos taxones costeros, muestran probabilidades similares de uso de niebla y lluvia.

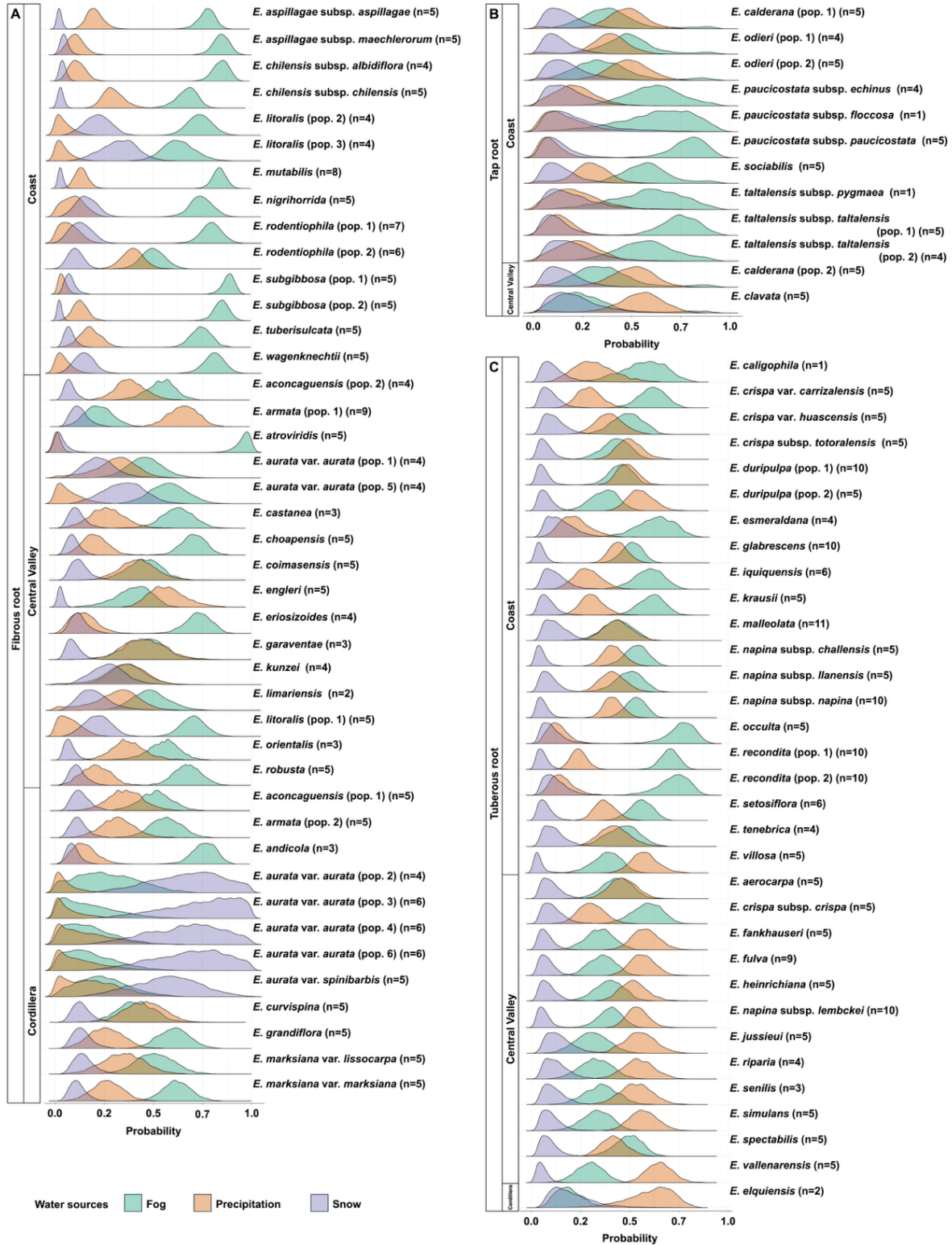


Figura 2.4. Resultados de los modelos bayesianos de mezcla de isótopos estables que muestran la contribución estimada de diferentes fuentes de agua: niebla, precipitación y nieve al agua de las raíces de las poblaciones de *Eriosyce* (n = 92) agrupadas por distancia de la costa y tipos de raíces: fibrosas (A), pivotantes (B) y tuberosas (C).

Tabla 2.2. Resultados de los modelos bayesianos de mezcla de isótopos estables que muestran la contribución estimada de distintas fuentes de agua (niebla, precipitación y nieve) al agua de las raíces de poblaciones de *Eriosyce* (n = 92), agrupadas según la distancia a la costa y el tipo de raíz.

Poblaciones	Media	SD	Fuente de agua	Probabilidad	Distancia a la costa	Tipo de raíz
<i>E. aspillagae</i> subsp. <i>aspillagae</i>	0,772	0,042	Niebla	0,849	Costa	Fibrosa
<i>E. aspillagae</i> subsp. <i>maechlerorum</i>	0,845	0,04	Niebla	0,919	Costa	Fibrosa
<i>E. chilensis</i> var. <i>albidiflora</i>	0,844	0,04	Niebla	0,916	Costa	Fibrosa
<i>E. chilensis</i> var. <i>chilensis</i>	0,671	0,054	Niebla	0,766	Costa	Fibrosa
<i>E. litoralis</i> (pop. 2)	0,736	0,06	Niebla	0,856	Costa	Fibrosa
<i>E. litoralis</i> (pop. 3)	0,628	0,08	Niebla	0,791	Costa	Fibrosa
<i>E. mutabilis</i>	0,835	0,033	Niebla	0,899	Costa	Fibrosa
<i>E. nigrihorrida</i>	0,743	0,057	Niebla	0,852	Costa	Fibrosa
<i>E. rodentiophila</i> (pop. 1)	0,796	0,049	Niebla	0,892	Costa	Fibrosa
<i>E. rodentiophila</i> (pop. 2)	0,499	0,057	Niebla	0,611	Costa	Fibrosa
<i>E. rodentiophila</i> (pop. 2)	0,396	0,054	Precipitación	0,503	Costa	Fibrosa
<i>E. subgibbosa</i> (pop. 1)	0,882	0,031	Niebla	0,934	Costa	Fibrosa
<i>E. subgibbosa</i> (pop. 2)	0,846	0,038	Niebla	0,918	Costa	Fibrosa
<i>E. horrida</i>	0,743	0,053	Niebla	0,846	Costa	Fibrosa
<i>E. wagenknechtii</i>	0,808	0,05	Niebla	0,902	Costa	Fibrosa
<i>E. aconcaguensis</i> (pop. 2)	0,538	0,074	Niebla	0,675	Valle Central	Fibrosa
<i>E. aconcaguensis</i> (pop. 2)	0,385	0,076	Precipitación	0,548	Valle Central	Fibrosa
<i>E. armata</i> (pop. 1)	0,653	0,073	Precipitación	0,791	Valle Central	Fibrosa
<i>E. atroviridis</i>	0,959	0,033	Niebla	0,997	Valle Central	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 1)	0,459	0,089	Niebla	0,643	Valle Central	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 1)	0,308	0,108	Precipitación	0,501	Valle Central	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 5)	0,577	0,091	Niebla	0,753	Valle Central	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 5)	0,352	0,1	Nieve	0,546	Valle Central	Fibrosa
<i>E. castanea</i>	0,621	0,083	Niebla	0,775	Valle Central	Fibrosa
<i>E. choapensis</i>	0,705	0,062	Niebla	0,822	Valle Central	Fibrosa
<i>E. coimasensis</i>	0,452	0,088	Niebla	0,62	Valle Central	Fibrosa
<i>E. coimasensis</i>	0,421	0,092	Precipitación	0,605	Valle Central	Fibrosa
<i>E. engleri</i>	0,572	0,089	Precipitación	0,769	Valle Central	Fibrosa
<i>E. eriosizoides</i>	0,728	0,065	Niebla	0,843	Valle Central	Fibrosa
<i>E. garaventae</i>	0,453	0,109	Precipitación	0,674	Valle Central	Fibrosa
<i>E. garaventae</i>	0,452	0,102	Niebla	0,647	Valle Central	Fibrosa
<i>E. kunzei</i>	0,372	0,09	Niebla	0,554	Valle Central	Fibrosa
<i>E. kunzei</i>	0,354	0,106	Precipitación	0,548	Valle Central	Fibrosa

Poblaciones	Media	SD	Fuente de agua	Probabilidad	Distancia a la costa	Tipo de raíz
<i>E. limariensis</i>	0,484	0,094	Niebla	0,676	Valle Central	Fibrosa
<i>E. limariensis</i>	0,31	0,121	Precipitación	0,518	Valle Central	Fibrosa
<i>E. litoralis</i> (pop. 1)	0,704	0,061	Niebla	0,822	Valle Central	Fibrosa
<i>E. orientalis</i>	0,55	0,083	Niebla	0,704	Valle Central	Fibrosa
<i>E. robusta</i>	0,673	0,069	Niebla	0,807	Valle Central	Fibrosa
<i>E. aconcaguensis</i> (pop. 1)	0,509	0,086	Niebla	0,673	Cordillera	Fibrosa
<i>E. aconcaguensis</i> (pop. 1)	0,359	0,092	Precipitación	0,546	Cordillera	Fibrosa
<i>E. armata</i> (pop. 2)	0,561	0,081	Niebla	0,714	Cordillera	Fibrosa
<i>E. andicola</i>	0,758	0,061	Niebla	0,865	Cordillera	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 2)	0,676	0,177	Nieve	0,972	Cordillera	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 2)	0,266	0,153	Niebla	0,582	Cordillera	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 3)	0,739	0,18	Nieve	0,987	Cordillera	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 4)	0,661	0,184	Nieve	0,967	Cordillera	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>aurata</i> (pop. 6)	0,683	0,182	Nieve	0,975	Cordillera	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>spinibarbis</i>	0,565	0,164	Nieve	0,875	Cordillera	Fibrosa
<i>E. aurata</i> var. <i>spinibarbis</i>	0,245	0,128	Niebla	0,524	Cordillera	Fibrosa
<i>E. curvispina</i>	0,452	0,101	Precipitación	0,639	Cordillera	Fibrosa
<i>E. curvispina</i>	0,411	0,094	Niebla	0,594	Cordillera	Fibrosa
<i>E. grandiflora</i>	0,601	0,081	Niebla	0,754	Cordillera	Fibrosa
<i>E. marksiana</i> var. <i>lissocarpa</i>	0,505	0,099	Niebla	0,697	Cordillera	Fibrosa
<i>E. marksiana</i> var. <i>lissocarpa</i>	0,347	0,106	Precipitación	0,554	Cordillera	Fibrosa
<i>E. marksiana</i> var. <i>marksiana</i>	0,618	0,073	Niebla	0,762	Cordillera	Fibrosa
<i>E. calderana</i> (pop. 1)	0,393	0,155	Niebla	0,852	Costa	Pivotante
<i>E. calderana</i> (pop. 1)	0,451	0,128	Precipitación	0,653	Costa	Pivotante
<i>E. odieri</i> (pop. 1)	0,491	0,138	Niebla	0,873	Costa	Pivotante
<i>E. odieri</i> (pop. 1)	0,376	0,112	Precipitación	0,569	Costa	Pivotante
<i>E. odieri</i> (pop. 2)	0,366	0,165	Niebla	0,844	Costa	Pivotante
<i>E. odieri</i> (pop. 2)	0,459	0,136	Precipitación	0,676	Costa	Pivotante
<i>E. paucicostata</i> subsp. <i>echinus</i>	0,609	0,141	Niebla	0,884	Costa	Pivotante
<i>E. paucicostata</i> subsp. <i>floccosa</i>	0,621	0,188	Niebla	0,911	Costa	Pivotante
<i>E. paucicostata</i> subsp. <i>paucicostata</i>	0,79	0,086	Niebla	0,93	Costa	Pivotante
<i>E. sociabilis</i>	0,576	0,123	Niebla	0,877	Costa	Pivotante
<i>E. taltalensis</i> subsp. <i>pygmaea</i>	0,578	0,177	Niebla	0,884	Costa	Pivotante
<i>E. taltalensis</i> subsp. <i>taltalensis</i> (pop. 1)	0,745	0,093	Niebla	0,913	Costa	Pivotante
<i>E. taltalensis</i> subsp. <i>taltalensis</i> (pop. 2)	0,567	0,152	Niebla	0,871	Costa	Pivotante
<i>E. calderana</i> (pop. 2)	0,365	0,168	Niebla	0,851	Valle Central	Pivotante

Poblaciones	Media	SD	Fuente de agua	Probabilidad	Distancia a la costa	Tipo de raíz
<i>E. calderana</i> (pop. 2)	0,477	0,146	Precipitación	0,709	Valle Central	Pivotante
<i>E. clavata</i>	0,274	0,176	Niebla	0,813	Valle Central	Pivotante
<i>E. clavata</i>	0,517	0,154	Precipitación	0,747	Valle Central	Pivotante
<i>E. caligophila</i>	0,566	0,117	Niebla	0,765	Costa	Tuberosa
<i>E. crispa</i> var. <i>carrizalensis</i>	0,612	0,068	Niebla	0,739	Costa	Tuberosa
<i>E. crispa</i> var. <i>huascensis</i>	0,486	0,079	Niebla	0,624	Costa	Tuberosa
<i>E. crispa</i> var. <i>huascensis</i>	0,396	0,071	Precipitación	0,544	Costa	Tuberosa
<i>E. crispa</i> subsp. <i>totoalensis</i>	0,499	0,062	Precipitación	0,632	Costa	Tuberosa
<i>E. crispa</i> subsp. <i>totoalensis</i>	0,43	0,068	Niebla	0,554	Costa	Tuberosa
<i>E. duripulpa</i> (pop. 1)	0,488	0,052	Precipitación	0,59	Costa	Tuberosa
<i>E. duripulpa</i> (pop. 1)	0,453	0,057	Niebla	0,554	Costa	Tuberosa
<i>E. duripulpa</i> (pop. 2)	0,556	0,064	Precipitación	0,688	Costa	Tuberosa
<i>E. esmeraldana</i>	0,628	0,099	Niebla	0,795	Costa	Tuberosa
<i>E. glabrescens</i>	0,511	0,05	Niebla	0,607	Costa	Tuberosa
<i>E. glabrescens</i>	0,443	0,047	Precipitación	0,541	Costa	Tuberosa
<i>E. iquiquensis</i>	0,595	0,077	Niebla	0,733	Costa	Tuberosa
<i>E. krausii</i>	0,609	0,066	Niebla	0,728	Costa	Tuberosa
<i>E. malleolata</i>	0,437	0,071	Precipitación	0,578	Costa	Tuberosa
<i>E. malleolata</i>	0,435	0,078	Niebla	0,577	Costa	Tuberosa
<i>E. napina</i> subsp. <i>challensis</i>	0,533	0,058	Niebla	0,638	Costa	Tuberosa
<i>E. napina</i> subsp. <i>challensis</i>	0,419	0,054	Precipitación	0,532	Costa	Tuberosa
<i>E. napina</i> subsp. <i>llanensis</i>	0,495	0,071	Niebla	0,621	Costa	Tuberosa
<i>E. napina</i> subsp. <i>llanensis</i>	0,414	0,064	Precipitación	0,546	Costa	Tuberosa
<i>E. napina</i> subsp. <i>napina</i>	0,528	0,051	Niebla	0,621	Costa	Tuberosa
<i>E. napina</i> subsp. <i>napina</i>	0,415	0,047	Precipitación	0,51	Costa	Tuberosa
<i>E. occulta</i>	0,763	0,068	Niebla	0,875	Costa	Tuberosa
<i>E. recondita</i> (pop. 1)	0,722	0,079	Niebla	0,847	Costa	Tuberosa
<i>E. recondita</i> (pop. 2)	0,703	0,044	Niebla	0,784	Costa	Tuberosa
<i>E. setosiflora</i>	0,556	0,059	Niebla	0,663	Costa	Tuberosa
<i>E. tenebrica</i>	0,462	0,085	Niebla	0,618	Costa	Tuberosa
<i>E. tenebrica</i>	0,421	0,077	Precipitación	0,577	Costa	Tuberosa
<i>E. villosa</i>	0,574	0,068	Precipitación	0,715	Costa	Tuberosa
<i>E. villosa</i>	0,383	0,073	Niebla	0,514	Costa	Tuberosa
<i>E. aerocarpa</i>	0,465	0,069	Precipitación	0,601	Valle Central	Tuberosa
<i>E. aerocarpa</i>	0,434	0,075	Niebla	0,569	Valle Central	Tuberosa
<i>E. crispa</i> subsp. <i>crispa</i>	0,585	0,078	Niebla	0,722	Valle Central	Tuberosa
<i>E. fankhauseri</i>	0,579	0,066	Precipitación	0,714	Valle Central	Tuberosa

Poblaciones	Media	SD	Fuente de agua	Probabilidad	Distancia a la costa	Tipo de raíz
<i>E. fulva</i>	0,563	0,061	Precipitación	0,684	Valle Central	Tuberosa
<i>E. heinrichiana</i>	0,396	0,074	Niebla	0,531	Valle Central	Tuberosa
<i>E. heinrichiana</i>	0,519	0,068	Precipitación	0,658	Valle Central	Tuberosa
<i>E. napina</i> subsp. <i>lembckei</i>	0,399	0,059	Niebla	0,509	Valle Central	Tuberosa
<i>E. napina</i> subsp. <i>lembckei</i>	0,539	0,054	Precipitación	0,649	Valle Central	Tuberosa
<i>E. jussieui</i>	0,549	0,08	Precipitación	0,706	Valle Central	Tuberosa
<i>E. riparia</i>	0,544	0,078	Precipitación	0,697	Valle Central	Tuberosa
<i>E. senilis</i>	0,354	0,084	Niebla	0,516	Valle Central	Tuberosa
<i>E. senilis</i>	0,531	0,082	Precipitación	0,69	Valle Central	Tuberosa
<i>E. simulans</i>	0,569	0,07	Precipitación	0,711	Valle Central	Tuberosa
<i>E. spectabilis</i>	0,491	0,071	Niebla	0,619	Valle Central	Tuberosa
<i>E. spectabilis</i>	0,42	0,065	Precipitación	0,553	Valle Central	Tuberosa
<i>E. vallenarensis</i>	0,65	0,066	Precipitación	0,782	Valle Central	Tuberosa
<i>E. elquiensis</i>	0,603	0,121	Precipitación	0,79	Cordillera	Tuberosa

2.3.4 Factores geográficos y climáticos

Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ se relacionaron positivamente con la altitud ($R^2 = 0,017$, $p < 0,05$), mientras que los valores de $\delta^2\text{H}$ fueron positivos y se asociaron significativamente con la latitud ($R^2 = 0,147$, $p < 0,05$). Ambas firmas isotópicas también estuvieron influenciadas positivamente por la distancia a la costa ($\delta^{18}\text{O}$: $R^2 = 0,073$, $p < 0,05$; $\delta^2\text{H}$: $R^2 = 0,074$, $p < 0,05$; Tabla 2). El índice mínimo de posición topográfica mostró una correlación positiva significativa con $\delta^{18}\text{O}$ ($R^2 = 0,276$, $p < 0,05$) y con el D-excess ($R^2 = 0,130$, $p < 0,05$). De manera similar, el índice máximo de posición topográfica se correlacionó positivamente con $\delta^{18}\text{O}$ ($R^2 = 0,145$, $p < 0,05$), con $\delta^2\text{H}$ ($R^2 = 0,112$, $p < 0,05$) y con el D-excess ($R^2 = 0,070$, $p < 0,05$). Sin embargo, los índices promedio de posición topográfica no mostraron ninguna relación significativa con los valores isotópicos (Tabla 2). Los valores de D-excess fueron positivos y estuvieron significativamente influenciados por la longitud ($R^2 = 0,127$, $p < 0,05$), la altitud ($R^2 = 0,443$, $p < 0,05$), la distancia desde la costa ($R^2 = 0,359$, $p < 0,05$) y la temperatura media anual (BIO1; $R^2 = 0,165$, $p < 0,05$; Fig. 2.5C). Sin embargo, no se relacionó significativamente con la longitud de raíz ($R^2 = 0,014$, $p > 0,05$) ni con el ancho de raíz ($R^2 = -0,029$, $p > 0,05$; Tabla 2.3).

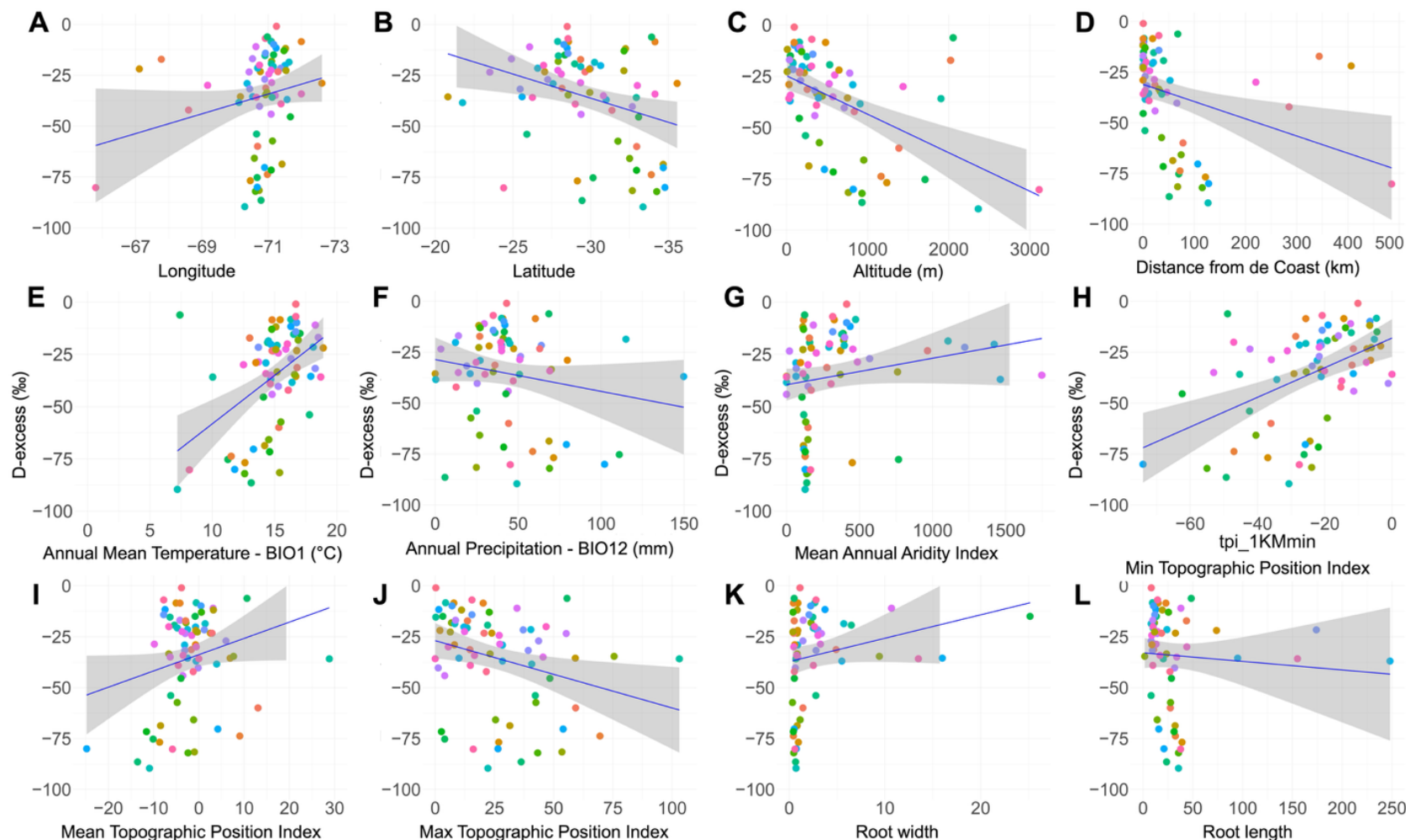


Figura 2.5. Efectos de las variables Longitud (A), Latitud (B), Altitud (C), Distancia a la costa (D), Temperatura media anual (E), Precipitación anual (F), Índice de aridez medio anual (G), Índice de posición topográfica mínimo (H), medio (I) y máximo (J), Ancho (K) y Largo de la raíz (L) sobre el exceso de deuterio (D-excess) de las especies de *Eriosyce*, determinados mediante un análisis de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS).

Tabla 2.3. Efectos de variables geográficas y biológicas sobre los valores de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^2\text{H}$ y el exceso de deuterio (D-excess) de las poblaciones de *Eriosyce* (n = 92) del norte de Chile, determinados mediante un modelo de Mínimos Cuadrados Generalizados Filogenéticos (PGLS). Las probabilidades de las variables con efectos significativos se indican en negrita.

Variables	^{18}O				^2H				Exceso de Deuterio			
	Intercepto	R ²	p	λ	Intercepto	R ²	p	λ	Intercepto	R ²	p	λ
Temperatura Media Anual (BIO1)	-0,132	-0,010	> 0,05	0,604	1,523	0,041	> 0,05	0,155	3,972	0,153	< 0,05	0
Precipitación Anual (BIO12)	-0,008	-0,011	> 0,05	0,676	-0,037	-0,010	> 0,05	0,194	-0,128	0,009	> 0,05	0,532
Índice de Aridez	0,000	-0,015	> 0,05	0,658	0,000	-0,015	> 0,05	0,193	0,011	0,026	> 0,05	0,574
Latitud	-0,056	-0,014	> 0,05	0,634	1,258	0,069	< 0,05	0	1,978	0,031	> 0,05	0,444
Longitud	1,070	0,035	> 0,05	0,695	0,558	-0,014	> 0,05	0,208	-6,752	0,045	< 0,05	0,634
Altitud	0,001	0,017	< 0,05	0,607	-0,004	0,026	> 0,05	0,161	-0,015	0,141	< 0,05	0,552
Distancia desde la costa	0,016	0,068	< 0,05	0,708	0,000	0,061	< 0,05	0,194	-0,103	0,088	< 0,05	0,627
Índice de Posición Topográfico Mínimo (TPI_min)	-0,092	0,144	< 0,05	0,441	-0,071	-0,009	> 0,05	0,189	0,628	0,183	< 0,05	0,127
Índice de Posición Topográfico Máximo (TPI_max)	0,043	0,057	< 0,05	0,647	0,052	-0,009	< 0,05	0,181	-0,284	0,070	< 0,05	0,516
Índice de Posición Topográfico Medio (TPI_mean)	-0,096	0,017	> 0,05	0,587	-0,260	0,000	> 0,05	0,191	0,480	0,007	> 0,05	0,512
Ancho de la raíz	-0,076	-0,008	> 0,05	0,544	0,125	-0,016	> 0,05	0,141	0,6349	0,002	> 0,05	0,545
Largo de la raíz	0,007	-0,010	> 0,05	0,528	0,035	-0,005	> 0,05	0,179	-0,049	-0,006	> 0,05	0,566

2.4 Discusión

Se espera que los cactus que ocupan amplios gradientes ambientales exhiban nichos hidrológicos igualmente amplios. Nuestros hallazgos respaldan la hipótesis de que distribuciones ambientales extensas están asociadas con nichos hidrológicos amplios. Mientras algunas especies, como *Eriosyce aurata* var. *aurata*, mostraron nichos isotópicos amplios consistentes con estrategias generalistas, otras evidenciaron un acoplamiento hidrológico estrecho con fuentes específicas, particularmente la niebla. En contraste, especies de distribución restringida como *E. litoralis*, *E. recondita* y *E. taltalensis* subsp. *taltalensis* dependieron en gran medida de la niebla costera, como lo evidencian sus firmas isotópicas estrechas. Estos hallazgos sugieren un desacoplamiento entre distribución geográfica y amplitud del nicho hidrológico, en línea con la noción de que el filtrado ambiental promueve la especialización en el uso del agua en plantas de zonas áridas (Guerrero et al., 2011a). Aunque especies con raíces pivotantes o tuberosas exhibieron con frecuencia perfiles isotópicos más amplios, la morfología radicular por sí sola no explicó completamente la variación en la amplitud del nicho.

El elevado exceso de deuterio (D-excess) en cactus costeros del norte confirma una fuerte dependencia de la niebla oceánica, reforzando el rol central de la intensidad y frecuencia de la niebla para *Eriosyce* en zonas hiperáridas (Aravena et al., 1989). Desde una perspectiva de biogeografía desértica, esto resalta el papel de los oasis de niebla como hábitats clave que sostienen flora endémica y permiten la persistencia vegetal en condiciones extremas (Rundel et al., 1991; Guerrero et al., 2013). Apoyando esto, nuestros valores enriquecidos de $\delta^2\text{H}$ probablemente reflejan un muestreo latitudinal más amplio en sitios áridos extremos del norte (Squeo et al., 1999; Hultine et al., 2016). En contraste, los valores de $\delta^2\text{H}$ de lluvia fueron generalmente más negativos, lo que sugiere fuertes efectos de la latitud, altitud y procesos atmosféricos regionales.

Con base en estos patrones isotópicos, observamos una creciente segregación hidrológica a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales, impulsada por interacciones entre topografía, distancia a la costa y rasgos funcionales radiculares. En los valles centrales, las señales persistentes de exceso de deuterio indican que la humedad oceánica canalizada topográficamente mejora la disponibilidad de niebla, especialmente para especies de *Eriosyce* con raíces pivotantes o tuberosas. En contraste, las poblaciones en altitudes mayores y en zonas mediterráneas sin niebla en el centro de Chile dependen principalmente del deshielo y la lluvia episódica (Armesto et al., 1993ab; Valdivielso et al., 2020). Esta estructuración espacial del uso del agua refleja una correspondencia de alta resolución entre la heterogeneidad ambiental y las estrategias de uso hídrico específicas por especie. Desde una perspectiva biogeográfica, tales patrones ilustran cómo el filtrado ambiental y la discontinuidad del hábitat

promueven la diferenciación de nicho y restringen la dispersión a través de barreras hiperáridas, moldeando la distribución evolutiva y espacial de los linajes de *Eriosyce* (Guerrero et al., 2013).

El papel clave de la niebla en la ocupación de hábitats ha sido estudiado en *Tillandsia*: la presencia de paleo-Tillandiales revela una distribución histórica dinámica ligada a los aportes de niebla, lo que respalda la idea de que la niebla moldea fuertemente las distribuciones en formaciones de Lomas (del Río et al., 2021; Jaeschke et al., 2024). En el Desierto de Atacama hiperárido, la disminución de la niebla ya ha impactado la vegetación (Schulz et al., 2011), incluso causando extinciones locales y una crisis de conservación (Pinto & Kirberg, 2005; Villalobo-López et al., 2024). Aunque las raíces de *Eriosyce* son relativamente superficiales, lo que limita el acceso a aguas subterráneas, la niebla costera sigue siendo su principal fuente hídrica cuando está disponible (Martorell & Ezcurra, 2007; Mitchell et al., 2020). No obstante, las sequías prolongadas reducen la cobertura vegetal y su capacidad de capturar niebla, creando un ciclo de retroalimentación de disminución de humedad (Cuevas et al., 2023). Estos cambios en los aportes hídricos remodelan directamente la distribución geográfica de las especies, demostrando cómo las dinámicas hidrológicas locales pueden tanto facilitar como restringir la persistencia y los límites de distribución. Además, la conexión marino-vegetacional va más allá del suministro hídrico, aportando nutrientes y comunidades microbianas que benefician a xerófitas costeras altamente especializadas (Evans et al., 2019; Jaeschke et al., 2024).

El uso de múltiples fuentes de agua por parte de *Eriosyce* también podría estar moldeado por la variabilidad climática interanual. Por ejemplo, los eventos ENSO de 2021 y 2022 trajeron lluvias anómalas a Coquimbo y Atacama, probablemente incrementando el uso de agua de lluvia en poblaciones del sur de estas regiones. Esta flexibilidad a corto plazo puede estar facilitada por mecanismos fisiológicos de amortiguación como el almacenamiento hídrico en raíces y tallos, que permiten regular la absorción de agua bajo regímenes variables. A una escala evolutiva más amplia, se sabe que la variación en la arquitectura radicular promueve la partición de recursos y la divergencia de nicho entre plantas xerofíticas (Carvajal et al., 2023; Davis & Mooney, 1985; Cody, 1986; Manning & Barbour, 1988; Rundel & Nobel, 1991). Estos hallazgos son consistentes con el concepto de tiempos de desfase evolutivo (Guerrero et al., 2013), sugiriendo que la colonización exitosa de hábitats áridos e hiperáridos por *Eriosyce* requirió largos periodos evolutivos para desarrollar rasgos especializados que permitieran explotar fuentes hídricas diversas, incluyendo niebla y nieve. Finalmente, en el Atacama costero hiperárido, la ausencia de competencia interespecífica fuerte, como se observa en especies como *Copiapoa cinerea* (Gulmon et al., 1979), refuerza la idea de que el filtrado abiótico, más que la exclusión competitiva, es el principal factor que estructura las comunidades vegetales bajo condiciones de humedad extrema.

En *Eriosyce*, el acceso al agua está estrictamente limitado por la distribución geográfica desigual de la humedad, una característica clave de los hábitats áridos que fomenta la especialización en recursos y puede impulsar la especiación (Axelrod, 1967). Esta heterogeneidad es especialmente pronunciada en el Desierto de Atacama costero, donde la niebla y la lluvia esporádica generan hábitats tipo oasis ricos en recursos, pero rodeados de una vasta matriz árida (Rundel et al., 1991; Moat et al., 2021). Las formaciones de Lomas son un ecosistema sostenido por niebla en desiertos costeros hiperáridos, caracterizadas por parches vegetacionales fragmentados sostenidos por niebla advectiva interceptada por la topografía. Estos ecosistemas funcionan como “islas ecológicas” debido a su aislamiento por desierto desnudo, rangos altitudinales restringidos (300-1200 m.s.n.m.) y dependencia de la niebla como fuente hídrica principal, permitiendo comunidades únicas de flora endémica (e.g., *Copiapoa*, *Eulychnia*, *Nolana*) adaptadas a la aridez extrema. El endemismo es alto (hasta 40% de las plantas vasculares), lo que ejemplifica su vulnerabilidad frente a amenazas como la disminución de niebla inducida por el clima y la minería (Rundel et al., 1991; Schulz et al., 2011). Presentes a lo largo de las costas de Atacama y Perú (e.g., Paposo, Pan de Azúcar), estos oasis son refugios de biodiversidad amenazados por presiones antropogénicas y el cambio climático, lo que requiere medidas urgentes de conservación.

Aunque patrones similares han sido estudiados en *Tillandsia* (Jaeschke et al., 2019; Möbus et al., 2021), el rol espacio-temporal de la niebla para los cactus y su conservación sigue siendo escasamente explorado. Investigaciones recientes destacan la complejidad de la formación de niebla en el norte y centro de Chile, donde nubes estratocúmulos semi-permanentes generan niebla advectiva, orográfica y radiativa, cada una influida por la temperatura superficial del mar (SST), subsidencia y ENSO (Espinoza et al., 2024; Keim-Vera et al., 2024). Notablemente, ENSO modula la frecuencia de niebla de forma distinta en torno a 20°S y 30°S, mientras que la niebla advectiva domina (~76%), seguida por la orográfica (~22%) y la radiativa (~2%) como contribuyentes clave a la captación de agua (Keim-Vera et al., 2024).

El cambio climático y las perturbaciones antrópicas amenazan crecientemente estos sistemas dependientes de la niebla al alterar los regímenes de niebla y limitar la disponibilidad de humedad (Schulz et al., 2011). En consecuencia, la conservación de *Eriosyce* y otras especies xerofíticas depende de salvaguardar los recursos hidrológicos, preservar la biodiversidad y prevenir extinciones locales. Comprender cómo *Eriosyce* sobrevive ante la escasez hídrica es clave para implementar medidas que fortalezcan la resiliencia de esta flora desértica. Desde una perspectiva biogeográfica, la heterogeneidad del Desierto de Atacama, que abarca oasis costeros, valles centrales y zonas altoandinas, genera hábitats fragmentados que impulsan la adaptación local y la restricción del rango en *Eriosyce* (Guerrero et al., 2011a; Moat et al., 2021). Esta fragmentación se ve agravada por las oscilaciones climáticas del Pleistoceno, que

indujeron contracciones de rango durante periodos glaciares húmedos y expansiones en interglaciares secos, conformando clústeres genéticos (norte, centro, sur) con flujo génico restringido ($N_m < 1$) entre poblaciones (Meriño et al., 2024).

Una de las manifestaciones más notables del aislamiento espacial en el Desierto de Atacama es la ruptura biogeográfica entre las latitudes 18°-22°S, que históricamente ha restringido la dispersión de especies (Guerrero et al., 2011b). La complejidad topográfica (e.g., escarpes costeros, gradientes altitudinales) y la baja conectividad funcional, en parte por la pérdida de dispersores de semillas (Schulz et al., 2011), dificultan la colonización de nuevos hábitats, aumentando la vulnerabilidad a extinciones locales. Por tanto, los esfuerzos de conservación deben integrar conocimientos sobre dinámica hidrológica, parches de vegetación como corredores de hábitat y manejo genético para mitigar los impulsores históricos y contemporáneos de la fragmentación. Estos entornos tipo isla, especialmente en áreas dependientes de niebla, pueden actuar como refugios críticos, aunque vulnerables a cambios ambientales. Las estrategias de conservación destinadas a prevenir extinciones locales y mantener la diversidad vegetal en desiertos deben abordar la distribución espacial de los aportes hídricos, así como la variabilidad temporal de eventos climáticos. Finalmente, los esfuerzos de restauración que promuevan o mantengan la cobertura vegetal pueden estabilizar la captura de niebla y el ciclo de nutrientes, fortaleciendo así la resiliencia de estos ecosistemas desérticos únicos ante escenarios climáticos futuros.

2.5 Referencias

- Amatulli, G., Domisch, S., Tuanmu, M.-N., Parmentier, B., Ranipeta, A., Malczyk, J., and Jetz, W. (2018). A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling. *Scientific Data* 5: 180040.
- Araguás-Araguás, L., Froehlich, K., and Rozanski, K. (2000). Deuterium and oxygen-18 isotope composition of precipitation and atmospheric moisture. *Hydrological processes* 14(8): 1341-1355.
- Aravena, R., Suzuki, O., and Pollastri, A. (1989). Coastal fog and its relation to groundwater in the IV region of northern Chile. *Chemical Geology: Isotope Geoscience section* 79(1): 83-91.
- Araya, Y. N., Silvertown, J., Gowing, D. J., McConway, K. J., Peter Linder, H., and Midgley, G. (2011). A fundamental, eco-hydrological basis for niche segregation in plant communities. *New Phytologist* 189(1): 253-258.

- Armesto, J. J., & Vidiella, P. E. (1993). Plant life-forms and biogeographic relations of the flora of Lagunillas (30°S) in the fog-free Pacific coastal desert. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80(2) 499-511.
- Armesto, J. J., Vidiella, P. E., & Gutiérrez, J. R. (1993). Comunidades vegetales del desierto costero de Chile: Estrategias de plantas en un ambiente fluctuante. *Revista Chilena de Historia Natural* 66, 271-282.
- Arroyo, M. T. K., Cavieres, L., Peñaloza, A., Riveros, M., & Faggi, A. M. (1996). Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En J. J. Armesto, C. Villagrán, & M. K. Arroyo (Eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile* (pp. 71-99). Editorial Universitaria.
- Axelrod, D. I. 1967. Drought, diastrophism, and quantum evolution. *Evolution* 21(2): 201-209.
- Barnard, R.L., de Bello, F., Gilgen, A.K. and Buchmann, N. (2006). The $\delta^{18}\text{O}$ of root crown water best reflects source water $\delta^{18}\text{O}$ in different types of herbaceous species. *Rapid Communication in Mass Spectrometry*, 20: 3799-3802.
- Barthlott, W., Burstedde, K., Geffert, J. L., Ibisch, P. L., Korotkova, N., Miebach, A. and Mutke, J. (2015). Biogeography and biodiversity of cacti. Universitätsverlag Isensee.
- Blomberg, S. P., and Garland Jr, T. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology* 15(6): 899-910.
- Burgess, S. S., Pate, J. S., Adams, M. A., and Dawson, T. E. (2000). Seasonal water acquisition and redistribution in the Australian woody phreatophyte, *Banksia prionotes*. *Annals of Botany* 85(2): 215-224.
- Calvente, A., A. P. Alves da Silva, D. Edler, F. Antunes Carvalho, M. R. Fantinati, A. Zizka, and Antonelli, A. (2023). Spiny but photogenic: Amateur sightings complement herbarium specimens to reveal the bioregions of cacti. *American Journal of Botany* 110(10): e16235.
- Carvajal, D. E., Loayza, A. P., and Squeo, F. A. (2023). Functional diversity and spatial association analyses at different spatial scales reveal no changes in community assembly processes along an aridity gradient in the Atacama Desert. *Scientific Reports* 13(1): 19905.
- Cereceda, P., and Schemenauer, R. S. (1991). The occurrence of fog in Chile. *Journal of Applied Meteorology* 30: 1097-1105.

- Cereceda, P., Osses, P., Larrain, H., Farias, M., Lagos, M., Pinto, R., and Schemenauer, R. S. (2002). Advective, orographic and radiation fog in the Tarapacá region, Chile. *Atmospheric Research* 64: 261-271.
- Craig, H. (1961). Standard for reporting concentrations of deuterium and oxygen-18 in natural waters. *Science* 133(3467): 1833-1834.
- Craig H, Gordon L. (1965). Deuterium and oxygen 18 variation in the ocean and marine atmosphere. In *Stable Isotopes in Oceanographic Studies and Paleotemperatures*. Spoleto 1965. Tongiorgi E (ed). Consiglio Nazionale della Ricerca, Pisa, Italy; 9-130
- Cuevas, J. G., Bustamante, C., Ostria-Gallardo, E., and Hernández, P. (2023). The role of xerophytic vegetation on fog harvest. *Journal of Arid Environments* 209: 104887.
- Cody, M. L. (1991). Niche theory and plant growth form. *Vegetatio*, 97(1), 39-55.
- Dansgaard, W. (1964). Stable isotopes in precipitation. *Tellus* 16: 436-468.
- Darwin, C. R. (1845). *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H. M. S. Beagle round the world, under the command of Capt. FitzRoy, R. N.* (2nd ed.). John Murray.
- Davis, S. D., and Mooney, H. A. (1985). Comparative water relations of adjacent California shrub and grassland communities. *Oecologia* 66: 522-529.
- Dawson, T. E. (1993). Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574.
- Dawson, T. E., and Pate, J. S. (1996). Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phreatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia* 107(1): 13-20.
- Dawson, T. E., Mambelli, S., Plamboeck, A. H., Templer, P. H., and Tu, K. P. (2002). Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33(1): 507-559.
- Del Río, C., Lobos-Roco, F., Latorre, C., Koch, M. A., García, J. L., Osses, P., and Siegmund, A. (2021). Spatial distribution and interannual variability of coastal fog and low clouds cover in the hyperarid Atacama Desert and implications for past and present *Tillandsia landbeckii* ecosystems. *Plant Systematics and Evolution* 307, 1-23.

- Dodd, M. B., Lauenroth, W. K., and Welker, J. M. (1998). Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community. *Oecologia* 117: 504-512.
- Donovan, L. A., and Ehleringer, J. R. (1994). Water stress and use of summer precipitation in a Great Basin shrub community. *Functional Ecology* 289-297.
- Dubrovsky, J. G., and North, G. B. (2002). Root structure and function. *Cacti biology and uses* 41-56.
- Eamus, D., Cleverly, J., Boulain, N., Grant, N., Faux, R., and Villalobos-Vega, R. (2013). Carbon and water fluxes in an arid-zone *Acacia* savanna woodland: An analysis of seasonal patterns and responses to rainfall events. *Agricultural and Forest Meteorology* 182: 225-238.
- Ehleringer, J. R., Phillips, S. L., Schuster, W. S., and Sandquist, D. R. (1991). Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia* 88, 430-434.
- Ehleringer, J. R., and Dawson, T. E. (1992). Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell and Environment* 15(9): 1073-1082.
- Ellsworth, P. Z., and Williams, D. G. (2007). Hydrogen isotope fractionation during water uptake by woody xerophytes. *Plant and Soil* 291: 93-107.
- Epstein, S. and Mayeda, T. (1953). Variation of O¹⁸ content of waters from natural sources. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 4(5): 213-224.
- Espinoza, V., Lobos-Roco, F., and del Río, C. (2024). Synoptic control of the spatiotemporal variability of fog and low clouds under ENSO phenomena along the Chilean coast (17°-36° S). *Atmospheric Research*, 308: 107533.
- Evans, S. E., Dueker, M. E., Logan, J. R., Weathers, K. C. (2019). The biology of fog: Results from coastal Maine and Namib Desert reveal common drivers of fog microbial composition. *Science of The Total Environment*, 647: 1547-1556.
- Fick, S.E. and Hijmans, R.J. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37 (12): 4302-4315.
- Filella, I., and Peñuelas, J. (2003). Partitioning of water and nitrogen in co-occurring Mediterranean woody shrub species of different evolutionary history. *Oecologia* 137: 51-61.

Gat, J. R. (1996). Oxygen and hydrogen isotopes in the hydrologic cycle. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 24(1): 225-262.

Garreaud, R., and Rutllant, J. (1996). Análisis meteorológico de los aluviones de Antofagasta y Santiago de Chile en el periodo 1991-1993. *Atmósfera* 9(4).

Gastwirth, J. L., Gel, Y. R., and Miao, W. (2009). The impact of Levene's test of equality of variances on statistical theory and practice. *Statistical Science* 24(3): 343-360.

Gibson, A. C., & Nobel, P. S. (1986). The cactus primer. Harvard University Press.

Guerrero, P. C., Arroyo, M. T., Bustamante, R. O., Duarte, M., Hagemann, T. K., and Walter, H. E. (2011a). Phylogenetics and predictive distribution modeling provide insights into the geographic divergence of *Eriosyce* subgen. *Neoporteria* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 297(1): 113-128.

Guerrero, P. C., Durán, A. P., & Walter, H. E. (2011b). Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama Desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments* 75(11): 991-997.

Guerrero, P. C., Rosas, M., Arroyo, M. T. K., & Wiens, J. J. (2013). Evolutionary lag times and recent origin of the biota of an ancient desert (Atacama-Sechura). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(28), 11469-11474.

Guerrero, P. C., Walter, H. E., Arroyo, M. T., Peña, C. M., Tamburrino, I., De Benedictis, M., and Larridon, I. (2019). Molecular phylogeny of the large South American genus *Eriosyce* (Notocactaceae, Cactaceae): generic delimitation and proposed changes in infrageneric and species ranks. *Taxon* 68(3): 557-573.

Gulmon, S. L., Rundel, P. W., Ehleringer, J. R., and Mooney, H. A. (1979). Spatial relationships and competition in a Chilean desert cactus. *Oecologia* 44(1): 40-43.

HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., and Mayfield, M. M. (2012). Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 227-248.

Hultine, K. R., Williams, D. G., Dettman, D. L., Butterfield, B. J., and Puente-Martinez, R. (2016). Stable isotope physiology of stem succulents across a broad range of volume-to-surface area ratio. *Oecologia* 182: 679-690.

Hultine, K. R., Hernández-Hernández, T., Williams, D. G., Albeke, S. E., Tran, N., Puente, R., & Larios, E. (2023). Global change impacts on cacti (Cactaceae): Current threats, challenges, and conservation solutions. *Annals of Botany*, 132(4): 671-683.

Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., and Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80(3): 595-602.

Jaeschke, A., Böhm, C., Merklinger, F. F., Bernasconi, S. M., Meyers, M., Kusch, S., and Rethemeyer, J. (2019). Variation in $\delta^{15}\text{N}$ of fog-dependent *Tillandsia* ecosystems reflect water availability across climate gradients in the hyperarid Atacama Desert. *Global and Planetary Change* 183: 103029.

Jaeschke, A., Böhm, C., Schween, J. H., Schefuß, E., Koch, M. A., Latorre, C., Contreras, S., Rethemeyer, J., Wissel, H., and Lücke, A. (2024). Evaluating the isotopic composition of leaf organic compounds in fog-dependent *Tillandsia landbeckii* across the coastal Atacama Desert: Implications for hydroclimate reconstructions at the dry limit. *Global and Planetary Change* 235: 104393.

Jenkins, D. G., & Ricklefs, R. E. (2011). Biogeography and ecology: two views of one world. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 366(1576): 2331-2335.

Kattermann, F. (1994). *Eriosyce* (Cactaceae): the genus revised and amplified. *Succulent Plant Research* 1. David Hunt, Richmond.

Keim-Vera, K., Lobos-Roco, F., Aguirre, I., Merino, C., and del Río, C. (2024). Fog types frequency and their collectable water potential in the Atacama Desert. *Atmospheric Research*, 312: 107747.

Koeniger, P., Marshall, J. D., Link, T., and Mulch, A. (2011). An inexpensive, fast, and reliable method for vacuum extraction of soil and plant water for stable isotope analyses by mass spectrometry. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 25(20): 3041-3048.

Larrain, H., Velásquez, F., Cereceda, P., Espejo, R., Pinto, R., Osses, P., and Schemenauer, R. S. (2002). Fog measurements at the site Falda Verde north of Chañaral compared with other fog stations of Chile. *Atmospheric Research* 64(1-4): 273-284.

Larridon, I., Shaw, K., Cisternas, M. A., Paizanni Guillén, A., Sharrock, S., Oldfield, S., & Samain, M. S. (2014). Is there a future for the Cactaceae genera *Copiapoa*, *Eriosyce* and *Eulychnia*? A status report of a prickly situation. *Biodiversity and Conservation*, 23(5), 1249-1287.

Lüttge, U. (2004). Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of botany*, 93(6), 629-652.

- Manning, S. J., and Barbour, M. G. (1988). Root systems, spatial patterns, and competition for soil moisture between two desert subshrubs. *American Journal of Botany* 75(6Part1): 885-893.
- Martín-Gómez, P., Serrano, L., and Ferrio, J. P. (2017). Short-term dynamics of evaporative enrichment of xylem water in woody stems: implications for ecohydrology. *Tree Physiology* 37(4): 511-522.
- Matos, I. S., Binks, O., Eller, C. B., Zorger, B.B., Meir, P., Dawson, T. E., and Rosado, B. H. P. (2022). Revisiting plant hydrological niches: The importance of atmospheric resources for ground-rooted plants. *Journal of Ecology* 110: 1746-1756.
- Martorell, C., and Ezcurra, E. (2007). The narrow-leaf syndrome: a functional and evolutionary approach to the form of fog-harvesting rosette plants. *Oecologia* 151: 561-573.
- Mauseth, J. D. (2000). Theoretical aspects of surface-to-volume ratios and water-storage capacities of succulent shoots. *American Journal of Botany*, 87(8), 1107-1115.
- Meriño, B. M., Villalobos-Barrantes, H. M., & Guerrero, P. C. (2024). Pleistocene climate oscillations have shaped the expansion and contraction speciation model of the globose *Eriosyce* sect. *Neoporteria* cacti in Central Chile. *Annals of Botany*, 134(4), 651-663.
- Mitchell, D., Henschel, J. R., Hetem, R. S., Wassenaar, T. D., Strauss, W. M., Hanrahan, S. A., and Seely, M. K. (2020). Fog and fauna of the Namib Desert: past and future. *Ecosphere* 11(1): e02996.
- Moat, J., Orellana-Garcia, A., Tovar, C., Arakaki, M., Arana, C., Cano, A., A., Faundez, L., Gardner, M., Hechenleitner, P., Hepp, J., Lewis, G., Mamani, J. M., Miyasiro, M., and Whaley, O. Q. (2021). Seeing through the clouds-Mapping desert fog oasis ecosystems using 20 years of MODIS imagery over Peru and Chile. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 103: 102468.
- Möbus, J., Kiefer, C., Quandt, D., Barfuss, M. H., and Koch, M. A. (2021). Setting the evolutionary timeline: *Tillandsia landbeckii* in the Chilean Atacama Desert. *Plant Systematics and Evolution* 307(39).
- Moreno-Gutiérrez, C., Dawson, T. E., Nicolás, E., and Querejeta, J. I. (2012). Isotopes reveal contrasting water use strategies among coexisting plant species in a Mediterranean ecosystem. *New Phytologist* 196(2): 489-496.

- Morrison, J., Brockwell, T., Merren, T., Fourel, F., and Phillips, A. M. (2001). On-line high-precision stable hydrogen isotopic analyses on nanoliter water samples. *Analytical chemistry* 73(15): 3570-3575.
- Mourelle, C., and Ezcurra, E. (1997). Rapoport's rule: a comparative analysis between South and North American columnar cacti. *The American Naturalist* 150(1): 131-142.
- Natali, S., Doveri, M., Giannecchini, R., Baneschi, I. and Zanchetta, G. (2022). Is the deuterium excess in precipitation a reliable tracer of moisture sources and water resources fate in the western Mediterranean? New insights from Apuan Alps (Italy). *Journal of Hydrology* 614 (Part A): 128497
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., and Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(8): 429-436.
- Nobel, P. S. (2003). Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press.
- Noguchi, K., and Gel, Y. R. (2010). Combination of Levene-type tests and a finite-intersection method for testing equality of variances against ordered alternatives. *Journal of Nonparametric Statistics* 22(7): 897-913.
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401(6756): 877-884.
- Palacio, S., Montserrat-Martí, G., and Ferrio, J. P. (2017). Water use segregation among plants with contrasting root depth and distribution along gypsum hills. *Journal of Vegetation Science* 28(6): 1107-1117.
- Peñuelas, J., Filella, I., and Terradas, J. (1999). Variability of plant nitrogen and water use in a 100-m transect of a subdesertic depression of the Ebro valley (Spain) characterized by leaf $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Acta Oecologica* 20(2): 119-123.
- Peñuelas, J., Terradas, J., and Lloret, F. (2011). Solving the conundrum of plant species coexistence: water in space and time matters most. *New Phytologist* 189(1): 5-8.
- Pinto, R., and Kirberg, A. (2005). Conservation status of *Eriosyce* (Cactaceae) in northernmost Chile. *Bradleya*, 2005(23), 7-16.
- Pliscoff, P., Luebert, F., Hilger, H. H., and Guisan, A. (2014). Effects of alternative sets of climatic predictors on species distribution models and associated estimates of extinction risk: A test with plants in an arid environment. *Ecological Modelling* 288: 166-177.

Prudhomme, C., Giuntoli, I., Robinson, E. L., Clark, D. B., Arnell, N. W., Dankers, R., Fekete, B. M., Franssen, W., Gerten, D., Gosling, S. N., Hagemann, S., Hannah, D. M., Kim, H., Masaki, Y., Satoh, Y., Stacke, T., Wada, Y., & Wisser, D. (2014). Hydrological droughts in the 21st century: Hotspots and uncertainties from a global multimodel ensemble experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(9): 3262-3267.

R Core Team. (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing_. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>

Revell, L. J. (2014). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* (2): 217-223.

Reynolds, J. F., Kemp, P. R., Ogle, K., and Fernández, R. J. (2004). Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia* 141(2): 194-210.

Richter, M. (1981). Klimagegensätze in Südperu und ihre Auswirkungen auf die Vegetation (Climatic Contrasts in Southern Peru and Their Effects on the Vegetation). *Erdkunde* 35: 12-30.

Ritter, F. (1980). Kakteen in Südamerika Band 3 Chile. Spangenberg. 857-1238.

Royston, P. (1995). Remark AS R94: A remark on algorithm AS 181: The W-test for normality. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)* 44(4): 547-551.

Rundel, P. W., and Nobel, P. S. (1991). Structure and function in desert root systems. *Plant root growth: an ecological perspective* 349-378.

Rundel, P. W., Dillon, M. O., Palma, B., Mooney, H. A., Gulmon, S. L., and Ehleringer, J. R. (1991). The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 13(1): 1-49.

Schulz, N., Aceituno, P., and Richter, M. (2011). Phytogeographic divisions, climate change and plant dieback along the coastal desert of northern Chile. *Erdkunde* 65(2): 169-187.

Silvertown, J., Dodd, M. E., Gowing, D. J., and Mountford, J. O. (1999). Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature* 400(6739): 61-63.

Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19(11): 605-611.

Silvertown, J., Araya, Y., and Gowing, D. (2015). Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. *Journal of Ecology* 103(1): 93-108.

Snyman, H. A. (2006). A greenhouse study on root dynamics of cactus pears, *Opuntia ficus-indica* and *O. robusta*. *Journal of Arid Environments* 65(4): 529-542.

Squeo, F.A., Ehleringer, J.R. (2004). Isótopos estables: una herramienta común para la ecofisiología vegetal y animal. En: Cabrera HM (ed) *Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*: 59 - 80. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile.

Squeo, F.A., Olivares, N., Olivares, S., Pollastri, A., Aguirre, E., Aravena, A., Jorquera, C. and Ehleringer, J.R. (1999). Grupos funcionales en arbustos desérticos definidos en base a las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Botánica* 56: 1-15.

Stock, B. C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C., Phillips, D. L., Semmens, B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ* 6:e5096.

Torres, R., Squeo, F.A., Jorquera, C., Aguirre, E. and Ehleringer, J.R. (2002). Evaluación de la capacidad estacional de utilizar eventos de precipitación en tres especies de arbustos nativos con distintos sistemas radiculares. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 737-749.

Valdivielso, S., Vázquez-Suñé, E., & Custodio, E. (2020). Origin and variability of oxygen and hydrogen isotopic composition of precipitation in the Central Andes: A review. *Journal of Hydrology* 587, 124899.

Van Etten, E. J. (2009). Inter-annual rainfall variability of arid Australia: greater than elsewhere? *Australian Geographer* 40(1): 109-120.

Villalobos-Barrantes, H. M., Meriño, B. M., Walter, H. E., & Guerrero, P. C. (2022). Independent evolutionary lineages in a globular cactus species complex reveals hidden diversity in a central Chile biodiversity hotspot. *Genes*, 13(2), 240.

Villalobo-López, A., Peña, C. M., Varas-Myrik, A., Pillet, M., Jahnsen, P., Pliscoff, P., Goettsch, B., and Guerrero, P. C. (2024). Effects of trade and poaching pressure on extinction risk for cacti in the Atacama Desert. *Conservation Biology* 38: e14353.

- Voigt, C., Herwartz, D., Dorador, C., & Staubwasser, M. (2021). Triple oxygen isotope systematics of evaporation and mixing processes in a dynamic desert lake system. *Hydrology and Earth System Sciences* 25(3): 1211-1228.
- Walter, H. E., & Guerrero, P. C. (2022). Towards a unified taxonomic catalogue for the Chilean cacti: Assembling molecular systematics and classical taxonomy. *Phytotaxa*, 550(2), 79-98.
- Ward, D. (2016). *The biology of deserts* (2nd ed.). Biology of Habitats Series. Oxford: Oxford University Press.
- Wilson, A. M., and Jetz, W. (2016). Remotely sensed high-resolution global cloud dynamics for predicting ecosystem and biodiversity distributions. *PLoS biology* 14(3): e1002415.
- Winter, K., & Smith, J. A. C. (Eds.). (2012). Crassulacean acid metabolism: biochemistry, ecophysiology and evolution (Vol. 114). Springer Science & Business Media.
- Zhang, Y., Tan, H., Cong, P., Shi, D., Rao, W., & Zhang, X. (2023). Isotopic variations in surface waters and groundwaters of an extremely arid basin and their responses to climate change. *Hydrology and Earth System Sciences* 27(21): 4019-4038.
- Zomer, R. J., Xu, J., and Trabucco, A. (2022). Version 3 of the global aridity index and potential evapotranspiration database. *Scientific Data* 9(1): 409.

CAPÍTULO III

COLONIZACIÓN DEL DESIERTO HIPERÁRIDO Y PAPEL DE LA DINÁMICA EVOLUTIVA DEL NICHOLÓGICO EN LAS TASAS DE DIVERSIFICACIÓN DE *ERIOSYCE*

3.1 Introducción

Comprender cómo los linajes vegetales colonizan y se diversifican en ambientes hiperáridos es fundamental para explicar el origen de la biodiversidad en desiertos, donde la disponibilidad de agua actúa como uno de los filtros ecológicos más restrictivos. En estos sistemas, la persistencia de las especies depende no solo de la tolerancia general a la sequía, sino también de su capacidad para acceder, almacenar y utilizar fuentes hídricas espacial y temporalmente variables. Por ello, evaluar la evolución del nicho hidrológico en un marco filogenético permite vincular la historia biogeográfica de los linajes con los mecanismos funcionales que pudieron facilitar la ocupación de ambientes extremos. Las fluctuaciones climáticas pueden conducir a vicarianza y aislamiento de linajes, generando especiación y diversificación incluso sin una evolución significativa del nicho (Wiens, 2004; Anacker & Strauss, 2014). Bajo este mecanismo, la topografía, la aridez y la fragmentación ambiental pueden inducir alopatría en ambientes áridos, de modo que la conservación de nicho restringe la colonización de nuevos hábitats y favorece el aislamiento de linajes incipientes. En este contexto, la colonización de ambientes extremos no depende únicamente de la disponibilidad de hábitats nuevos, sino también de la capacidad de los linajes para modificar su tolerancia hídrica y su desempeño fisiológico a escalas compatibles con los cambios ambientales.

La evolución del nicho hidrológico en angiospermas puede estar limitada en muchos linajes que no logran ampliar su tolerancia a la sequía, lo que restringe la colonización de hábitats hiperáridos (Donoghue & Edwards, 2014). Por esta razón, los desiertos hiperáridos pueden actuar tanto como filtros ambientales como barreras a la diversificación de plantas xerofíticas (Guerrero et al., 2013). A pesar de ello, algunos linajes han colonizado y diversificado bajo condiciones hiperáridas (Dillon et al., 2009), aunque este proceso puede haber ocurrido con retrasos evolutivos significativos entre el establecimiento de la aridez extrema y la expansión efectiva de los linajes hacia estos ambientes (Guerrero et al., 2013). Sin embargo, los estudios evolutivos del nicho hidrológico suelen aproximarse a partir de variables climáticas generales, especialmente precipitación y aridez, sin evaluar directamente el uso efectivo de distintas fuentes de agua por parte de las plantas. Esta limitación dificulta comprender si la colonización de

ambientes hiperáridos estuvo mediada por cambios reales en las estrategias de adquisición de agua, por la conservación de tolerancias preexistentes o por la combinación de ambos procesos.

La familia Cactaceae constituye uno de los linajes más diversos, ecológicamente prominentes y evolutivamente intrigantes dentro de las angiospermas del Nuevo Mundo, especialmente en ambientes áridos y semiáridos (Nyffeler & Eggli, 2010). Con más de 1.850 especies descritas (Korotkova et al., 2021), su distribución abarca desde Canadá hasta la Patagonia, con centros de diversidad reconocidos en los desiertos de Norteamérica, el Altiplano andino y las zonas áridas de Chile y Perú (Merklinger et al., 2021; Thompson et al., 2024). Esta radiación ha sido favorecida por una combinación de condiciones paleoclimáticas, innovaciones morfofisiológicas y complejas interacciones bióticas, incluyendo especialización polínica, formas de crecimiento y adaptaciones como la fotosíntesis CAM (Hernández-Hernández et al., 2014; Thompson et al., 2024).

Diversos estudios han resaltado la relevancia de factores tanto abióticos como bióticos en la dinámica de diversificación de la familia (Hernández-Hernández et al., 2014; Silva et al., 2018; Thompson et al., 2024; Thompson & Venditti, 2026). Mientras que el aumento de la aridez durante el Mioceno ha sido tradicionalmente interpretado como el principal impulsor de la expansión de Cactaceae en ecosistemas secos (Hernández-Hernández et al., 2014), evidencias recientes sugieren que las tasas más altas de especiación se presentan en condiciones climáticas intermedias, y que variables como el rango geográfico, la forma de crecimiento y la amplitud térmica diaria son predictoras clave de los patrones macroevolutivos observados (Hernández-Hernández & Wiens, 2020; Thompson et al., 2024). Este panorama sugiere que los mecanismos de diversificación en Cactaceae trascienden la simple respuesta a la aridificación e incorporan procesos ecológicos y evolutivos más complejos.

En este marco, el nicho hidrológico constituye una dimensión clave para comprender la colonización y persistencia de linajes suculentos en ambientes áridos, en la medida en que integra tanto la disponibilidad hídrica como las estrategias de adquisición y uso del agua (Silvertown et al., 2015). En plantas de ambientes secos, se han documentado múltiples mecanismos asociados a la tolerancia a la sequía, incluyendo sistemas radicales profundos o extensos que permiten acceder a fuentes hídricas contrastantes, tejidos suculentos especializados en almacenamiento de agua, y adaptaciones fisiológicas como el metabolismo CAM, que incrementa la eficiencia en el uso del agua al desacoplar la captura de carbono de la transpiración (Nobel, 1988; Lüttge, 2004). Asimismo, diversas especies son capaces de utilizar distintas fuentes hídricas a lo largo de gradientes áridos como niebla, rocío, precipitaciones episódicas, nieve o aguas subterráneas, lo que sugiere una notable plasticidad funcional en la adquisición de agua (Mooney et al., 1980; Dawson & Ehleringer, 1991). El análisis de estas

dimensiones requiere un enfoque filogenético comparado, dado que las especies no representan unidades evolutivamente independientes, sino linajes relacionados por una historia común (Felsenstein, 1985; Harvey & Pagel, 1991). Por tanto, las similitudes en rasgos hidrológicos pueden reflejar respuestas adaptativas convergentes frente a condiciones ambientales semejantes, como conservación filogenética derivada de ancestros compartidos. Además, la integración de rasgos isotópicos, morfológicos y ambientales sobre una filogenia calibrada permite evaluar no solo el modo y tempo de evolución del nicho hidrológico, sino también si dicha diferenciación se asocia con cambios en las tasas de diversificación de los linajes (Maddison et al., 2007; FitzJohn, 2010; Rabosky et al., 2014; Rabosky & Goldberg, 2015).

Sin embargo, los procesos subyacentes que vinculan estas estrategias con la dinámica evolutiva del nicho hidrológico siguen siendo en gran medida poco comprendidos. En particular, aún es limitado el conocimiento sobre cómo la variación en el uso efectivo de fuentes hídricas, la eficiencia fisiológica y la capacidad de almacenamiento de agua han contribuido a la colonización de ambientes hiperáridos y a la persistencia de los linajes en condiciones de estrés hídrico extremo. Esta brecha resulta relevante, dado que estas dinámicas están asociadas a altos niveles de mortalidad vegetal frente a cambios en la disponibilidad de agua y pueden influir en procesos de extinción local y global (Schulz et al., 2011).

El Desierto de Atacama constituye uno de los sistemas más extremos del planeta, donde la hiperaridez, la heterogeneidad espacial y la interacción entre topografía, dinámica oceánica y factores edáficos configuran un mosaico de condiciones ecológicas que puede promover tanto aislamiento como conectividad episódica entre poblaciones (Rundel et al., 1991; Houston & Hartley, 2003; Garreaud et al., 2010). En particular, la influencia de la corriente de Humboldt y la formación de nieblas costeras o camanchaca generan gradientes ambientales abruptos entre la costa y el interior, favoreciendo microhábitats contrastantes y diferencias marcadas en la disponibilidad hídrica. En este contexto, el Desierto de Atacama y Chile central no constituyen sistemas independientes, sino componentes de un gradiente ambiental continuo, recurrentemente modulado por fluctuaciones climáticas cuaternarias. Durante el Pleistoceno, estos ciclos climáticos habrían inducido expansiones y contracciones de rango que promovieron estructuración genética, aislamiento poblacional y eventos de especiación alopátrica (Guerrero et al., 2011; Meriño et al., 2024). Estos procesos pudieron verse intensificados por la topografía compleja, la persistencia de zonas costeras alimentadas por niebla y la interacción con factores edáficos y oceanográficos que modulan la humedad disponible (Rundel et al., 1991; Gonzales et al., 2023; García-Beltrán et al., 2025). En el Atacama, la alternancia pleistocénica de fases secas y húmedas afectó la vegetación y fragmentó las distribuciones de especies vegetales (Díaz et al., 2019; Meriño et al., 2024). Sin embargo, aún se desconoce si la velocidad de estos cambios ambientales superó la capacidad de

evolución del nicho en los linajes vegetales, favoreciendo procesos de alopatría asociados al conservadurismo de nicho.

En paralelo, se ha propuesto que la colonización y diversificación de varios linajes de angiospermas en el Desierto de Atacama hiperárido ocurrió al menos desde hace ~5 millones de años, cuando las condiciones de hiperaridez ya se habían establecido, como se ha sugerido para *Heliotropium* sect. *Cochranea* (Luebert & Wen, 2008), *Nolana* y *Malesherbia* (Guerrero et al., 2013), y *Oxalis* (Heibl & Renner, 2012). Sin embargo, esta colonización no debe entenderse como un proceso aislado del resto del gradiente árido-semiárido de Chile, sino como parte de una dinámica espacial más amplia que conecta el Atacama con Chile central y con los Andes orientales. En este contexto, regiones adyacentes menos áridas, como Chile mediterráneo costero y los Andes de Argentina, pudieron haber funcionado como fuentes, corredores o zonas de persistencia para linajes xerofíticos durante fases climáticas más favorables, mientras que el Atacama hiperárido habría actuado como filtro ambiental extremo, permitiendo la persistencia solo de linajes capaces de tolerar o explotar fuentes hídricas altamente restringidas, como la niebla costera. Así, los “desfases temporales evolutivos” entre el establecimiento de condiciones hiperáridas y la colonización/diversificación efectiva (Guerrero et al., 2013) ofrecen un marco conceptual para evaluar si la ocupación del desierto hiperárido costero refleja colonizaciones tardías desde regiones adyacentes menos áridas, oportunidades climáticas transitorias, persistencia en refugios costeros o combinaciones de estos procesos.

Desde esta perspectiva, *Eriosyce*, distribuido en Chile, Perú y Argentina (Kattermann, 1994; Guerrero et al., 2019), constituye un modelo particularmente adecuado para estudiar la colonización y diversificación de plantas xerofíticas en ambientes hiperáridos. En Sudamérica, los ambientes xerofíticos han actuado como escenarios de diversificación reciente en varios clados de cactáceas, incluyendo *Eulychnia* y *Eriosyce* en el Desierto de Atacama, y *Cereus* en biomas como el Cerrado y el Chaco (Merklinger et al., 2021; Amaral et al., 2021; Meriño et al., 2024). Evaluar las áreas ancestrales de *Eriosyce* permite determinar si la expansión hacia el núcleo hiperárido del Atacama fue reciente, si ocurrió desde regiones adyacentes menos áridas y si coincidió con eventos de especiación. Además, permite cuantificar eventos de dispersión, vicarianza y especiación dentro de áreas, aportando evidencia sobre los mecanismos que estructuraron la expansión espacial y la diversificación del género.

La relevancia de *Eriosyce* como modelo no radica únicamente en su posición filogenética dentro de Notocactaceae, sino principalmente en su patrón de riqueza, distribución y diferenciación ecológica a lo largo del gradiente árido-hiperárido del sur de Sudamérica. Las filogenias calibradas de Cactaceae han mostrado que las principales radiaciones del grupo ocurrieron tras la evolución de rasgos asociados a la tolerancia a

la sequía, como la succulencia y el metabolismo CAM, los cuales habrían actuado como preadaptaciones que facilitaron la expansión hacia ambientes áridos durante el Mioceno tardío y el Plioceno (Arakaki et al., 2011; Hernández-Hernández et al., 2014). En este contexto, *Eriosyce* destaca como un sistema particularmente informativo, al combinar una diversificación relativamente reciente con una marcada ocupación de hábitats contrastantes, desde ambientes costeros hiperáridos dependientes de niebla hasta zonas andinas y mediterráneas con regímenes hídricos diferenciados. Tales linajes incluyen principalmente especies globosas que divergieron hace unos 12 millones de años (Hernández-Hernández et al., 2011, 2014). Se infiere que el origen de la tribu proviene del centro-este de los Andes del sur de Sudamérica (18-22°S), donde algunos géneros divergieron tempranamente, como *Yavia* y *Neowerdermannia* (Hernández-Hernández et al., 2014). En los Andes occidentales, la mayor diversidad de Notocactaceae se encuentra desplazada hacia el sur (22-34°S) (Guerrero et al. 2011b), ya que el Desierto de Atacama hiperárido restringe severamente la colonización de los principales grupos de plantas y animales (Guerrero et al., 2013).

En este marco, la distribución de *Eriosyce* dentro de este gradiente sugiere que su diversificación no solo estuvo condicionada por restricciones macroclimáticas impuestas por la hiperaridez del Atacama, sino también por la capacidad de los linajes para explotar distintos nichos hidrológicos a escalas más finas. La concentración de especies en el norte y centro de Chile, junto con su presencia en ambientes costeros, valles interiores y zonas andinas, indica que la diferenciación ecológica dentro del género pudo haber estado mediada por variación en la disponibilidad y uso del agua, más que por la aridez per se. De este modo, *Eriosyce* ofrece una oportunidad para evaluar cómo los patrones macroevolutivos inferidos para Cactaceae basados en aridificación, pre adaptaciones xerofíticas y expansión de ambientes secos se manifiestan a escala regional en un sistema donde la disponibilidad efectiva de agua, modulada por niebla, topografía y sustrato, puede haber desempeñado un papel clave en la colonización y diversificación.

Dado que las condiciones de hiperaridez actuales del Desierto de Atacama se establecieron de forma persistente durante el Mioceno tardío-Plioceno, y que varios linajes de plantas muestran señales de colonización posterior a este evento, la ocupación del núcleo hiperárido costero por *Eriosyce* debió ocurrir posterior al establecimiento de las condiciones de hiperaridez. Esta expectativa se sustenta en la existencia de desfases temporales evolutivos entre la instauración de condiciones ambientales extremas y la colonización efectiva por los linajes, lo que sugiere que la expansión hacia ambientes hiperáridos no fue inmediata, sino dependiente de tolerancias fisiológicas, estrategias hidrológicas diferenciadas y oportunidades climáticas transitorias.

Bajo este marco, se hipotetiza que la diversificación de *Eriosyce* en el núcleo hiperárido costero del Desierto de Atacama resultó de una colonización posterior a la

consolidación de condiciones hiperáridas actuales y que dicha colonización ocurrió desde regiones menos áridas del centro-este de los Andes chilenos y argentinos. Además, este proceso habría ocurrido durante episodios climáticos que favorecieron la conectividad espacial y la dispersión hacia ambientes progresivamente más secos y habría estado asociada a cambios en el nicho hidrológico, expresados en diferencias en las fuentes de agua utilizadas y en las estrategias de adquisición y uso del recurso hídrico.

El presente estudio evalúa si la colonización del desierto hiperárido por *Eriosyce* estuvo asociada a cambios en la dinámica evolutiva del nicho hidrológico y si dichos cambios se relacionaron con la diversificación del género. Para ello, se estimaron los patrones de biogeografía regional, las áreas ancestrales y su cronología, con el fin de determinar cuándo ocurrió la expansión hacia ambientes áridos e hiperáridos y desde qué regiones se produjo. Esta reconstrucción espacial y temporal se integró con las tasas evolutivas de rasgos hidrológicos y con las tasas de diversificación neta, lo que permitió evaluar si la ocupación de hábitats extremos coincidió con cambios en las estrategias de adquisición y uso del agua, y si estas transformaciones se asociaron con diferencias en la diversificación de los linajes.

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Muestreo de especies y extracción de DNA

Se recolectó tejido fresco de plantas, exclusivamente de raíces. El material fue preservado en buffer CTAB-NaCl (2%:22%) o en sílica gel para su transporte al laboratorio, y posteriormente almacenado a -80 °C hasta su procesamiento. Se utilizaron un total de 91 muestras de *Eriosyce*, representadas por 455 secuencias (91 muestras × 5 marcadores). Estas fueron complementadas con secuencias previamente publicadas (Guerrero et al., 2019b; Villalobos-Barrantes et al., 2022; Walter et al., 2024).

Para la extracción de ADN se emplearon entre 40 y 50 mg de tejido radicular, previamente pulverizado hasta obtener un polvo fino mediante un homogeneizador automático. El ADN total fue extraído utilizando el kit *DNeasy Plant Kit* (Qiagen, Valencia, California, USA), siguiendo las instrucciones del fabricante. Para los análisis filogenéticos, se amplificaron tres marcadores cloroplastidiales no codificantes (*rpl32-trnL*, *trnH-psbA*, *trnL-trnF*), un gen plastidial (*ycf1*) y un gen nuclear (PHYC), de acuerdo con el protocolo descrito en Guerrero et al. (2019b). Los productos de PCR fueron verificados mediante electroforesis en geles de agarosa al 1% y posteriormente enviados a Macrogen (Seúl, Corea) para su secuenciación en ambas direcciones.

3.2.2 Reconstrucción filogenética y estimación de tiempos de divergencia

Para la reconstrucción filogenética se ensambló una matriz de 91 muestras, concatenada a partir de los cinco marcadores amplificados anteriormente, la cual fue editada utilizando el programa Geneious Prime® 2026.0.2 (Biomatters Ltd.). Las secuencias de cada marcador fueron alineadas automáticamente mediante *Muscle* y posteriormente verificadas manualmente. El grupo externo estuvo compuesto por 17 especies, en su mayoría pertenecientes al núcleo de *Notocactaceae* que incluyen los géneros *Yavia*, *Rimacactus*, *Parodia*, *Neowerdermannia* y *Frailea* y otros como *Leucostele*, *Haageocereus*, *Eulychnia* y *Copiapoa*. Cada marcador fue alineado de manera independiente y luego concatenado. Las mejores particiones y modelos moleculares fueron evaluados utilizando *PartitionFinder* v.2.1.1, según lo descrito en Guerrero et al. (2019b).

Las inferencias bayesianas de la matriz concatenada se realizaron utilizando *MrBayes* v3.2.7 (Ronquist et al., 2012), empleando heterogeneidad de tasas, frecuencias de bases y tasas de sustitución no vinculadas entre particiones. El análisis bayesiano se ejecutó durante 50 millones de generaciones, con cuatro corridas independientes y cuatro cadenas cada una, muestreando cada 1000 generaciones. Los mejores modelos fueron GTR+G para *rpl32-trnL* y *trnH-psbA*, y GTR+G+I para el resto de los marcadores. La convergencia fue monitoreada mediante la desviación estándar de las frecuencias de partición, considerándose como evidencia robusta de convergencia cuando este valor se estabilizó por debajo de 0,01. Los valores de verosimilitud asociados, el tamaño efectivo de muestra (ESS) y los valores de *burn-in* de las distintas corridas fueron verificados utilizando el programa *Tracer* v1.7.1 (Rambaut et al., 2018). Los árboles fueron visualizados mediante el software *FigTree* v1.4.4 (Rambaut, 2016).

Las fechas de divergencia fueron estimadas utilizando BEAST v2.7.7 (Bouckaert et al., 2019), donde se evaluaron los cuatro modelos de reloj molecular disponibles sobre la matriz concatenada de 91 muestras. Como información a priori, se utilizaron edades nodales reportadas en la filogenia de *Cactaceae* de Hernandez-Hernandez et al. (2014), considerando los intervalos de densidad posterior más alta (HPD) al 95%. Los tres nodos calibrados empleados en el análisis fueron: (i) el nodo raíz, correspondiente a 17.15 Ma, con una distribución normal entre 12.67 y 24.46 Ma; (ii) un segundo nodo, correspondiente a 12.44 Ma, con una distribución normal entre 8.59 y 17.95 Ma; y (iii) un tercer nodo (*Notocactaceae* sensu stricto), correspondiente a 8.78 Ma, con una distribución normal entre 5.54 y 13.03 Ma.

Finalmente, a partir de la distribución posterior de árboles se obtuvo el árbol de máxima credibilidad de clado (MCC) mediante TreeAnnotator en BEAST v2.7.7, el cual resume simultáneamente la topología inferida, las edades medias nodales y los

intervalos de densidad posterior máxima (HPD) del 95%. El árbol MCC resultante se visualizó y editó en FigTree v1.4.4 (Rambaut, 2018).

3.2.3 Estimación del área ancestral

Para la reconstrucción biogeográfica de las áreas ancestrales de *Eriosyce*, se utilizaron las ocurrencias obtenidas durante las campañas de muestreo entre los años 2021-2023. Además, se consultó el tratamiento taxonómico del género propuesto por Kattermann (1994). Se utilizó la filogenia calibrada obtenida anteriormente para la reconstrucción de la biogeografía histórica de *Eriosyce* la cual fue podada y se incluyeron solamente dos grupos externos *Yavia cryptocarpa* y *Rimacactus laui*.

La delimitación de las áreas biogeográficas fue ajustada al rango de distribución de *Eriosyce* en Chile, Perú y Argentina, siguiendo el esquema empleado por Guerrero et al. (2013). Esta delimitación se sustenta en que las unidades biogeográficas deben representar áreas con historia evolutiva, composición biótica, endemismo, clima, fisiografía y suelos diferenciados, más que simples divisiones espaciales o políticas (Morrone, 2014; Escalante et al., 2025). Se reconocieron seis áreas: (A) Desierto de Sechura (4°S-18°S; <1500 m), (B) Desierto de Atacama costero (planicies litorales, cordillera de la Costa y valles intermedios; 18°S-29°S; <1500 m), (C) Desierto de Atacama andino (cordones transversales y cordillera de los Andes; 18°S-30°S; >1500 m), (D) Chile mediterráneo costero (planicies litorales y cordillera de la Costa; >30°S; <1500 m), (E) Chile mediterráneo andino (cordones transversales y cordillera de los Andes; >30°S; >1500 m) y (F) Andes argentinos (cordillera de los Andes argentinos; 24°S-36°S) (Fig. 3.1). La separación entre áreas costeras y altoandinas se justificó por el fuerte gradiente altitudinal y fisiográfico que caracteriza a la Zona de Transición Sudamericana, la cual se extiende desde el nivel del mar hasta más de 4500 m en los Andes y comprende provincias biogeográficas diferenciadas, como el Desierto Costero Peruano, Atacama, Puna y Monte (Lizardo & Ruggiero, 2026). En consecuencia, el umbral altitudinal de 1500 m permitió distinguir sectores de planicies litorales, cordillera de la Costa y valles intermedios respecto de sectores altoandinos y cordilleranos. Asimismo, la división latitudinal alrededor de los 30°S permitió separar el dominio árido-hiperárido del Atacama del dominio mediterráneo de Chile central, de acuerdo con los ombrotipos propuestos por Luebert & Pliscoff (2017) y con la existencia de provincias y dominios biogeográficos diferenciados en regionalizaciones sudamericanas previas (Morrone, 2014; Lizardo & Ruggiero, 2026).

Se aplicó la prueba de razón de verosimilitud a seis modelos realizados: DEC (Ree & Smith, 2008, Massana et al., 2015), DEC+J (Matzke, 2014), DIVALIKE (Matzke, 2014; Ronquist, 1997), DIVALIKE+J, BAYAREALIKE (Matzke, 2014; Landis et al., 2013) y BAYAREALIKE+J (Matzke, 2014). El mejor modelo se seleccionó en base al criterio de

información de Akaike (AICc) (Burnham & Anderson, 2004). Se realizó una reconstrucción no estratificada del rango ancestral, con un máximo de tres áreas por nodo para la reconstrucción basada en las regiones seleccionadas anteriormente. Dado que la mayoría de los taxones ocupan áreas únicas, se incluyó el uso del parámetro J (Matzke, 2022). El parámetro J permite modelar eventos de "permeabilidad" entre áreas geográficas, donde se asume que hay cierta "flexibilidad" en la conexión entre áreas adyacentes que de otro modo no estarían conectadas por dispersión directa. Este parámetro puede ser útil cuando se observan eventos de dispersión no tan estrictos o directos entre las áreas; sin embargo, en este caso, se considera apropiado debido a que los taxones ocupan áreas únicas, lo que justifica el uso de J para modelar transiciones entre estas áreas.

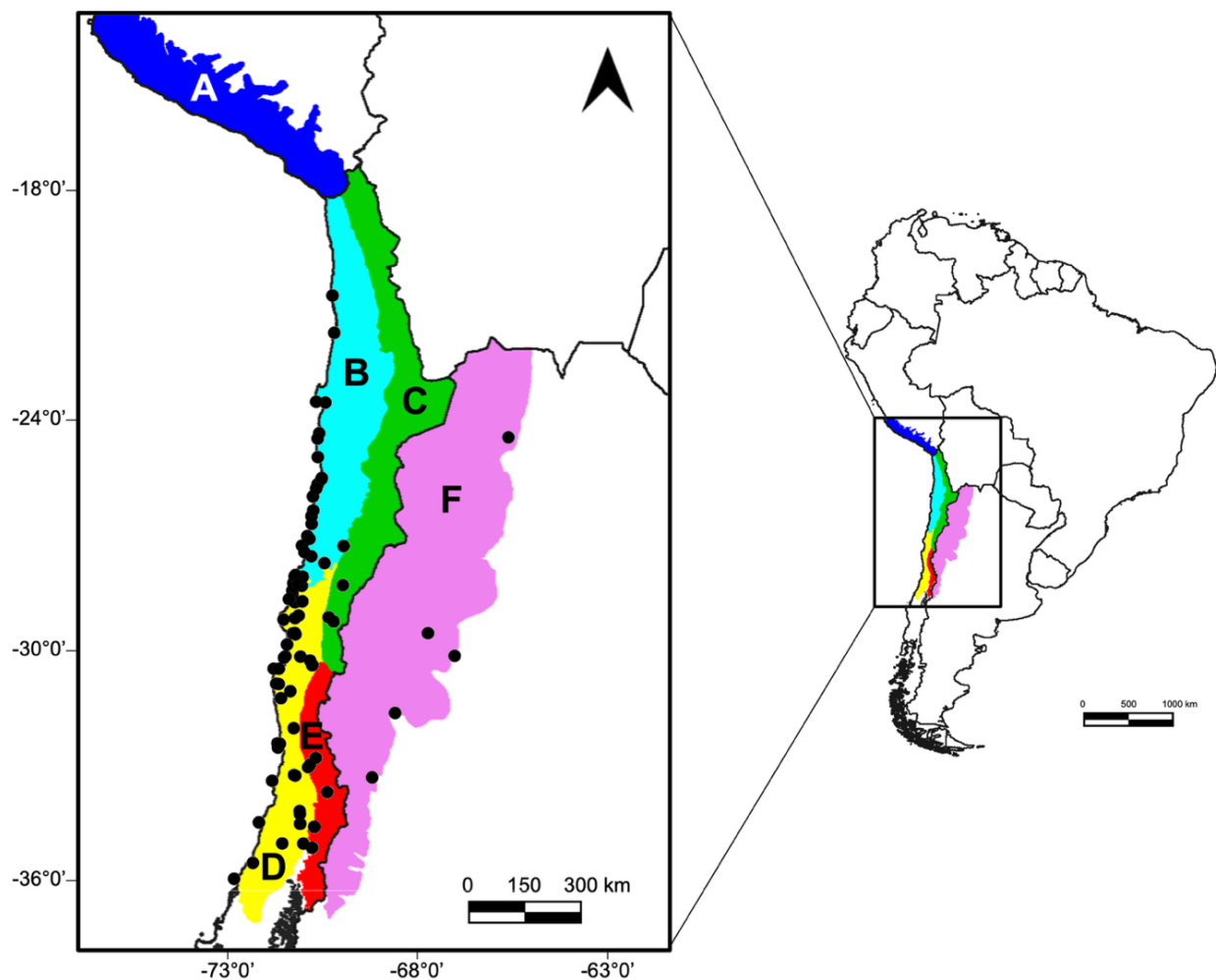


Figura 3.1. Delimitación de las áreas utilizadas para la reconstrucción biogeográfica de *Eriosyce* y poblaciones muestreadas en nuestro estudio. (A) Desierto de Sechura, (B) Desierto de Atacama costero (planicies litorales, cordillera de la Costa y valles intermedios), (C) Desierto de Atacama andino (cordones transversales y Cordillera de los Andes), (D) Chile mediterráneo costero (planicies litorales y cordillera de la Costa),

(E) Chile mediterráneo andino (cordones transversales y cordillera de los Andes) y (F) Andes argentinos. Las áreas fueron definidas según Guerrero et al. (2013) y ajustadas según criterios latitudinales, altitudinales y fisiográficos, en concordancia con regionalizaciones biogeográficas que reconocen unidades con historia evolutiva, endemismo y condiciones ambientales diferenciadas (Morrone, 2014; Escalante et al., 2025; Lizardo & Ruggiero, 2026).

3.2.4 Estimación del número y tipo de los eventos biogeográficos

Para la evaluación del número y tipo de eventos biogeográficos se utilizó el mapeo estocástico biogeográfico implementado en BioGeoBEARS (BSM; Matzke, 2015; Dupin et al., 2016). Este método ayuda a construir modelos de evolución de rasgos y a estimar cambios históricos a lo largo de las ramas (Nielsen, 2002; Huelsenbeck et al., 2003), incluyendo eventos anagenéticos y cladogenéticos (Dupin et al., 2016). El BSM se realizó a partir del mejor modelo obtenido anteriormente y se estimaron las medias y las desviaciones estándar de los recuentos para 50 árboles.

3.2.5 Dinámica evolutiva del nicho hidrológico en las tasas de diversificación de *Eriosyce*

3.2.5.1 Caracterización isotópica, morfológica y ambiental del nicho hidrológico

Para la caracterización del nicho hidrológico se utilizó una matriz de datos compuesta por las siguientes variables: $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^2\text{H}$, Exceso de deuterio, ancho y largo de la raíz (se midieron para cada planta mediante la excavación del sistema radicular y el uso de un caliper ($\pm 0,1$ cm) a 3 cm desde la base del tallo y la longitud de la raíz desde la base del tallo hasta la punta de la raíz), relación volumen:superficie de los tallos y variables bioclimáticas de precipitación (Precipitación anual (bio12), Precipitación del mes más húmedo (bio13), Precipitación del mes más seco (bio14), Estacionalidad de la precipitación (bio15), Precipitación del trimestre más húmedo (bio16), Precipitación del trimestre más seco (bio17), Precipitación del trimestre más cálido (bio18) y Precipitación del trimestre más frío (bio19)) de la base de datos Chelsa a una resolución de 30 segundos de arco (versión 2.1, 2022) (Brun et al., 2022).

La relación volumen:superficie (V:S) del tallo se estimó a partir de un modelo geométrico cilíndrico que integra explícitamente la altura de los individuos, con el fin de representar la capacidad de almacenamiento hídrico relativa a la superficie fotosintéticamente activa a escala de tallo completo. Este enfoque se inspira en la formulación geométrica utilizada por Hultine et al. (2016), derivada de Mauseth (2000), pero en lugar de definir V:S por unidad de longitud (a partir de área y perímetro de la sección transversal), se considera el volumen y la superficie totales del cilindro, lo que permite incorporar el efecto de la altura en la caracterización del nicho hidrológico.

Para cada especie se obtuvo el diámetro promedio del tallo (D , en metros) y la altura promedio del tallo expuesto sobre el suelo (H , en metros). Ambas variables se midieron en individuos adultos, siendo el diámetro registrado a la altura del ápice del tallo y la altura con una desde la superficie del suelo hasta el ápice. A partir del diámetro se definió el radio del tallo como $r = D/2$. Suponiendo que el tallo se aproxima a un cilindro de radio r y altura H , el volumen total del tallo (V) se calculó como:

$$V = \pi r^2 H$$

La superficie lateral del cilindro (S_{lat}) y la superficie de las dos bases (S_{bases}) se expresaron como:

$$S_{\text{lat}} = 2\pi r H, S_{\text{bases}} = 2\pi r^2$$

y, en consecuencia, la superficie total del tallo (S_{tot}) se obtuvo como:

$$S_{\text{tot}} = S_{\text{lat}} + S_{\text{bases}} = 2\pi r H + 2\pi r^2$$

La relación volumen-superficie del tallo completo se definió como el cociente entre el volumen y la superficie totales:

$$V:S_{\text{tot}} = \frac{V}{S_{\text{tot}}} = \frac{\pi r^2 H}{2\pi r H + 2\pi r^2} = \frac{r H}{2(H + r)}$$

Sustituyendo $r = D/2$, la expresión se puede escribir directamente en función del diámetro y la altura del tallo:

$$V:S_{\text{tot}} = \frac{DH}{4H + 2D}$$

De este modo, para cada especie se calculó $V:S_{\text{tot}}$ a partir de los valores promedio de D y H en metros, aplicando la expresión anterior. Esta métrica integra simultáneamente la geometría radial y la altura del tallo, de manera que representa la cantidad de volumen disponible por unidad de superficie externa del tallo a escala de individuo completo. Desde una perspectiva funcional, este cociente es relevante porque el volumen del tallo determina la capacidad de almacenamiento de agua, carbono y nutrientes, mientras que la superficie del tallo se relaciona directamente con la capacidad fotosintética total del tallo; por tanto, $V:S_{\text{tot}}$ sintetiza el compromiso entre almacenamiento y adquisición de recursos en las distintas especies de *Eriosyce*.

3.2.5.2 Heterogeneidad evolutiva del nicho hidrológico en *Eriosyce*

Con el objetivo de evaluar si la evolución del nicho hidrológico en *Eriosyce* ha sido homogénea a lo largo de la filogenia o si, por el contrario, presenta cambios discretos de régimen evolutivo, se implementó el enfoque multivariado desarrollado en el paquete bifrost en R (Berv et al., 2026). Este método permite identificar configuraciones óptimas de modelos evolutivos multivariados a lo largo de un árbol filogenético, detectando cambios en la estructura de covarianza y en las tasas evolutivas mediante un procedimiento iterativo de búsqueda (greedy search) basado en criterios de información. Se utilizó como árbol de referencia la filogenia previamente estimada y calibrada temporalmente para el género y la matriz de rasgos multivariada que integró las variables isotópicas ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^2\text{H}$ y D-excess), morfológicas y ambientales descritas anteriormente. Todas las variables fueron estandarizadas (media cero y varianza unitaria) para asegurar comparabilidad entre escalas y evitar dominancia de variables con mayor varianza absoluta. El modelo base correspondió a un proceso de movimiento browniano multivariado (BM), ajustado mediante el método de Ho y Ané (H&L), incorporando error de medición cuando correspondía. La búsqueda de configuraciones óptimas se realizó mediante la función `searchOptimalConfiguration`, permitiendo la detección de cambios de régimen (shifts) en nodos internos del árbol. Se utilizó el criterio de información generalizado (GIC) para comparar modelos, con un umbral de aceptación de cambios (`shift_acceptance_threshold`) de 20 unidades, lo que corresponde a un enfoque conservador en la detección de nuevos regímenes. Adicionalmente, se estableció un número mínimo de descendientes por nodo (`min_descendant_tips` = 5) para evitar la identificación de shifts espurios en clados con bajo tamaño muestral. La robustez de los resultados se evaluó mediante análisis de sensibilidad, variando sistemáticamente los parámetros `min_descendant_tips` (4-6) y `shift_acceptance_threshold` (10-20), y registrando la frecuencia de aparición de los nodos shift en cada combinación. Lo anterior, permitió reducir la complejidad de la matriz inicial y seleccionar variables que representan dimensiones complementarias del nicho hidrológico: una señal isotópica del agua utilizada, un rasgo funcional de captación y una variable ambiental asociada al período de mayor estrés hídrico.

3.2.5.3 Modo y tempo de la evolución del nicho hidrológico en *Eriosyce*

Para evaluar la dinámica evolutiva de los rasgos continuos asociados al nicho ecohidrológico, se estimó inicialmente la señal filogenética de cada variable mediante el parámetro λ de Pagel, implementado con la función `phylosig` del paquete `phytools`. La significancia de λ fue evaluada mediante una prueba de razón de verosimilitudes frente a un modelo nulo con $\lambda = 0$, con el objetivo de determinar si la variación interespecífica de cada rasgo se encontraba estructurada por la historia filogenética compartida.

Posteriormente, se compararon tres modelos alternativos de evolución de caracteres continuos: Brownian Motion (BM), que asume una acumulación aleatoria de cambios con tasa constante; Early Burst (EB), que representa una dinámica de cambio rápido temprano seguida de desaceleración; y Ornstein-Uhlenbeck (OU), que incorpora atracción hacia un óptimo evolutivo. Los modelos fueron ajustados con la función `fitContinuous` del paquete `geiger`, y la selección del modelo de mejor ajuste se basó en los valores de AIC y pesos de Akaike. Este análisis permitió evaluar el modo general de evolución de cada rasgo, distinguiendo entre patrones compatibles con cambio gradual, desaceleración temprana o evolución restringida hacia estados óptimos.

Una vez identificado el modelo de mejor ajuste, la distribución filogenética de cada rasgo fue explorada mediante reconstrucciones ancestrales y mapas continuos sobre la filogenia. Para las reconstrucciones bajo un marco browniano se utilizó la función `fastAnc` de `phytools`, obteniendo estimaciones de estados ancestrales, varianzas e intervalos de confianza del 95%. De manera complementaria, cuando el modelo de mejor ajuste fue OU, se evaluaron los estados ancestrales mediante reconstrucción por máxima verosimilitud, considerando la parametrización del modelo seleccionado. La variación de los rasgos a lo largo del árbol fue visualizada mediante mapas continuos de color generados con `contMap` en `phytools`, los cuales permitieron representar gráficamente los gradientes de cambio entre linajes y facilitar la interpretación del patrón filogenético de cada variable.

Para evaluar el tempo evolutivo del nicho hidrológico y su relación con la diversificación, se utilizó BMM v.2.5.0 (Rabosky et al., 2014), que permite estimar heterogeneidad de tasas a lo largo de la filogenia mediante modelos de cambios de régimen en procesos de evolución de rasgos y diversificación. Los análisis fueron implementados en dos modalidades complementarias: primero, bajo el modo de evolución de rasgos continuos (`type = "trait"`), para estimar las tasas evolutivas de las variables ecohidrológicas seleccionadas; y segundo, bajo el modo de diversificación (`type = "diversification"`), para estimar tasas de especiación, extinción y diversificación neta a lo largo del árbol.

En el análisis de rasgos continuos, BMM se ejecutó de manera independiente para cada variable representativa del nicho hidrológico, incluyendo D-excess, Largo raíz y bio17. Los archivos de control fueron generados a partir de los priors apropiados para análisis de rasgos, definidos mediante `setBMMpriors`, y las cadenas MCMC fueron ejecutadas durante 50 millones de generaciones. Se descartó el 25% inicial como burn-in y la convergencia fue evaluada mediante Tracer v1.7.1 y el paquete `coda` en R, considerando el tamaño efectivo de muestra y la estabilidad de la verosimilitud a lo largo de la cadena. Las tasas evolutivas por rama y por especie fueron extraídas y visualizadas

mediante BAMMtools, permitiendo evaluar si la velocidad de evolución de cada rasgo fue homogénea en el árbol o si presentó aceleraciones localizadas en determinados linajes.

En el análisis de diversificación, BAMM se ejecutó bajo la modalidad `type = "diversification"`. Los valores previos del análisis fueron definidos mediante `setBAMMpriors`, y posteriormente se generó el archivo de control `divcontrol.txt` con los parámetros requeridos para ejecutar 50 millones de generaciones de MCMC. Se descartó el 25% inicial como burn-in, y la convergencia fue evaluada mediante Tracer v1.7.1 (Rambaut et al., 2018) y el paquete coda en R (Plummer et al., 2006), considerando el tamaño efectivo de muestra, la estabilidad de la verosimilitud y el número de cambios de tasa muestreados durante la cadena. Las tasas de especiación (λ), extinción (μ) y diversificación neta ($\lambda - \mu$) por especie fueron extraídas mediante `getTipRates` en BAMMtools. La variación filogenética de las tasas fue visualizada mediante `plot.bammdata`, mientras que los cambios en la diversificación a través del tiempo fueron evaluados con `plotRateThroughTime`.

Las relaciones entre los valores observados de las variables ecohidrológicas seleccionadas (D-excess, largo de la raíz y bio17), sus tasas de evolución y la tasa neta de diversificación por especie ($\lambda - \mu$) fueron evaluadas mediante PGLS y STRAPP, siguiendo el enfoque de Thompson & Venditti (2026). Esta doble aproximación permitió contrastar si la diversificación se relaciona con el estado actual de los rasgos o con la velocidad a la que estos evolucionan, dos componentes que pueden reflejar procesos macroevolutivos distintos. Los modelos PGLS fueron utilizados para evaluar dichas relaciones considerando la no independencia filogenética entre especies, mientras que STRAPP permitió evaluar las correlaciones incorporando la incertidumbre posterior asociada a las tasas de diversificación estimadas con BAMM. De este modo, Los modelos PGLS fueron utilizados como análisis exploratorios para evaluar patrones de covariación entre variables ecohidrológicas, tasas evolutivas y diversificación neta, mientras que STRAPP se consideró la prueba principal para evaluar asociaciones rasgo-diversificación incorporando la incertidumbre posterior de las tasas estimadas por BAMM.

3.3 Resultados

3.3.1 Reconstrucción filogenética y calibración temporal

La matriz concatenada utilizada para la reconstrucción filogenética incluyó cinco marcadores y comprendió 4841 pb de secuencias alineadas para 91 individuos. De este total, 2339 sitios fueron variables en la matriz completa y 1011 en el grupo interno (Tabla 3.1). Entre los loci analizados, el espaciador plastidial no codificante *rpl32-trnL* aportó 1354 pb y concentró el 30% de los sitios variables, mientras que *trnL-trnF* contribuyó con 1084 pb (15%) y *trnH-psbA* fue el marcador de menor longitud, con 439 pb (4% de los sitios variables). Por su parte, el gen plastidial *ycf1* aportó 930 pb (20% de los sitios

variables), y el gen nuclear *PHYC* contribuyó con 1034 pb, el cual constituyó el locus con la mayor proporción de variación en el conjunto analizado (31% de los sitios variables). En conjunto, la matriz concatenada integró información filogenética procedente tanto de regiones plastidiales codificantes y no codificantes como de un marcador nuclear, con una contribución particularmente relevante de *PHYC*, *rpl32-trnL* y *ycf1* (Tabla 3.1).

Los análisis bayesianos de la matriz concatenada recuperaron a *Eriosyce* como un clado monofilético dentro de Notocactaceae, con alto soporte posterior en los nodos principales. La edad corona estimada para Notocactaceae fue de 8,56 Ma [HPD 95%: 6,72-10,09 Ma], mientras que la edad corona de *Eriosyce* fue estimada en 7,84 Ma [HPD 95%: 6,09-9,49 Ma], lo que sitúa la diversificación inicial del género durante el Mioceno tardío. Dentro de *Eriosyce* se reconocieron siete clados principales, con edades corona distribuidas entre el Mioceno tardío, el Plioceno y el Pleistoceno (Fig. 3.2; Tabla 3.2).

Tabla 3.1. Resumen de los marcadores incluidos en la matriz concatenada utilizada para la reconstrucción filogenética, indicando longitud total alineada, número de caracteres variables en el grupo interno y en la matriz completa, caracteres parsimoniosamente informativos y porcentaje de cobertura para el grupo interno y externo.

Locus	Longitud total	CV en el grupo interno	CV totales	Caracteres parsimoniosamente informativos	Cobertura grupo interno (%)	Cobertura grupo externo (%)
<i>rpl32-trnL</i>	1354	271	1207	347	16	83
<i>trnL-trnF</i>	1084	226	363	206	16	83
<i>trnH-psbA</i>	439	34	74	33	16	84
<i>ycf1</i>	930	227	399	296	15	75
<i>PHYC</i>	1034	253	296	98	15	15
Matriz Concatenada	4841	1011	2339	980		

El Clado I, correspondiente a *Eriosyce* sect. *Eriosyce*, fue recuperado con soporte máximo (PP = 1,0) e incluyó a *E. umadeave*, *E. aurata* var. *spinibarbis*, *E. aurata* var. *aurata*, *E. rodentiophila*, *E. islayensis* subsp. *islayensis* y *E. islayensis* subsp. *omasensis*. Este clado presentó la edad corona más antigua dentro del género, estimada en 5,83 Ma [HPD 95%: 3,66-8,33 Ma]. Otros linajes con edades corona pliocénicas incluyeron los dos subclados principales de *Eriosyce* sect. *Horridocactus*, con edades estimadas de 4,66 Ma [HPD 95%: 3,15-6,15 Ma] para el subclado A y 4,30 Ma [HPD 95%: 2,76-5,81 Ma] para el subclado B. El Clado VII presentó una edad corona ligeramente menor, estimada en 4,15 Ma [HPD 95%: 2,51-5,58 Ma], y fue recuperado como el linaje más diverso del género, con alto soporte posterior (PP = 0,96).

Dentro de los clados restantes *Eriosyce* sect. *Pyrhocactus* fue recuperada como Clado III, con soporte máximo (PP = 1,0), e incluyó a *E. andreaeana*, *E. strausiana*, *E. villicumensis* y *E. bulbocalyx*. Su edad corona fue estimada en 3,74 Ma [HPD 95%: 1,43-

6,23 Ma]. *Eriosyce* sect. *Campanulatae* fue recuperada como Clado II, también con soporte máximo (PP = 1,0), e incluyó a *E. marksiana* var. *marksiana* y *E. marksiana* var. *lissocarpa*, con una edad corona de 2,75 Ma [HPD 95%: 0,50-5,59 Ma]. *Eriosyce* sect. *Neoporteria* correspondió al Clado VI, con soporte máximo (PP = 1,0) y una edad corona de 2,61 Ma [HPD 95%: 1,32-4,06 Ma]. Finalmente, el Clado V, correspondiente a *Eriosyce* sect. *Diaguita*, incluyó a *E. riparia*, *E. fankhauseri* y *E. tenebrica*, y fue recuperado con soporte moderado (PP = 0,81). Su edad corona fue estimada en 1,26 Ma [HPD 95%: 0,14-3,05 Ma], el cual constituyó el clado con la diversificación corona más reciente entre los linajes principales reconocidos.

Tabla 3.2. Edades de la corona e intervalos de densidad posterior máxima (HPD) del 95% de los clados de *Eriosyce* y la tribu Notocactaeae según el árbol filogenético calibrado en el tiempo obtenido mediante inferencia bayesiana en BEAST.

Clado	Edad corona (Ma)	HPD 95 %
Notocactaeae	8,56	6,72-10,09
<i>Eriosyce</i>	7,84	6,09-9,49
Clado I. <i>Eriosyce</i> sect. <i>Eriosyce</i>	5,83	3,66-8,33
Clado II. <i>Eriosyce</i> sect. <i>Campanulatae</i>	2,75	0,50-5,59
Clado III. <i>Eriosyce</i> sect. <i>Pyrrhocactus</i>	3,74	1,43-6,23
Clado IV. <i>Eriosyce</i> sect. <i>Horridocactus</i> subclado A	4,66	3,15-6,15
Clado IV. <i>Eriosyce</i> sect. <i>Horridocactus</i> subclado B	4,30	2,76-5,81
Clado V. <i>Eriosyce</i> sect. <i>Diaguita</i>	1,26	0,14-3,05
Clado VI. <i>Eriosyce</i> sect. <i>Neoporteria</i>	2,61	1,32-4,06
Clado VII	4,15	2,51-5,58

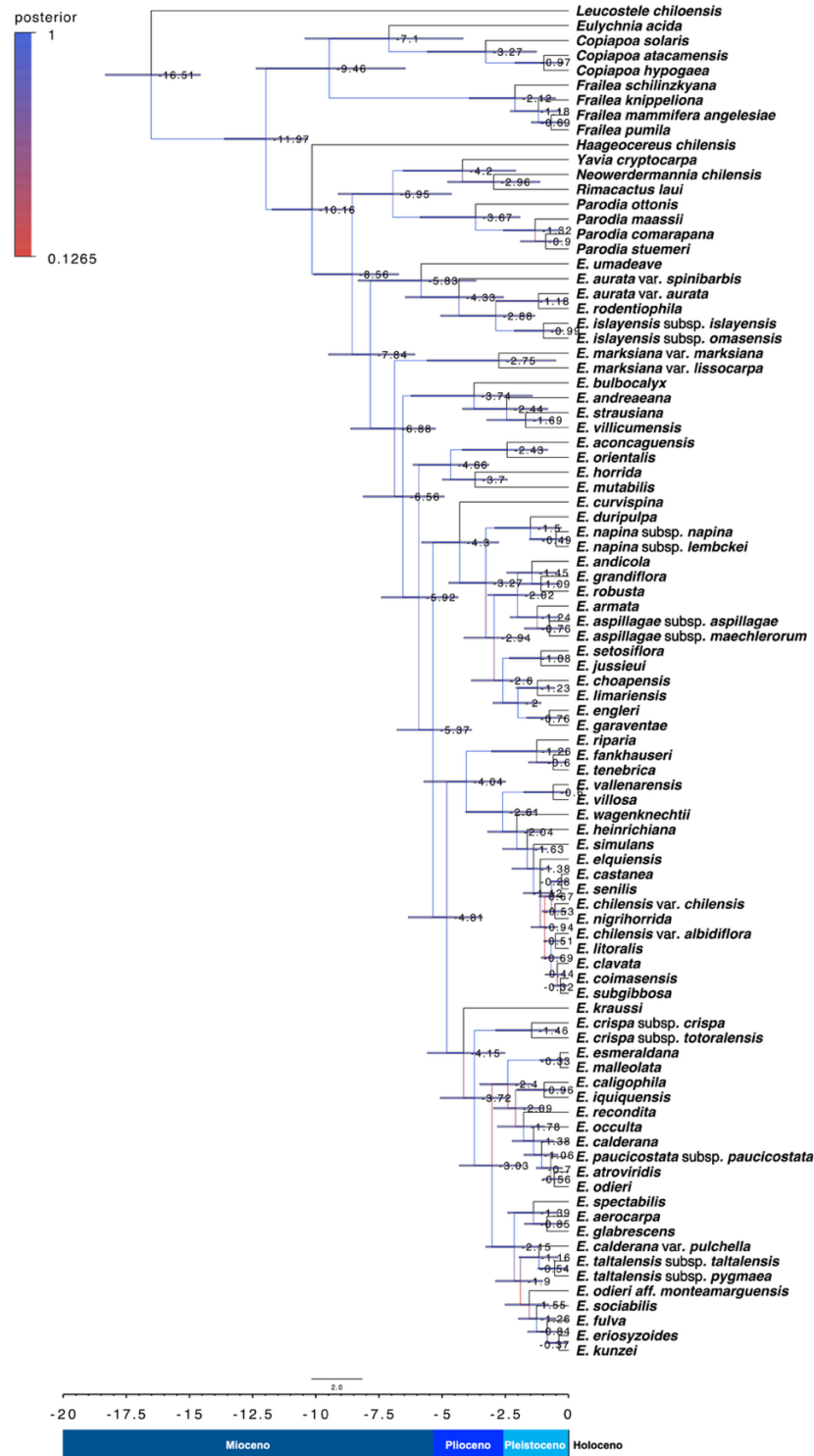


Figura 3.2. Filogenia calibrada en el tiempo de *Eriosyce* obtenida a partir del análisis bayesiano de la matriz concatenada de cinco marcadores. Los valores indicados sobre los nodos corresponden a las edades estimadas de divergencia (en millones de años), mientras que la escala de color de las ramas representa las probabilidades posteriores de los nodos. La barra de escala inferior indica el tiempo antes del presente.

3.3.2 Colonización de zonas áridas e hiperáridas

Basado en el análisis de BioGeoBEARS el modelo BAYAREALIKE+J (AICc = 302,2; AICc_wt = 0,58) fue identificado como el que mejor explica la historia biogeográfica de *Eriosyce*, seguido de DEC + J (AICc = 303; AICc_wt = 0,4) (Tabla 3.3). El ancestro común más reciente de *Eriosyce* presenta un rango ancestral que se asocia principalmente a Andes argentinos (F) (nodo 78; $p = 0,61$). Adicionalmente, Desierto de Atacama costero (B) aparece como alternativa con probabilidad moderada (nodo 78; $p = 0,20$) durante el Mioceno tardío, ~7,84 Ma (Fig. 3.3). En conjunto, la distribución de probabilidades sugiere que la etapa basal de diversificación estuvo marcada por asociación andino-oriental (F) y por escenarios alternativos de rango ancestral ampliado que incorporan el Desierto de Atacama costero (B).

Tabla 3.3. Reconstrucción de áreas ancestrales para *Eriosyce*. Columnas de izquierda a derecha: modelo evaluado, logaritmo del valor de verosimilitud (LnL), número de parámetros incluidos en el modelo, dispersión, extinción, evento de dispersión fundadora o por salto, Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y AICc ponderado. El modelo BAYAREALIKE+J fue el mejor respaldado para nuestro conjunto de datos sobre áreas ancestrales.

Model	LnL	params	d	e	j	AICc	AICc_wt
DEC	-153,2	2	0,032	1×10^{-12}	0	310,5	0,0093
DEC+J	-148,3	3	0,025	1×10^{-12}	0,018	303	0,4
DIVALIKE	-156,3	2	0,039	$7,9 \times 10^{-9}$	0	316,7	0,0004
DIVALIKE+J	-151,8	3	0,029	1×10^{-12}	0,016	309,9	0,013
BAYAREALIKE	-164,3	2	0,025	0,19	0	332,8	$1,3 \times 10^{-7}$
BAYAREALIKE+J	-148	3	0,017	1×10^{-7}	0,031	302,2	0,58

La reconstrucción biogeográfica de *Eriosyce* sect. *Eriosyce* permite evaluar el momento en que este linaje se establece en ambientes áridos e hiperáridos del Desierto de Atacama costero (B). En el nodo 146 ($\approx 5,83$ Ma), que representa el ancestro común más reciente del clado I, la señal continúa dominada por Andes argentinos (F; $p = 0,62$), pero con escenarios que incluyen explícitamente Desierto de Atacama costero (B) ($p = 0,21$). Este patrón indica que, hacia el Plioceno temprano, la ocupación del sistema costero del Atacama (B) ya constituía un componente probable del rango ancestral del clado I, aunque aún con incertidumbre sobre si dicha ocupación fue basal o resultado de una incorporación inmediata posterior. El momento de colonización del desierto hiperárido se infiere con mayor claridad en el nodo 147 ($\approx 4,33$ Ma), donde Desierto de Atacama costero (B) se recupera como estado ancestral dominante ($p = 0,55$), y la alternativa principal corresponde a expansiones hacia áreas adyacentes dentro de Chile, que incluye CE (Desierto de Atacama andino/Chile mediterráneo andino, $p = 0,30$). En términos cronológicos, estos resultados indican que el establecimiento del linaje en la

franja hiperárida costera del Atacama ocurrió, al menos, desde el Plioceno medio ($\approx 4,33$ Ma), evento principal inferido de establecimiento en el Atacama costero dentro del clado I. Posteriormente, la reconstrucción evidencia una expansión hacia el norte a lo largo del corredor costero árido del Pacífico. En el nodo 150 ($\approx 0,99$ Ma), el rango ancestral se concentra de forma casi inequívoca en Desierto de Sechura (A; $p = 0,71$), con alternativa en Desierto de Atacama costero (B) ($p = 0,29$). Este patrón indica que, tras el establecimiento en el Desierto de Atacama costero (B), el clado I adquirió durante el Pleistoceno una distribución conjunta entre Desierto de Sechura (A) y Desierto de Atacama costero (B), consistente con una colonización secundaria de ambientes áridos en Sechura y con un proceso de expansión latitudinal posterior al evento de colonización hiperárida.

La reconstrucción biogeográfica de *Eriosyce* sect. *Horridocactus* muestra una historia temprana asociada a la colonización y persistencia en ambientes hiperáridos del Desierto de Atacama costero (B), con señal adicional de conectividad hacia Chile mediterráneo costero (D) y andino (E). En el nodo 124 ($\approx 4,30$ Ma), el rango ancestral más probable corresponde a Desierto de Atacama costero (B) ($p = 0,66$), con Chile mediterráneo costero como alternativa principal (D; $p = 0,25$). Además, se infiere con mayor claridad en nodos internos del clado. En el nodo 137 ($\approx 1,50$ Ma), la reconstrucción ancestral se concentra de forma estricta en Desierto de Atacama costero (B) ($p = 1,0$), patrón que se mantiene en el nodo 138 ($\approx 0,49$ Ma; $p = 1,0$). Esta asignación con probabilidad unitaria indica que, tras el origen del clado IV en el Plioceno, el linaje experimentó un establecimiento altamente soportado dentro del Atacama costero dando origen al subclado A que comprende *E. napina* subsp. *lembckeii*, *E. napina* subsp. *napina* y *E. duripulpa*, cuyos rangos ancestrales se infieren exclusivamente en Desierto de Atacama costero (B) en los nodos 137 y 138 ($p = 1,0$). Adicionalmente, la colonización de las condiciones hiperáridas se infieren en el nodo 136 con Desierto de Atacama costero (B) como área más probable ($p = 0,61$) y posterior colonización de Desierto de Atacama andino (C).

La reconstrucción biogeográfica de *Eriosyce* sect. *Diaguita* indica un origen fuertemente asociado al Desierto de Atacama costero (B) como rango ancestral más probable (nodo 122; $\approx 1,26$ Ma; $p = 0,99$). En consecuencia, la colonización y establecimiento de este linaje en el desierto hiperárido costero se infiere para el Pleistoceno. Este patrón sugiere que la diversificación inicial del clado, que incluye *E. tenebrica*, *E. fankhauseri* y *E. riparia*, ocurrió primariamente dentro del Atacama costero hiperárido (B).

La reconstrucción biogeográfica de *Eriosyce* sect. *Neoporteria* muestra un origen fuertemente asociado al Desierto de Atacama costero (B), seguido por una colonización posterior del Chile mediterráneo costero (D). En el nodo 108 (MRCA del clado VI; $\approx 2,61$

Ma), el rango ancestral más probable corresponde a Desierto de Atacama costero (B) ($p = 0,99$). En el nodo 112 ($\approx 1,12$ Ma), Chile mediterráneo costero (D) se recupera como estado ancestral más probable ($p = 0,91$). Este patrón sugiere que, tras una fase basal anclada en el desierto hiperárido, *Eriosyce* sect. *Neoporteria* habría colonizado el dominio mediterráneo costero (D) durante el Pleistoceno temprano, manteniendo señales secundarias de conectividad con el hiperárido (B) y de posible expansión hacia el gradiente andino (E). En síntesis, el clado VI documenta una secuencia temporal en la cual la colonización del hiperárido costero (B) antecede a la colonización del mediterráneo costero (D), con un origen altamente probable en B en 2,61 Ma (nodo 108) y un evento interno de ocupación de D en 1,12 Ma (nodo 112).

Por último, el clado VII agrupa principalmente especies restringidas al Desierto de Atacama costero (B) (Fig. 3.3). En concordancia con esta composición, el origen del clado se reconstruye de manera inequívoca en esta región en el nodo 84 ($\approx 4,15$ Ma), con probabilidad unitaria ($p = 1,0$). Este resultado indica que la colonización del desierto hiperárido costero por el clado VII ocurrió, a más tardar, hacia el Plioceno, y que la diversificación temprana se desarrolló bajo un marcado conservadurismo biogeográfico asociado al hiperárido costero. Dentro del clado, la señal dominante de permanencia en B contrasta con expansiones puntuales hacia ambientes interiores, evidenciadas por rangos compuestos BCD ($p = 0,98$) en el subclado terminal que incluye *E. kunzei* y *E. eriosyzoides* (Fig. 3.3). Este patrón sugiere que, aunque la radiación del clado VII estuvo mayoritariamente restringida al Atacama costero hiperárido, ocurrieron eventos secundarios de ampliación del rango que incorporaron Desierto de Atacama andino (C) y Chile mediterráneo costero (D) en linajes específicos, sin alterar el carácter predominantemente hiperárido-costero del clado en su conjunto.

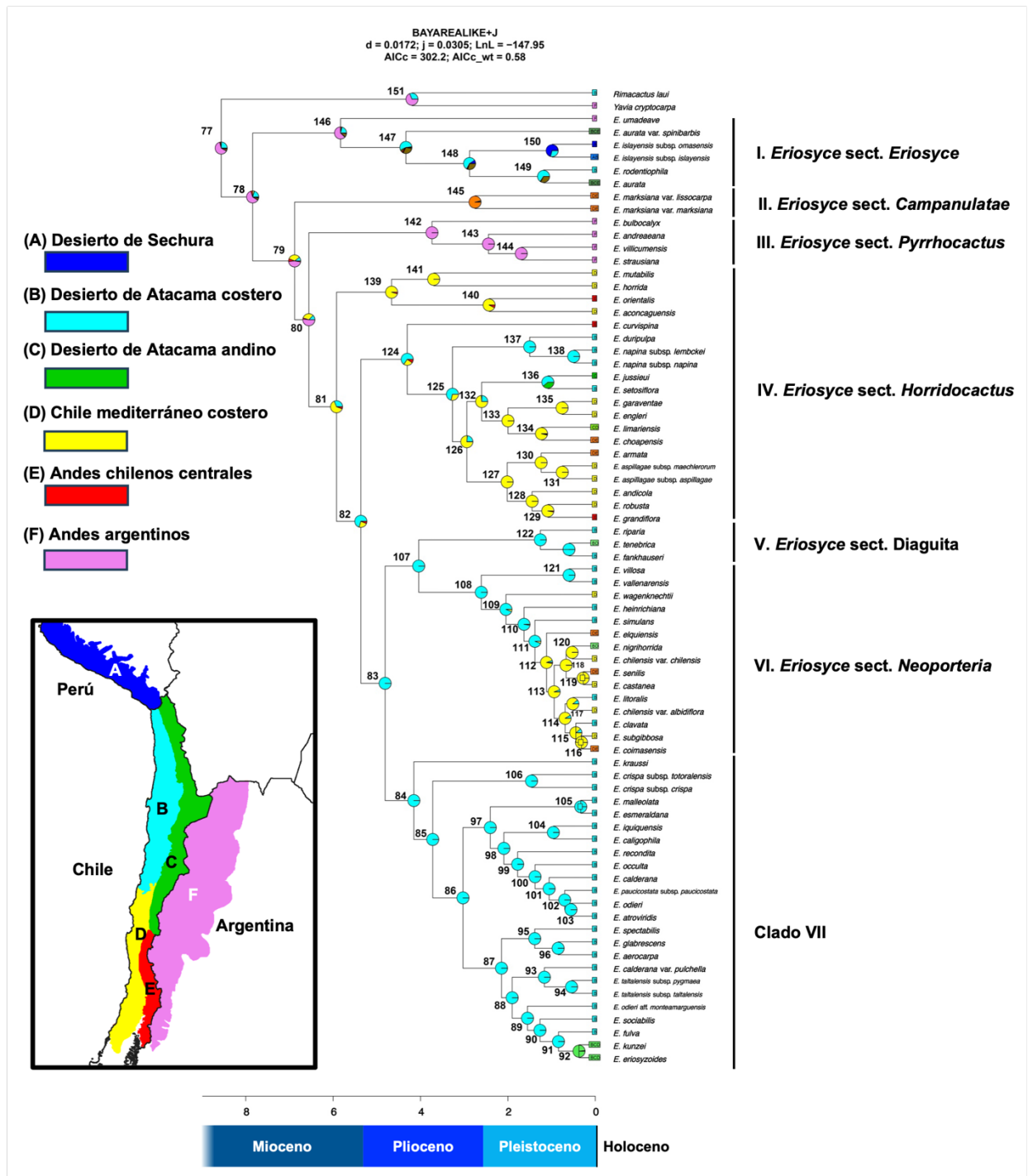


Figura 3.3. Reconstrucción biogeográfica de las áreas ancestrales del género *Eriosyce* obtenidas mediante el modelo BAYAREALIKE+J (AICc = 302,2, AICc_wt = 0,58). Los gráficos circulares en los nodos representan las probabilidades marginales de rangos ancestrales más probables, y los colores corresponden a las áreas geográficas indicadas en la leyenda.

3.3.3 Mapeo estocástico biogeográfico

El BSM bajo BAYAREALIKE+J recuperó un total promedio de 90,7 eventos por simulación (suma total = 4535), con predominio de procesos de especiación dentro de áreas y de ganancias de rango (Tabla 3.4). La categoría más frecuente fue la especiación por simpatría ($57,38 \pm 1,09$; 63,26%), seguida por eventos fundador (J) ($17,62 \pm 1,09$; 19,43%) y expansiones de rango (d) ($15,7 \pm 0,68$; 17,31%) (Tabla 3.4, Fig. 3.4A, B).

Los eventos de simpatría se concentraron fuertemente en un número reducido de rangos, con un predominio claro dentro del Desierto de Atacama costero (B) y, en segundo lugar, dentro de Chile mediterráneo costero (D). En particular, los conteos más altos correspondieron a B→B ($33,54 \pm 1,84$) y D→D ($17,10 \pm 1,25$), seguidos por F→F ($3,76 \pm 0,89$). La simpatría en A→A fue comparativamente baja ($0,64 \pm 0,48$), mientras que eventos dentro de rangos menos frecuentes fueron raros o esporádicos, como CE→CE ($0,22 \pm 0,42$) y E→E ($0,16 \pm 0,42$). Finalmente, dos rangos compuestos mostraron ocurrencia prácticamente constante en las simulaciones, con BCD→BCD ($1,00 \pm 0,00$) y DE→DE ($0,96 \pm 0,20$). La especiación por simpatría en *Eriosyce* se distribuye de forma altamente asimétrica, y ocurrió principalmente en Atacama costero (B) y Chile mediterráneo costero (D), coherente con un escenario de radiaciones regionales en áreas donde coexisten múltiples linajes dentro del mismo dominio geográfico.

Por otra parte, las matrices de transiciones del BSM indican que las colonizaciones y ganancias de área se concentran en un conjunto acotado de rutas entre regiones, con una marcada centralidad del sistema costero-mediterráneo y conexiones secundarias hacia áreas interiores (Fig.3.4A,B). En los eventos fundador (J), la mayor cantidad de recuentos esperados se registraron en las transiciones bidireccionales entre Chile mediterráneo costero (D) y el Desierto de Atacama costero (B), con D→B ($3,42 \pm 1,28$) y B→D ($3,42 \pm 1,33$) como rutas dominantes (Fig. 3.4A). Un segundo conjunto de rutas relevantes conectó el dominio mediterráneo con el interior andino, destacando D→E ($2,46 \pm 0,71$). Además, se observaron colonizaciones fundador de magnitud intermedia desde Atacama costero hacia áreas adyacentes (B→E: $0,72 \pm 0,64$; B→C: $0,66 \pm 0,59$; B→A: $0,64 \pm 0,48$), así como aportes desde regiones extra-chilenas hacia Atacama costero (F→B: $0,94 \pm 0,91$) y en sentido inverso (B→F: $0,98 \pm 1,17$). En conjunto, estos patrones sustentan un papel recurrente de colonizaciones tipo fundador conectando Atacama costero (B) con Chile mediterráneo costero (D), y en menor medida con Chile mediterráneo andino (E) y Andes argentinos (F). Las expansiones de rango anagenéticas (d) mostraron que las ganancias de área a lo largo de ramas se concentraron principalmente en la transición D→E ($5,48 \pm 0,68$), indicando expansiones recurrentes desde el Chile mediterráneo costero hacia Chile mediterráneo andino (Fig. 3.4B). También se identificaron expansiones frecuentes desde Atacama costero hacia

áreas adyacentes, incluyendo B→D ($1,76 \pm 0,43$), B→C ($1,64 \pm 0,90$), B→E ($1,06 \pm 0,84$) y B→A ($0,36 \pm 0,48$). Asimismo, el hiperárido costero recibió expansiones desde otras regiones, particularmente A→B ($0,64 \pm 0,48$), D→B ($1,02 \pm 0,14$), C→B ($0,46 \pm 0,65$) y E→B ($0,32 \pm 0,59$). Este conjunto de rutas identifica al Atacama costero (B) como un componente central de la conectividad regional, actuando simultáneamente como fuente y receptor de expansiones, mientras que el eje D→E concentra la principal ganancia neta hacia ambientes andinos.

Según la reconstrucción ancestral por clados y el BSM, el Desierto de Atacama costero (B) emerge como un eje principal de la historia biogeográfica de *Eriosyce*. La colonización de esta zona se infiere desde el Plioceno en múltiples linajes (Clado I: 5,83 Ma; clado IV: 4,30-4,66 Ma; clado V: 1,26 Ma; clado VI: 2,61 Ma; clado VII: 4,15 Ma), con radiaciones internas caracterizadas por un alto peso de especiación dentro de áreas y por ganancias de rango (expansiones y fundador), sin recuperación de contracciones anagenéticas en las simulaciones. En particular, el BSM muestra que, además de sostener radiaciones regionales, el Desierto de Atacama costero (B) participa activamente en la conectividad con otras regiones áridas y mediterráneas mediante rutas recurrentes hacia A, C, D y E, y también como receptor desde D, C, A y F, en concordancia con los patrones de colonización y expansión observados en clados específicos (Fig. 3.4 A,B; Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Resumen de los recuentos del mapeo estocástico biogeográfico (BSM) $n = 50$ para *Eriosyce* usando el modelo BAYAREALIKE+J. Se presentan los números medios de los distintos tipos de eventos estimados, junto con sus desviaciones estándar, las sumas de los eventos y el porcentaje respecto del total de eventos.

Modo		Tipo	Media	SD	Suma	%
Cladogénesis	Especiación dentro del área	Especiación - Sympatría	57,38	1,09	2869	63,26
		Especiación - subset	0	0	0	0
	Vicarianza	Vicarianza	0	0	0	0
	Dispersión	Eventos fundador (j)	17,62	1,09	881	19,43
Anagénesis		Expansiones de rango (d)	15,7	0,68	785	17,31
		Contracciones de rango (e)	0	0	0	0
Total			90,7	0,68	4535	100

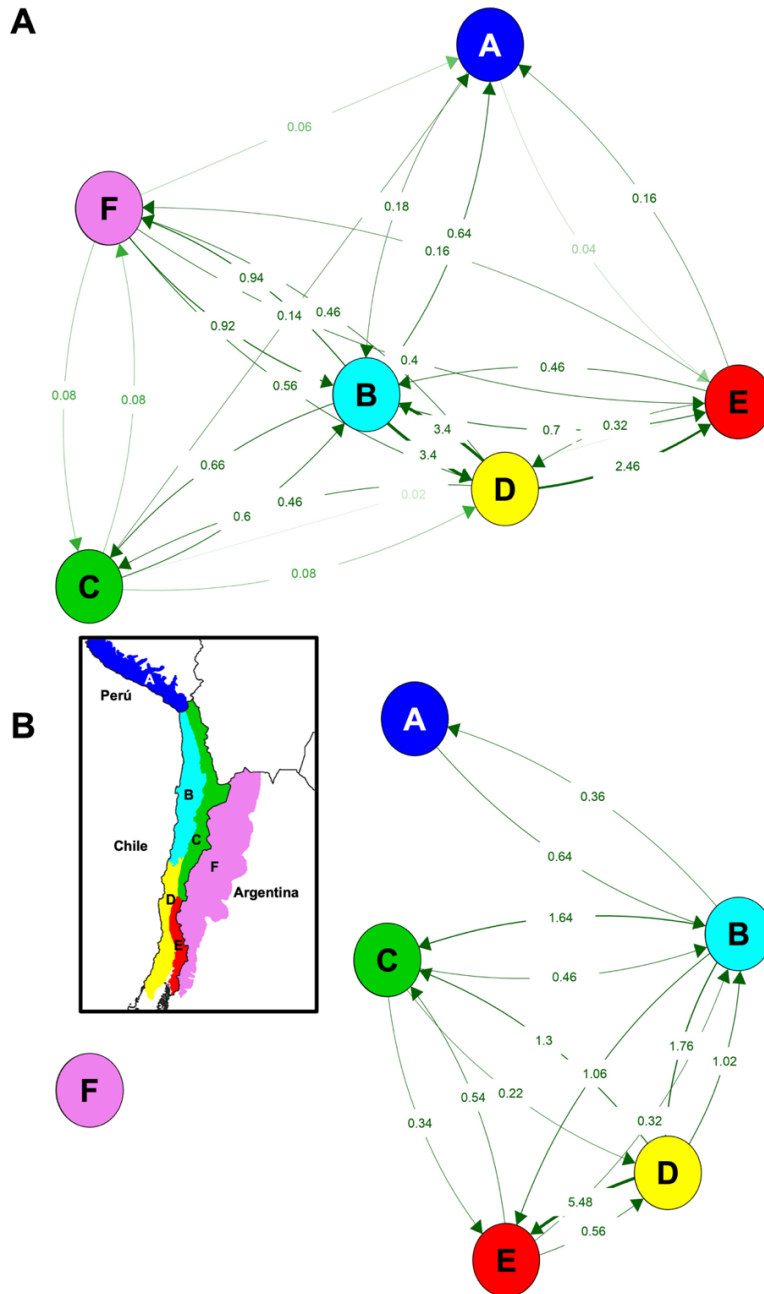


Figura 3.4. Eventos de dispersión biogeográficos inferidos a partir del mapeo estocástico (BSM) para *Eriosyce*. Los círculos representan las áreas geográficas: Desierto de Sechura (A), Desierto de Atacama costero (B), Desierto de Atacama andino (C), Chile mediterráneo costero (D), Chile mediterráneo andino (E), Andes argentinos (F). Las flechas indican la dirección de las transiciones entre áreas; los valores numéricos sobre las aristas corresponden al número medio esperado de eventos y el grosor/intensidad de las aristas es proporcional a su magnitud. (A) Eventos fundador (J), que representan colonizaciones asociadas a cladogénesis con establecimiento en un área distinta a la del ancestro. (B) Dispersión anagenética (expansiones de rango; d), que representa ganancias de rango a lo largo de ramas.

3.3.4 Dinámica evolutiva del nicho hidrológico y su asociación con tasas de diversificación en *Eriosyce*

3.3.4.1 Heterogeneidad evolutiva del nicho hidrológico en *Eriosyce*

El análisis multivariado del nicho hidrológico mediante bifrost reveló una marcada heterogeneidad en la dinámica evolutiva del conjunto integrado de rasgos isotópicos, morfológicos y variables ambientales. El modelo óptimo correspondió a un proceso browniano multivariado con múltiples regímenes (BMM), $\Delta GIC = 169,39$, lo que indica que la evolución del sistema no puede describirse adecuadamente mediante un único régimen a lo largo de la filogenia. La configuración óptima identificó dos shifts principales, localizados en los nodos 77 y 87, que delimitan tres regímenes ecohidrológicos diferenciados (Fig. 3.5B).

Los análisis de sensibilidad mostraron que la inferencia de estos regímenes macroevolutivos fue altamente robusta frente a variaciones en el tamaño mínimo de clados considerados ($\text{min_descendant_tips} = 4-6$), ya que el número y la identidad de los shifts recuperados permanecieron invariables dentro de cada nivel del umbral de aceptación. En particular, bajo criterios menos conservadores ($\text{shift_acceptance_threshold} = 10$ y 15), el modelo óptimo recuperó consistentemente tres shifts (nodos 77, 87 y 89), con una mejora del ajuste de $\Delta GIC = 187.34$ respecto al modelo base. En contraste, bajo el criterio más conservador ($\text{shift_acceptance_threshold} = 20$), el modelo recuperó de manera consistente solo dos *shifts* (nodos 77 y 87), con $\Delta GIC = 169.39$. En todos los casos, los nodos 77 y 87 fueron recuperados de forma estable, independientemente de la combinación de parámetros evaluada, mientras que el nodo 89 apareció únicamente bajo umbrales menos estrictos, lo que sugiere que representa una subdivisión secundaria dentro de la estructura principal de heterogeneidad evolutiva. En conjunto, estos resultados indican que la evidencia de al menos dos shifts principales en la evolución del nicho hidrológico de *Eriosyce* es sólida y no depende de decisiones puntuales de parametrización, mientras que un tercer shift adicional recibe un soporte comparativamente menor y se recupera solo bajo configuraciones menos conservadoras.

Por otra parte, la matriz de correlación evolutiva del nicho hidrológico reveló una estructura claramente modular, con asociaciones fuertes tanto dentro del bloque ambiental como entre variables isotópicas y morfológicas (Fig. 3.5A). En primer lugar, las variables de precipitación mostraron una redundancia muy alta, especialmente bio12, bio13, bio16 y bio19, cuyas correlaciones fueron extremadamente elevadas ($r = 0,97-1.00$), lo que indica que representan esencialmente una misma dimensión climática vinculada a la disponibilidad general de agua. De manera similar, bio14 y bio17 mostraron una asociación muy estrecha entre sí ($r = 0,98$), sugiriendo que ambas

capturan un mismo gradiente de disponibilidad hídrica en el período más seco. En contraste, bio15 presentó un comportamiento relativamente independiente dentro del bloque ambiental, con correlaciones débiles a moderadas con la mayoría de las otras variables climáticas, lo que sugiere que representa una dimensión diferente, asociada a la estacionalidad de la precipitación más que a su magnitud absoluta.

Dentro del bloque isotópico, $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^2\text{H}$ mostraron una correlación positiva alta ($r = 0,69$), consistente con su acoplamiento hidrológico esperado. Sin embargo, D-excess se desacopló fuertemente de $\delta^{18}\text{O}$ ($r = -0,83$) y, en menor medida, de $\delta^2\text{H}$ ($r = -0,34$), lo que indica que no constituye una variable redundante, sino una dimensión ecohidrológica particular y altamente informativa. Además, D-excess presentó correlaciones negativas moderadas a fuertes con varias variables de precipitación, especialmente bio14 ($r = -0,54$) y bio17 ($r = -0,56$), reforzando su papel como descriptor de la diferenciación entre regímenes hidrológicos contrastantes.

Los rasgos radicales también formaron un bloque funcional coherente, aunque menos compacto que el climático. La asociación más fuerte se observó entre Largo de la raíz y V/S (m^3/m^2) ($r = 0,52$), mientras que ancho de la raíz mostró correlaciones más moderadas con ambas variables. Entre estos rasgos, el largo de la raíz destacó por su mayor integración con el resto del sistema, al presentar asociaciones moderadas con $\delta^{18}\text{O}$ ($r = 0,42$), D-excess ($r = -0,46$) y varias variables de precipitación, particularmente bio14 ($r = 0,43$) y bio17 ($r = 0,47$). Esto sugiere que Largo raíz resume de mejor manera la dimensión funcional vinculada a la captación de agua.

A partir de esta estructura de covariación, se seleccionaron tres variables representativas para evaluar el modo, tempo y relación con diversificación: D-excess, largo de la raíz y bio17. En particular, se retuvo D-excess como descriptor principal de la dimensión hidrológica diferencial, dado su claro desacople respecto del resto de las variables isotópicas y su fuerte asociación con el gradiente ambiental. Dentro de los rasgos radicales, se seleccionó el largo de la raíz, ya que emergió como el rasgo funcional más conectado con el conjunto del nicho hidrológico. Finalmente, del bloque climático se retuvo la precipitación del trimestre más seco (bio17) como variable representativa de la disponibilidad hídrica durante el período más seco, por su fuerte asociación tanto con D-excess como con largo de la raíz, y porque capturó una dimensión ecológicamente más informativa que las variables de precipitación general, altamente redundantes entre sí. De manera complementaria, bio15 podrá considerarse en análisis exploratorios o suplementarios como descriptor de la estacionalidad de la precipitación, aunque no fue priorizada dentro del conjunto mínimo de variables representativas.

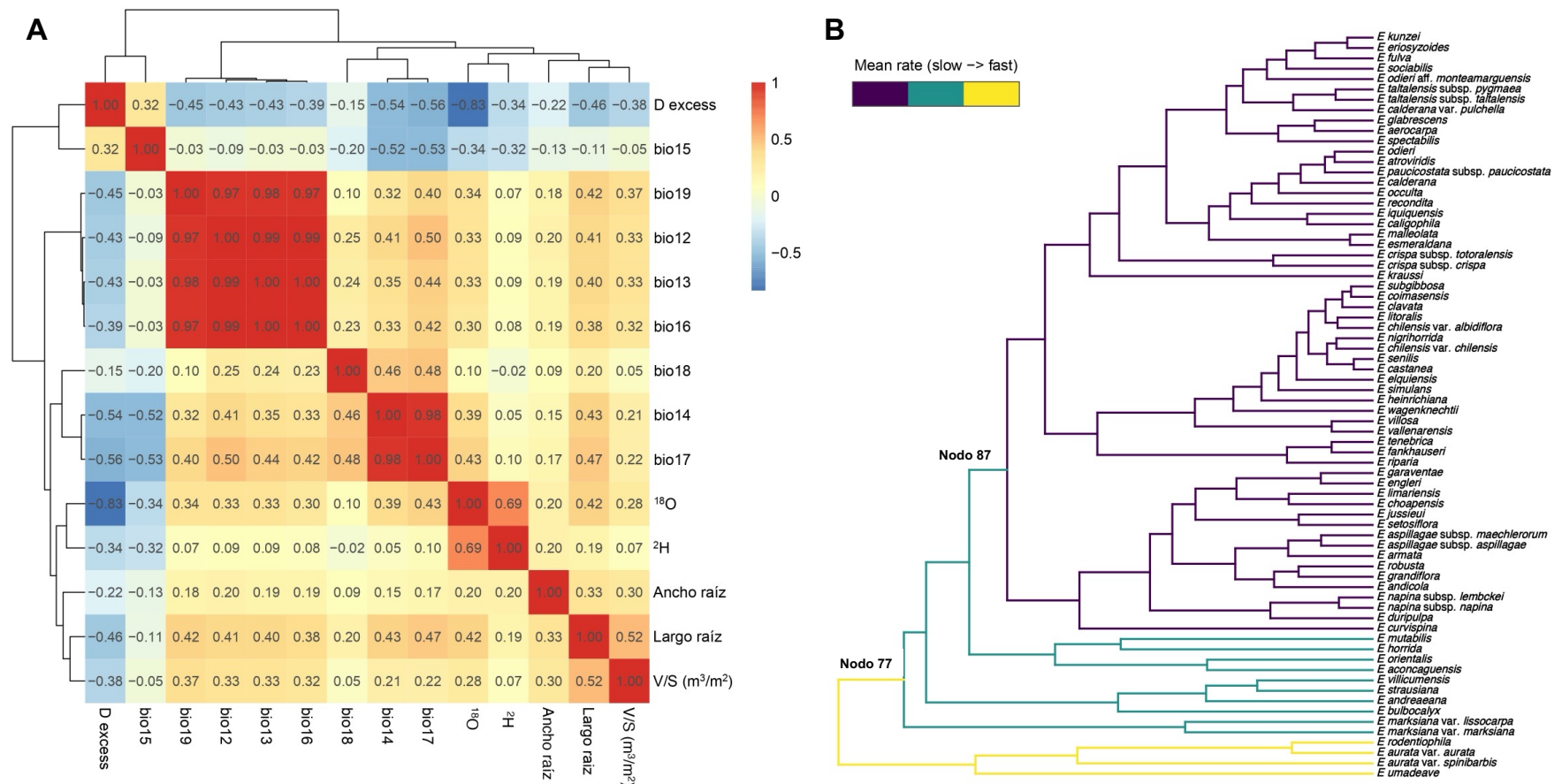


Figura 3.5. Estructura de covariación de las variables del nicho hidrológico y cambios de régimen evolutivo en *Eriosyce*. (A) Matriz de correlación de Pearson donde las filas y columnas fueron ordenadas mediante agrupamiento jerárquico, en bloques de covariación entre variables climáticas altamente correlacionadas, así como asociaciones entre rasgos isotópicos y funcionales. (B) Filogenia de *Eriosyce* con ramas coloreadas según los regímenes evolutivos inferidos mediante bifrost para el nicho hidrológico integrado. Se destacan los nodos 77 y 87, correspondientes a los principales cambios de régimen detectados bajo el modelo multivariado, los cuales delimitan tres regímenes hidrológicos diferenciados a lo largo de la filogenia.

3.3.4.2 Modo y tempo de la evolución del nicho hidrológico en *Eriosyce*

Los análisis de señal filogenética y comparación de modelos evolutivos para D-excess mostraron una señal filogenética baja y no significativa ($\lambda = 0,295$; LR = 0,727; $p = 0,394$), lo cual indica que su variación no está fuertemente estructurada por parentesco filogenético (Fig. 3.6). La comparación de modelos favoreció al modelo Ornstein-Uhlenbeck (OU; AIC = 663,13; wAIC = 0,999), por encima de Brownian Motion (BM; AIC = 694,54; wAIC = 0) y Early Burst (EB; AIC = 696,54; wAIC = 0). Esto sugiere que, aunque D-excess no muestra una señal filogenética marcada, su evolución no corresponde a una acumulación aleatoria de cambios, sino a una dinámica compatible con una dinámica de atracción hacia estados óptimos. Además, el análisis de tasas evolutivas mediante BAMM indicó una dinámica fuertemente compatible con un modelo sin cambios discretos de tasa a lo largo de la filogenia. El conjunto creíble del 95% incluyó únicamente dos configuraciones, de las cuales la configuración sin cambios centrales de tasa (core shifts) presentó una probabilidad posterior ampliamente dominante ($p = 0,930$), mientras que la configuración con un core shift recibió un soporte considerablemente menor ($p = 0,070$). En consecuencia, no existe evidencia robusta de heterogeneidad discreta en el *tempo* evolutivo de este rasgo. La visualización de las tasas sobre el árbol mostró una distribución relativamente continua entre linajes, sin transiciones abruptas entre regímenes. De manera consistente, el análisis de tasas a través del tiempo evidenció un patrón estable, sin señales claras de aceleraciones o desaceleraciones abruptas. En conjunto, estos resultados indican que D-excess evolucionó bajo un tempo aproximadamente homogéneo, compatible con un proceso continuo de ajuste hacia estados ecohidrológicos similares, más que con episodios localizados de cambio acelerado (Fig. 3.6).

En contraste, el largo de la raíz mostró una señal filogenética alta y significativa ($\lambda = 0,758$; LR = 18,868; $p = 1,40 \times 10^{-5}$), lo cual indica una fuerte estructuración filogenética del rasgo (Fig. 3.7). La comparación de modelos también favoreció al modelo OU (AIC = 529,00; wAIC = 0,916), mientras que los modelos BM (AIC = 534,39; wAIC = 0,062) y EB (AIC = 536,39; wAIC = 0,023) recibieron bajo soporte relativo. Por lo tanto, el largo de la raíz conserva una fuerte señal histórica, pero su evolución también parece haber estado restringida hacia estados funcionales particulares, probablemente asociados a estrategias diferenciadas de captación y disponibilidad de agua. El análisis de tasas evolutivas mediante BAMM sugirió variación en el *tempo* de evolución del rasgo, aunque sin evidencia concluyente de cambios discretos de tasa. La configuración más probable dentro del conjunto creíble no incluyó core shifts ($p = 0,462$), seguida por una configuración alternativa con un core shift ($p = 0,309$), indicando una mayor incertidumbre relativa en comparación con las otras variables. A pesar de ello, la visualización de tasas sobre la filogenia mostró un patrón consistente de heterogeneidad, con tasas más bajas en linajes tempranamente divergentes, incluyendo *E. umadeave*, *E. aurata*, *E. aurata* var.

spinibarbis y *E. rodentiophila*, y tasas más elevadas en la mayoría de los clados derivados. El análisis de tasas a través del tiempo respaldó esta tendencia, mostrando un incremento progresivo de las tasas hacia el presente. En conjunto, estos resultados indican que el largo de la raíz presenta un tempo evolutivo variable, caracterizado por una aceleración gradual en linajes derivados, aunque esta variación no se expresa como cambios discretos de régimen fuertemente soportados.

La variable ambiental bio17 también presentó señal filogenética significativa ($\lambda = 0,556$; LR = 12,934; $p = 0,000323$), aunque de magnitud intermedia (Fig. 3.8). Al igual que las variables anteriores, el modelo OU fue el mejor respaldado (AIC = 542,09; wAIC = 0,982), superando ampliamente a BM (AIC = 550,71; wAIC = 0,013) y EB (AIC = 552,71; wAIC = 0,005). Esto indica que la ocupación de ambientes diferenciados por la precipitación del trimestre más seco presenta estructura filogenética y una dinámica compatible con evolución hacia condiciones ambientales preferenciales o restricciones hidrológicas recurrentes. El análisis de tasas evolutivas mediante BAMM indicó una dinámica predominantemente homogénea en el *tempo* evolutivo de esta variable ambiental. La configuración sin core shifts fue claramente dominante dentro del conjunto creíble ($p = 0,864$), mientras que las configuraciones alternativas con un core shift presentaron probabilidades considerablemente menores ($p = 0,066$ y $p = 0,038$). Estos resultados indican ausencia de evidencia robusta para cambios discretos de tasa evolutiva. La distribución de tasas sobre la filogenia mostró una variación moderada pero continua entre linajes, sin clados que concentren aceleraciones marcadas. El análisis de tasas a través del tiempo evidenció un patrón estable o levemente creciente, sin cambios abruptos en el tempo. En conjunto, bio17 parece haber evolucionado bajo un régimen de tasa relativamente uniforme, consistente con un proceso continuo de diferenciación ambiental sin episodios localizados de aceleración evolutiva.

En conjunto, los resultados anteriores muestran que las variables seleccionadas no evolucionaron bajo una dinámica puramente browniana ni bajo un patrón de expansión temprana tipo Early Burst. En los tres casos, el modelo OU recibió el mayor soporte, lo que sugiere que el nicho hidrológico en *Eriosyce* ha evolucionado bajo una dinámica de atracción hacia estados óptimos o regímenes funcionales diferenciados. No obstante, las diferencias entre la intensidad de la señal filogenética indicaron que la dimensión funcional y ambiental del nicho conserva una mayor impronta histórica que la señal isotópica representada por D-excess.

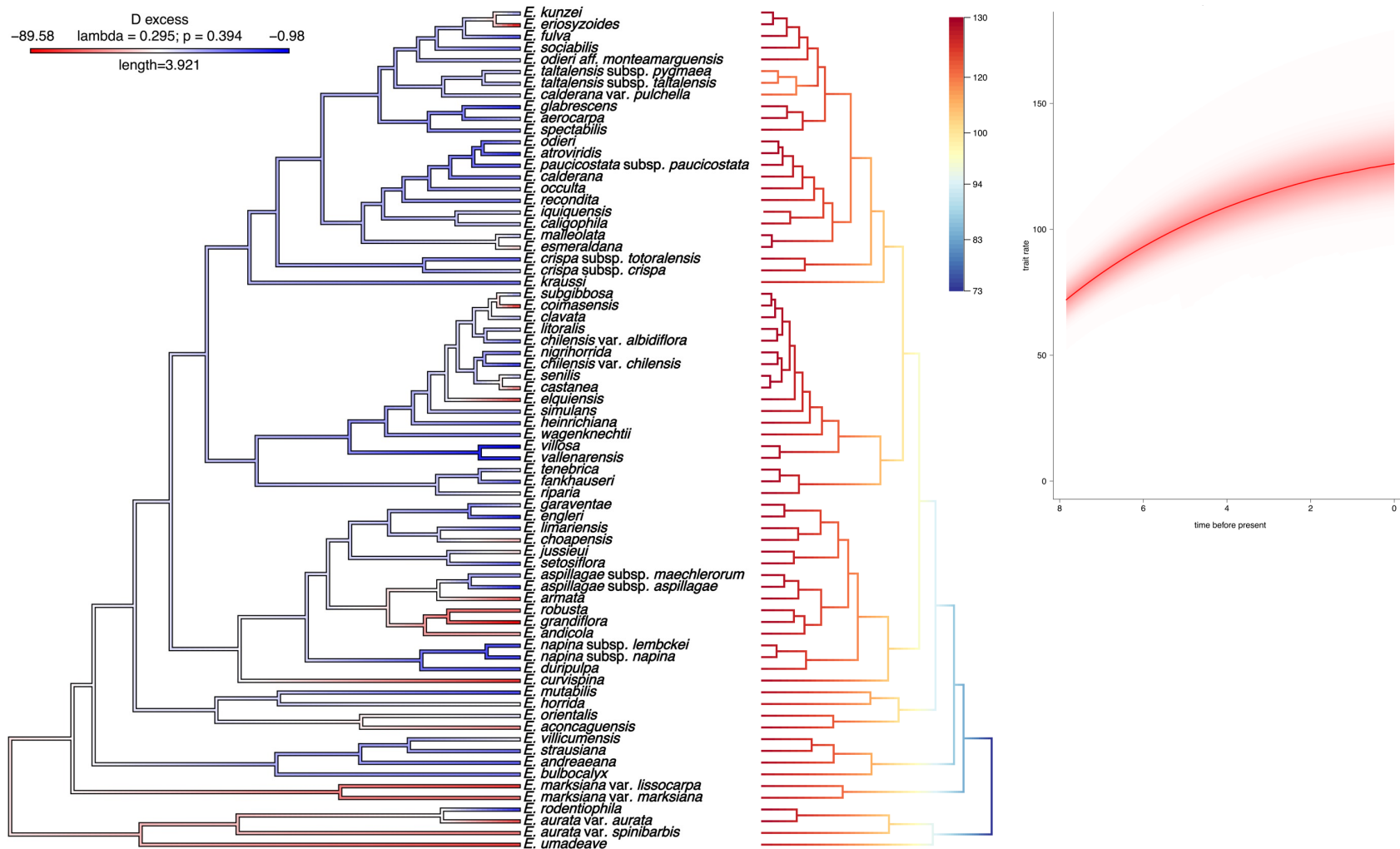


Figura 3.6. Dinámica evolutiva del exceso de deuterio (D-excess) en *Eriosyce*. A la izquierda, reconstrucción filogenética de estados ancestrales del D-excess mediante mapeo continuo. A la derecha, filogenia coloreada según tasas evolutivas estimadas con BAMM y la dinámica temporal de las tasas, evidenciando un patrón relativamente estable sin cambios abruptos en el tiempo evolutivo.

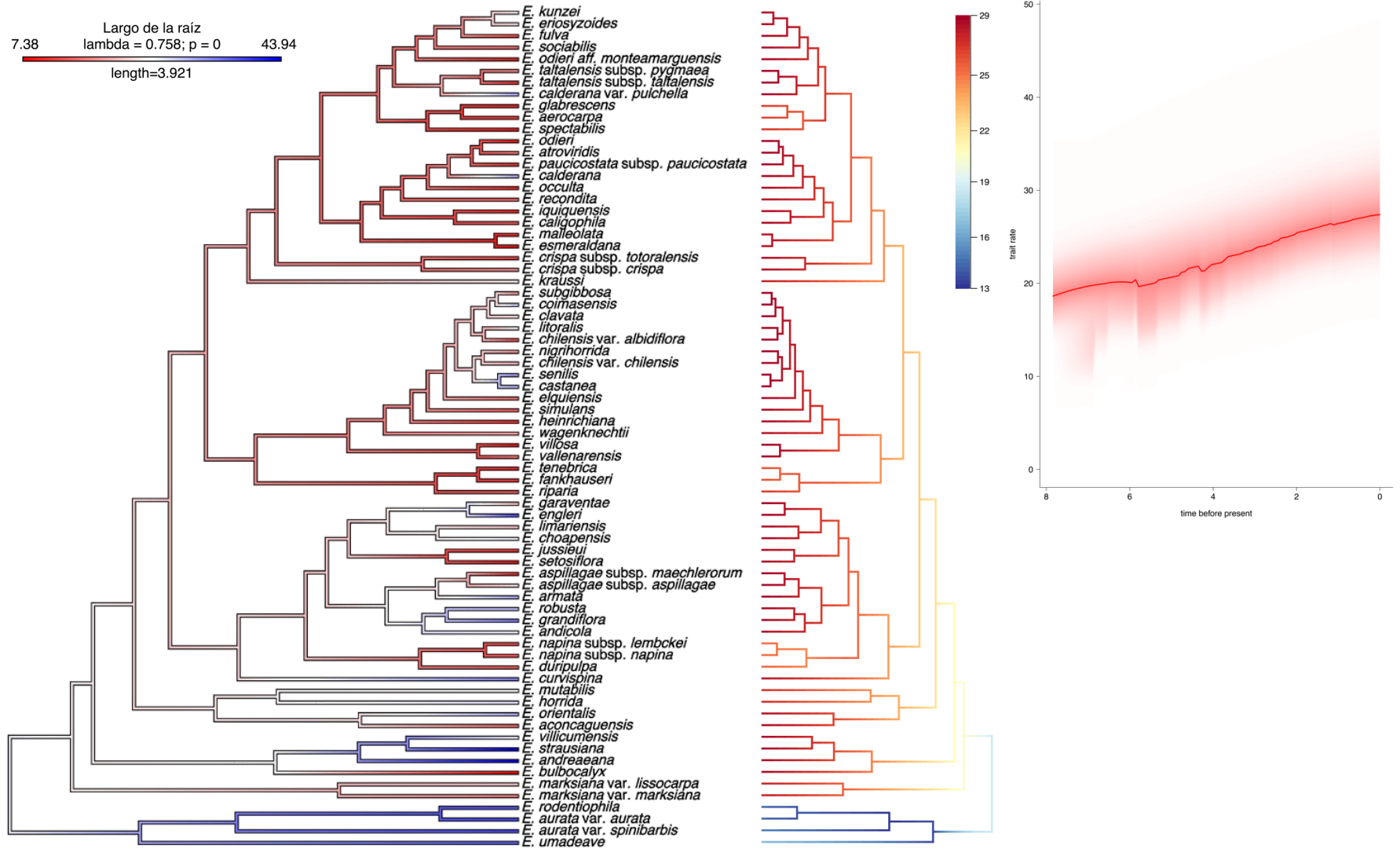


Figura 3.7. Dinámica evolutiva del largo de la raíz en *Eriosyce*. A la izquierda, reconstrucción filogenética de estados ancestrales del largo de la raíz mediante mapeo continuo. A la derecha, filogenia coloreada según tasas evolutivas estimadas con BAMM y dinámica temporal de las tasas, evidenciando un incremento progresivo en el *tempo* evolutivo hacia los linajes derivados.

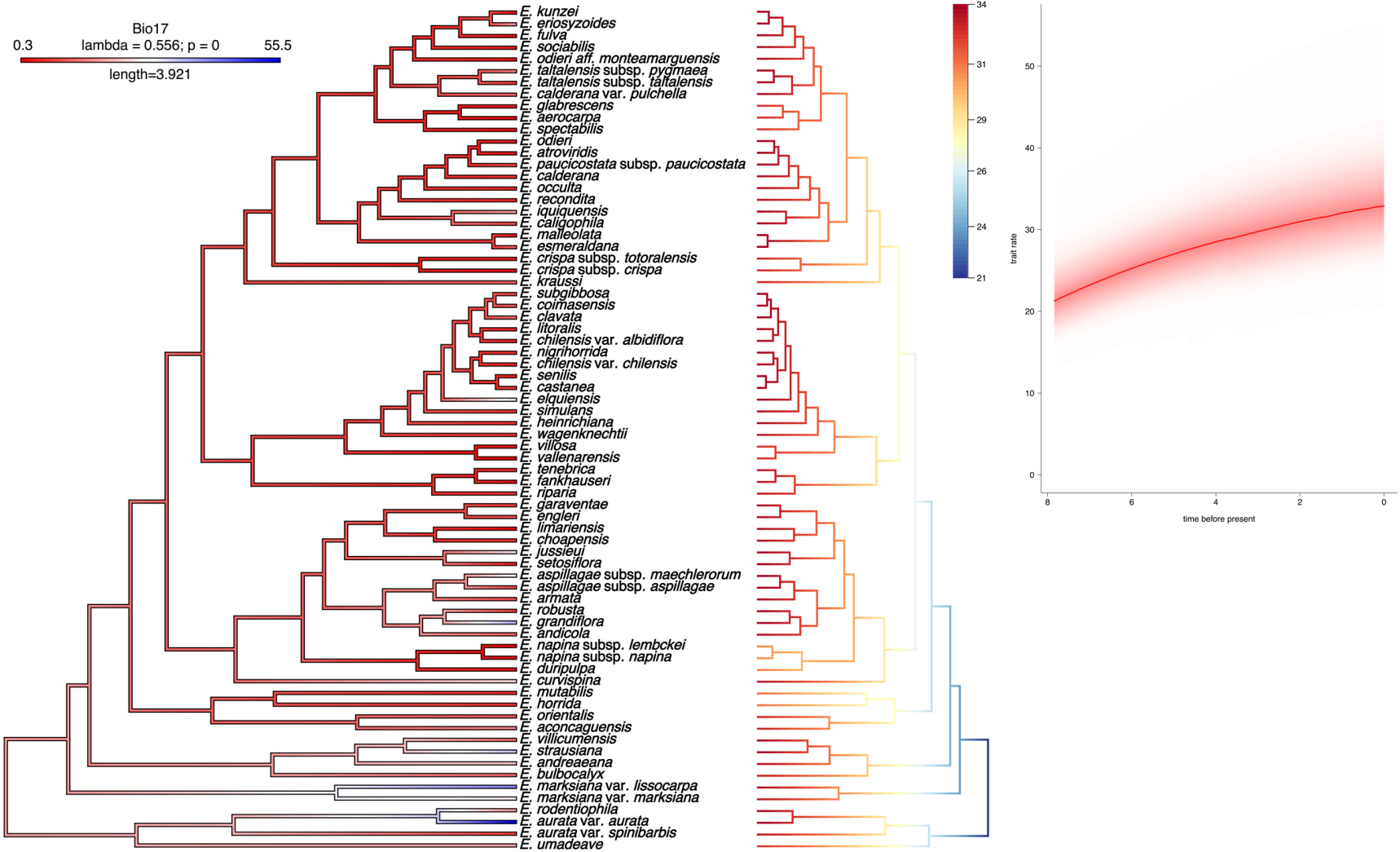


Figura 3.8. Dinámica evolutiva de la precipitación del trimestre más seco (bio17) en *Eriosyce*. A la izquierda, reconstrucción filogenética de estados ancestrales de bio17 mediante mapeo continuo. A la derecha, filogenia coloreada según tasas evolutivas estimadas con BAMM y dinámica temporal de las tasas, evidenciando un patrón relativamente homogéneo, sin cambios discretos marcados en el *tempo* evolutivo.

El análisis de tasas de diversificación con BAMM bajo un modelo de especiación-extinción (type = "diversification") reveló un patrón general de homogeneidad evolutiva dentro del género *Eriosyce* para todas las ramas de la filogenia. La distribución posterior del número de cambios arrojó un claro predominio del modelo sin cambios de tasa, que fue recuperado en el 78,6% de las muestras posteriores, seguido por una proporción menor de modelos con un solo cambio (17,7%) y una frecuencia muy baja de configuraciones con dos o más eventos de cambio (<3%). Estos resultados indican que *Eriosyce* ha experimentado una diversificación mayormente constante a lo largo del tiempo, sin evidencia de eventos puntuales de aceleración o desaceleración significativa en clados específicos (Fig. 3.9A, B).

Las tasas de diversificación neta por especie oscilaron entre 0,29 y 0,36 eventos por millón de años, con una media de aproximadamente $0,34 \pm 0,01$. Las mayores tasas netas de diversificación se concentraron en especies del Clado VI. *Eriosyce* sect. *Neoporteria*, donde se destacan *E. chilensis* ($\lambda-\mu = 0,3627$), *E. clavata* ($\lambda-\mu = 0,3623$), *E. subgibbosa* ($\lambda-\mu = 0,3622$), *E. senilis* ($\lambda-\mu = 0,3622$), *E. coimasensis* ($\lambda-\mu = 0,3622$), *E. castanea* ($\lambda-\mu = 0,3621$) y *E. litoralis* ($\lambda-\mu = 0,3620$). En contraste, los valores más bajos de diversificación neta se observaron en el clado Clado I. *Eriosyce* sect. *Eriosyce* con *E. umadeave* ($\lambda-\mu = 0,2886$) y en especies del conjunto *E. aurata*-*E. rodentiophila* ($\lambda-\mu \approx 0,295$ - $0,301$). Consistentemente, el árbol filogenético coloreado por tasa de diversificación promedio (Fig. 3.9A) no mostró señales claras de aceleraciones localizadas, lo que refuerza la ausencia de señales de radiación adaptativa en clados particulares. Asimismo, el gráfico de diversificación neta a lo largo del tiempo (Fig. 3.9B) indicó una tendencia levemente decreciente hacia el presente, sin fases aceleradas recientes.

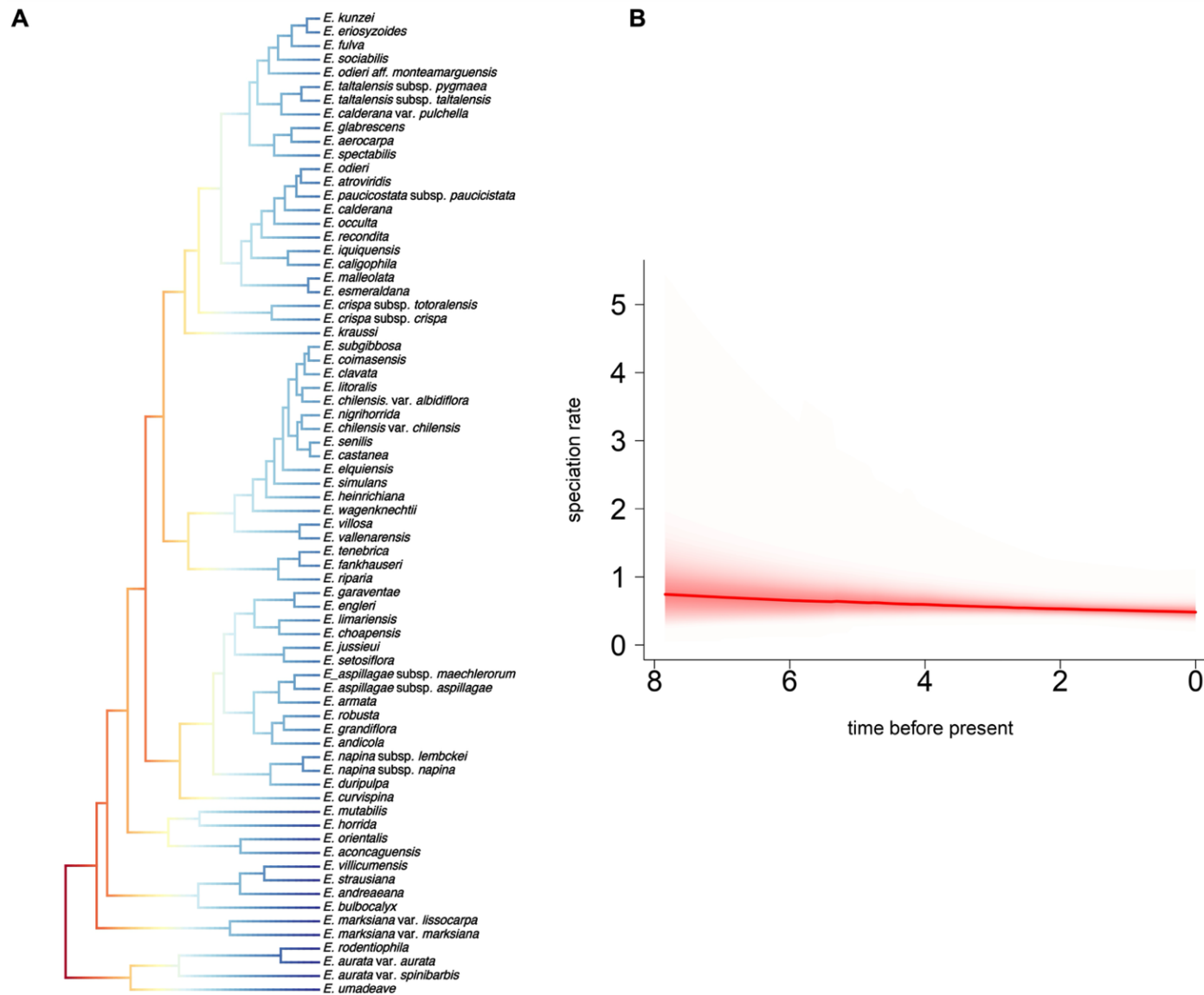


Figura 3.9. Diversificación neta de *Eriosyce* estimada mediante BAMM. Árbol filogenético coloreado según las tasas netas de diversificación por especie (A) y evolución temporal de la tasa neta de diversificación (B).

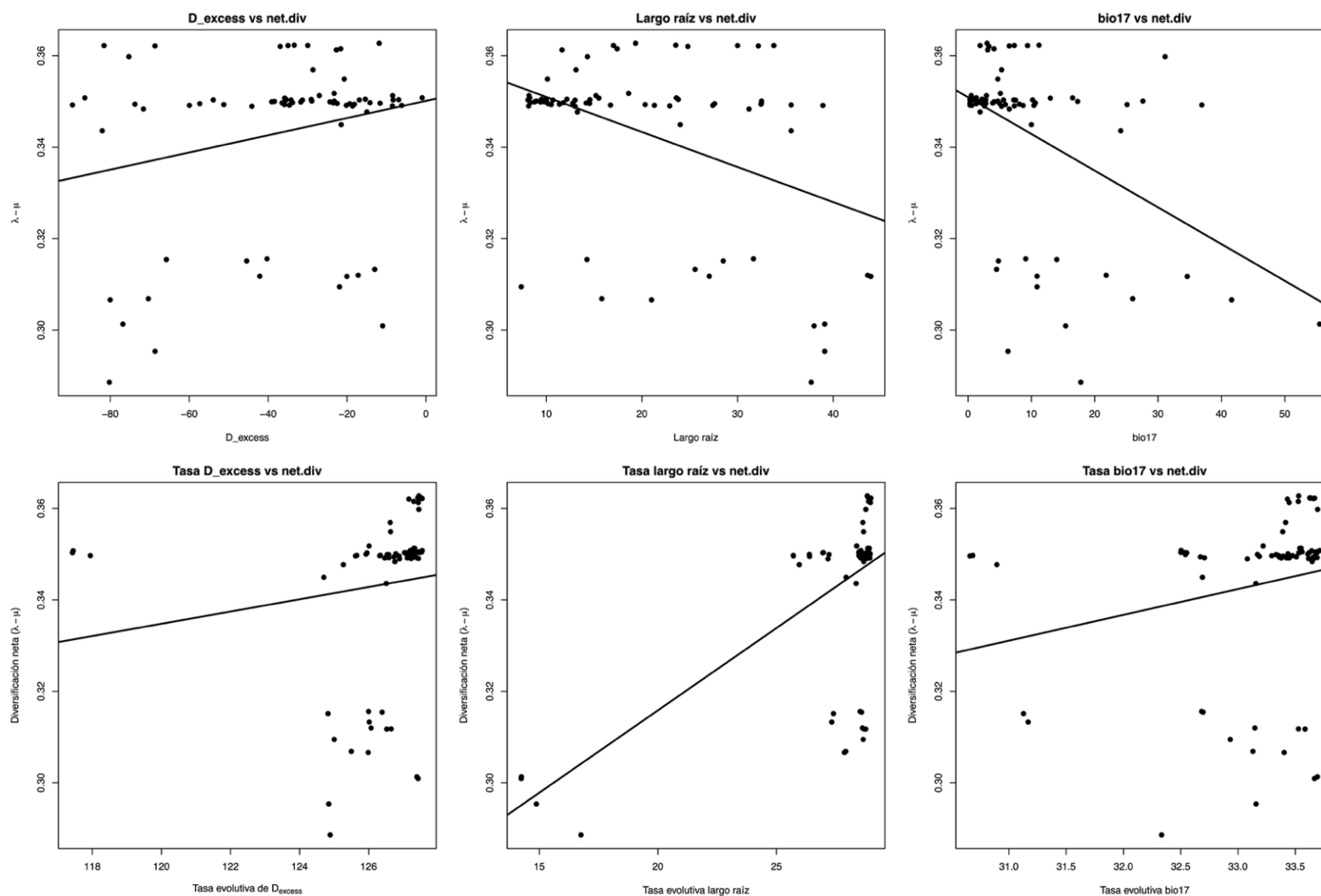


Figura 3.10. Relación entre la diversificación neta por especie ($\lambda - \mu$) de *Eriosyce*, las variables del nicho hidrológico y su tasa de cambio. Cada punto representa una especie y la línea corresponde al ajuste lineal (regresión por mínimos cuadrados). La significancia estadística de la asociación fue evaluada mediante STRAPP (correlación de Spearman con 50000 permutaciones), sin evidenciar asociación significativa para ninguno de los ejes.

3.3.4.3 Relación entre las tasas de diversificación neta y el nicho hidrológico en *Eriosyce*

La relación entre la diversificación neta y el nicho hidrológico fue evaluada considerando dos niveles de información: los valores observados de las variables ecohidrológicas seleccionadas y sus tasas evolutivas. En primer lugar, STRAPP no detectó asociaciones significativas entre la tasa neta de diversificación y los valores actuales de las variables. D-excess presentó una correlación positiva muy débil y no significativa ($p = 0,021$; $P_{perm} = 0,988$), mientras que el largo de la raíz ($p = -0,043$; $P_{perm} = 0,987$) y bio17 ($p = -0,050$; $P_{perm} = 0,988$) mostraron correlaciones negativas igualmente débiles y no significativas. En todos los casos, los estadísticos observados se ubicaron dentro del rango esperado bajo las distribuciones nulas generadas por permutación, lo que indica ausencia de evidencia estadística de asociación entre la diversificación neta y las variables analizadas. STRAPP mostró que las distribuciones nulas estuvieron centradas alrededor de cero. Para D-excess, la distribución nula presentó una media de 0,00003, una mediana de 0 y un intervalo del 95% entre -0,174 y 0,174. Para el largo de raíz, la media de la distribución nula fue 0,00002, con mediana de 0 e intervalo del 95% entre -0,388 y 0,388. Para bio17, la media nula fue 0,00048, con mediana de 0 e intervalo del 95% entre -0,449 y 0,449. Estos resultados confirman que los valores observados no se desviaron de forma significativa de lo esperado bajo la hipótesis nula de independencia entre rasgos y tasas de diversificación. Adicionalmente, las tasas terminales de diversificación neta mostraron una baja dispersión relativa entre especies. Esta concentración de las tasas en un rango estrecho muestra una baja heterogeneidad efectiva de la diversificación neta entre los terminales, lo que puede limitar la sensibilidad de STRAPP para detectar asociaciones entre rasgos y tasas. Por tanto, los valores elevados de P no se interpretan como evidencia de una asociación inversa, sino como ausencia de asociación detectable bajo el esquema de permutación aplicado.

De forma concordante, los modelos PGLS tampoco detectaron asociaciones significativas entre los valores observados de las variables ecohidrológicas y la diversificación neta: D-excess ($\beta = 5,56 \times 10^{-6}$, $t = 0,282$, $P = 0,779$, $R^2 = 0,001$), largo de la raíz ($\beta = -4,06 \times 10^{-5}$, $t = -0,680$, $P = 0,499$, $R^2 = 0,0066$) y bio17 ($\beta = -2,30 \times 10^{-5}$, $t = -0,431$, $P = 0,668$, $R^2 = 0,0026$). En conjunto, estos resultados indican que los valores actuales de los rasgos hidrológicos no explican la variación interespecífica en la diversificación neta de *Eriosyce*.

Posteriormente, se evaluó si la diversificación neta se asociaba con el *tempo* evolutivo de esas mismas variables. STRAPP no detectó asociaciones significativas entre la diversificación neta y la tasa evolutiva de D-excess ($p = 0,043$; $P_{perm} = 0,984$), del largo de la raíz ($p = 0,051$; $P_{perm} = 0,985$) ni de bio17 ($p = 0,025$; $P_{perm} = 0,984$), indicando que estas relaciones no fueron robustas al incorporar la incertidumbre posterior

de las tasas estimadas por BAMM. Sin embargo, los modelos PGLS mostraron que la tasa de evolución del largo de la raíz presentó una asociación positiva y significativa con la diversificación neta ($\beta = 0,00192$, $t = 3,715$, $p = 0,000405$, $R^2 = 0,165$), explicando aproximadamente el 16,5% de la variación observada. En contraste, las tasas evolutivas de D-excess ($\beta = 0,00037$, $p = 0,389$, $R^2 = 0,011$) y bio17 ($\beta = 0,00220$, $p = 0,143$, $R^2 = 0,030$) no mostraron asociaciones significativas una vez considerada la estructura filogenética.

Los valores actuales de las variables hidrológicas no se asociaron con la diversificación neta bajo ninguno de los enfoques utilizados. La única señal positiva se observó para la tasa evolutiva del largo de la raíz bajo PGLS, aunque esta relación no fue confirmada por STRAPP. Por tanto, la asociación entre el *tempo* evolutivo del componente radical y la diversificación debe interpretarse con cautela, como una tendencia filogenéticamente estructurada pero no robusta a la incertidumbre posterior de las tasas de BAMM.

3.4 Discusión

3.4.1 Origen y colonización del Desierto de Atacama por *Eriosyce*

Nuestros resultados de reconstrucción biogeográfica (modelo BAYAREALIKE+J, AICc = 302,2, AICc_wt = 0,58) indicaron que el ancestro común más reciente de *Eriosyce* se originó durante el Mioceno tardío (~7,84 Ma) en un rango ancestral más probable que incluye Andes argentinos (F) ($p = 0,3258$) como componente principal, con alternativas de rangos compuestos que incorporan áreas costeras chilenas y mediterráneas BDF ($p = 0,1820$), DF ($p = 0,1151$) y BF ($p = 0,1107$) (Fig. 3.3). Este patrón coincide parcialmente con hipótesis previas que sitúan los orígenes de la tribu Notocactaeae en el centro-este de los Andes (18-22°S) y con procesos de diversificación asociados al levantamiento andino y a la aridificación progresiva de Sudamérica (Arakaki et al., 2011, Hernández-Hernández et al., 2014). Sin embargo, nuestros datos sugieren que *Eriosyce* no se originó exclusivamente en regiones andinas interiores, sino que desde etapas tempranas ya ocupaba ambientes costeros áridos (B y D), lo que implica una historia más compleja que un simple evento de colonización tardía del núcleo hiperárido.

Este resultado sitúa la fase basal de diversificación en un periodo previo al mayor pulso de levantamiento andino reportado para el Plioceno y anterior al establecimiento del “actual Desierto de Atacama” en términos geomorfológicos y climáticos modernos (Hinojosa & Villagran, 1997). Un aspecto relevante de esta inferencia basal (F con alternativas que incluyen áreas chilenas) es que es compatible con un escenario de conectividad transversal (o intercambio biogeográfico) entre el flanco occidental y oriental andino durante el Mioceno tardío, cuando la barrera orográfica aún no habría alcanzado

su configuración máxima. Dado que Hinojosa & Villagrán (1997) destacan un pulso mayor de levantamiento en el Plioceno, es razonable interpretar, como inferencia geológica de contexto, que antes de dicho pulso el relieve andino y sus umbrales habrían permitido mayores oportunidades de intercambio costa-interior que las observadas bajo la configuración actual. En este marco, la señal de conectividad temprana entre regiones argentinas (F) y el sistema costero chileno (B) no necesariamente implica un “corredor continuo”, sino la plausibilidad de eventos de dispersión y ampliación de rango favorecidos por una barrera andina menos eficiente y por gradientes climáticos en transición.

En la transición al Plioceno, la colonización del Desierto de Atacama costero hiperárido (B) se infiere como un proceso reiterado y clado-dependiente, con varios linajes que se establecieron tempranamente en el hiperárido costero durante el Plioceno (~4,3-4,0 Ma) (Fig. 3.2). En particular, el Clado I. *Eriocyce* sect. *Eriocyce* muestra un cambio hacia B en el nodo 147 (~4,33 Ma) y el clado VII exhibe un conservadurismo espacial extremo con un MRCA estrictamente en B en el nodo 84 (~4,15 Ma) (Fig. 3.3). La coincidencia temporal entre estos establecimientos en B y el pulso mayor de levantamiento andino y consolidación del Atacama actual durante el Plioceno refuerza la hipótesis de que la configuración topográfica y climática del Plio-Pleistoceno pudo haber favorecido tanto la especialización como la radiación regional en ambientes hiperáridos costeros.

Posteriormente, durante el Pleistoceno, se observan eventos adicionales que sugieren expansión y conectividad regional desde y hacia el hiperárido costero (Fig. 3.2). El clado VI. *Eriocyce* sect. *Neoporteria* se origina en el Desierto de Atacama costero (B) en el nodo 108 (~2,61 Ma) y evidencia una colonización posterior de Chile mediterráneo costero (D) en el nodo 112 (~1,3 Ma), lo que sugiere un vínculo costa hiperárida-mediterráneo durante el Pleistoceno temprano. A su vez, el Clado V. *Eriocyce* sect. *Diaguita* se origina en B en el nodo 122 (~1,26 Ma) y el Clado I. *Eriocyce* sect. *Eriocyce* muestra una expansión hacia el norte incorporando el Desierto de Sechura (A) en el nodo 150 (~0,9 Ma), consistente con una dispersión costera relativamente reciente (Fig. 3.3). Finalmente, el Clado IV. *Eriocyce* sect. *Horridocactus* presenta un establecimiento inequívoco en el hiperárido costero en el nodo 125 (~3,27 Ma) y lo mantiene hacia el nodo 137 (~1,5 Ma), lo que sugiere que parte de la consolidación de linajes estrictamente hiperáridos ocurrió también durante el Pleistoceno (Fig. 3.3).

En conjunto, la cronología sugiere que, aunque la aridificación del Atacama es un proceso de larga data, la ocupación y diversificación dentro del hiperárido costero (B) en *Eriocyce* se concentra en el Plioceno-Pleistoceno, lo que es coherente con la idea de rezagos evolutivos entre el surgimiento/fortalecimiento de condiciones extremas y la colonización/diversificación efectiva por linajes particulares. Este resultado concuerda

con estudios en otros taxones del Desierto de Atacama, como *Heliotropium* sect. *Cochranea*, *Nolana* y *Malesherbia*, en los que las expansiones hacia el hiperárido se produjeron después de la consolidación de condiciones extremas hace ~5 My (Luebert & Wen, 2008; Guerrero et al., 2013; Heibl & Renner, 2012). En *Eriosyce*, estas expansiones incluyen múltiples clados que se originaron en Atacama costero (B) y posteriormente se dispersaron a Atacama alto (C), Chile mediterráneo costero (D), Chile mediterráneo andino (E) e incluso al desierto de Sechura (A).

El análisis de mapeo estocástico biogeográfico (BSM) mostró una conectividad reiterada entre el Desierto de Atacama costero (B) y sus áreas adyacentes (C, D, A), consistente con un intercambio recurrente entre ambas zonas costeras y con expansiones posteriores hacia áreas interiores. Este patrón de dispersión costero-interior es coherente con la alta conectividad histórica entre los pisos ecológicos bajos y las estribaciones andinas durante intervalos climáticos menos áridos en el Pleistoceno (Guerrero et al., 2011; Thompson et al., 2024). En contraste con la hipótesis inicial de una colonización tardía unidireccional desde el centro-este andino (F) hacia el núcleo hiperárido (B), los resultados apoyan un modelo más reticulado, en el cual *Eriosyce* habría mantenido presencia temprana en ambientes costeros áridos y posteriormente alternado episodios de expansión de rango entre zonas costeras y dominios andinos, ampliando el marco interpretativo de la historia biogeográfica del género y alineándose con propuestas recientes que destacan múltiples rutas de colonización y heterogeneidad espacial en la diversificación de Cactaceae en Sudamérica (Amaral et al., 2021; Majure et al., 2023). En conjunto, el BSM apoya un escenario en el que la diversificación de *Eriosyce* se explica principalmente por radiaciones regionales (alta proporción de especiación dentro del área) y por ganancias de rango que conectan el hiperárido costero con regiones mediterráneas e interiores, más que por dinámicas dominadas por extirpaciones y contracciones de rango.

La plausibilidad de una dinámica espacial reticulada con entradas y salidas repetidas entre sistemas áridos costeros y dominios andinos/interiores también ha sido resaltada en otros linajes del cono sur y del gradiente andino. En *Puya* (Bromeliaceae), análisis filogenómicos sugieren historias biogeográficas con desplazamientos reiterados entre el flanco occidental y ambientes andinos a distintas elevaciones, enfatizando el papel de la topografía andina y los gradientes eco-climáticos como motores de oportunidades de dispersión y establecimiento a lo largo del tiempo (Aguirre-Santoro et al., 2024). Asimismo, en *Deuterocohnia* (Bromeliaceae), un linaje predominantemente andino (Bolivia y Argentina) que incluye un endemismo costero del Atacama, se documenta una amplitud altitudinal extrema y transiciones repetidas entre pisos ecológicos contrastantes, lo que ilustra que la conectividad entre ambientes áridos de baja altitud y sistemas de montaña puede repetirse en escalas macroevolutivas cuando existen “ventanas” geográficas y climáticas apropiadas (Li et al., 2026). En conjunto, este

contexto comparativo converge con propuestas recientes que destacan la importancia de múltiples rutas de colonización, conectividad dinámica y heterogeneidad espacial en la diversificación de linajes xerófilos sudamericanos (Amaral et al., 2021; Majure et al., 2023), proporcionando un marco independiente para interpretar una historia biogeográfica no unidireccional en *Eriosyce*.

3.4.2 Patrones de diversificación en *Eriosyce*

El análisis de tasas de diversificación neta mediante BAMM muestra que *Eriosyce* ha mantenido una tasa relativamente constante $0,34 \pm 0,01$ eventos/Ma a lo largo de su historia evolutiva, sin evidencias de radiaciones adaptativas puntuales (Fig. 3.9 A, B). Este patrón contrasta con lo esperado si la colonización del Atacama costero (B) hubiera detonado un episodio de diversificación acelerado tras la hiperaridificación. Sin embargo, tasas constantes no implican ausencia de especiación relevante, ya que la coexistencia de múltiples especies en áreas restringidas como el Desierto de Atacama costero (B) y Chile mediterráneo costero (D) sugiere procesos de diversificación en simpatria o parapatria, posiblemente asociados a la heterogeneidad microambiental y a la especialización ecológica fina (Tabla 3.2) (Guerrero et al., 2011; Villalobos-Barrantes et al., 2021). Estudios recientes en Cactaceae sudamericanas han mostrado que la estabilidad de tasas de diversificación puede coexistir con radiaciones crípticas y microendemismos, impulsados por topografía compleja y gradientes ecológicos (Merklinger et al., 2021; Majure et al., 2023). En el caso de *Eriosyce*, la alta riqueza local en B y D, junto con la dispersión recurrente hacia Chile mediterráneo andino (E) y Andes argentinos (F), indica que la diversificación no dependió exclusivamente de la expansión hacia nuevos ambientes, sino también de la explotación diferenciada de hábitats y de recursos dentro de regiones ya ocupadas.

3.4.3 Evolución del nicho hidrológico y su relación con la diversificación

Los resultados obtenidos en *Eriosyce* son consistentes con una dinámica macroevolutiva sin episodios discretos de aceleración pronunciada a escala del árbol completo, lo que sugiere que la diversificación neta se habría acumulado de manera relativamente distribuida entre linajes. Este patrón no implica ausencia de diferenciación ecológica, sino que indica que los cambios asociados al nicho hidrológico no se tradujeron necesariamente en incrementos detectables de diversificación neta. En este sentido, los análisis de STRAPP y PGLS mostraron que los valores actuales de D-excess, largo de la raíz y bio17 no explican la variación interespecífica en $\lambda - \mu$, lo que sugiere que la especialización hidrológica no opera como un predictor directo y monotónico de diversificación en el género.

Esta interpretación es coherente con la visión actual de que la diversificación de Cactaceae no puede atribuirse únicamente a la aridificación o a un solo eje ambiental. Hernández-Hernández et al. (2014) propusieron que la elevada diversificación de los cactus responde a un escenario complejo, en el que la expansión de ambientes áridos interactuó con la evolución de formas de crecimiento, estrategias reproductivas y trayectorias biogeográficas. De manera similar, Thompson et al. (2024) mostraron que la diversificación de Cactaceae está asociada a múltiples predictores abióticos y bióticos, destacando el rango térmico diurno, el contenido de arena del suelo y el tamaño de la planta, con contribuciones menores de la isothermalidad y el tamaño del rango geográfico. Además, sus resultados sugieren que las tasas de especiación pueden maximizarse bajo condiciones ambientales intermedias, más que bajo extremos climáticos. En este marco, la ausencia de una relación directa entre los rasgos hidrológicos evaluados y la diversificación neta en *Eriosyce* resulta congruente con una diversificación multifactorial, donde la disponibilidad hídrica representa solo una dimensión dentro de un conjunto más amplio de presiones ecológicas y funcionales.

No obstante, los análisis centrados en el *tempo* evolutivo de los rasgos aportan un matiz importante. Aunque STRAPP no detectó asociaciones significativas entre las tasas evolutivas de los rasgos y la diversificación neta, los modelos PGLS indicaron una relación positiva entre la tasa de evolución del largo de la raíz y $\lambda - \mu$. Esta señal debe interpretarse con cautela, dado que no fue confirmada al incorporar la incertidumbre posterior de las tasas de BAMM; sin embargo, sugiere que el componente funcional radical podría haber tenido un papel más estrecho en la diferenciación macroevolutiva que las dimensiones isotópica (D-excess) o climática (bio17). Esta distinción entre el valor actual de un rasgo y su velocidad de cambio es relevante, porque estudios recientes en Cactaceae han mostrado que el *tempo* de evolución de un rasgo puede ser más informativo que su estado fenotípico final para explicar la especiación. Thompson y Venditti (2026), por ejemplo, encontraron que la longitud floral se relaciona débilmente con la especiación, mientras que la tasa de evolución de la longitud floral constituye un predictor mucho más fuerte.

En conjunto, estos resultados sugieren que el nicho hidrológico en *Eriosyce* contribuyó principalmente al modo de diferenciación ecológica y funcional de los linajes, más que a una aceleración directa y generalizada de la diversificación neta. La evolución del sistema ecohidrológico parece haber estado marcada por ajustes recurrentes hacia estados funcionales diferenciados, especialmente en relación con la arquitectura radical y la ocupación de ambientes con distinta disponibilidad hídrica. Sin embargo, esta diferenciación no constituye por sí sola evidencia de una radiación adaptativa impulsada por el nicho hidrológico. Más bien, apunta a un escenario en el que la historia climática, la estructura espacial del paisaje, las propiedades del sustrato, la arquitectura radical y la conectividad histórica entre áreas habrían interactuado para modular la diversificación

del género. En este sentido, los eventos climáticos del Plio-Pleistoceno y del Cuaternario temprano, ampliamente documentados como relevantes para la dinámica poblacional y la distribución de cactáceas sudamericanas, pudieron haber contribuido a la fragmentación, persistencia y expansión de linajes, sin necesariamente producir cambios discretos y generalizados en las tasas de diversificación.

Los resultados obtenidos sobre la historia biogeográfica, los patrones de diversificación y su relación con el nicho hidrológico en *Eriosyce* tienen implicaciones directas para la investigación futura y para la conservación de este género endémico de ambientes áridos y semiáridos de Chile y Argentina. El patrón de colonizaciones múltiples y bidireccionales entre el Desierto de Atacama costero (B), Chile mediterráneo costero (D) y regiones andinas (E, F) sugiere que la conectividad histórica entre estas áreas fue un factor clave en la diversificación. La fragmentación actual de hábitats, debida tanto a procesos naturales como a presiones antropogénicas, podría interrumpir esta conectividad y afectar la capacidad de dispersión y colonización de los linajes, reduciendo su potencial adaptativo. Estudios de modelado de distribución bajo escenarios de cambio climático podrían evaluar la vulnerabilidad de los clados con rangos restringidos, particularmente aquellos endémicos del núcleo hiperárido (B), que enfrentan condiciones extremas y márgenes estrechos de tolerancia fisiológica (Larridon et al., 2014; Amaral et al., 2021). Esto hace relevante un monitoreo evolutivo a largo plazo, integrando filogenómica, ecofisiología y teledetección para detectar cambios en la dinámica adaptativa del género. Finalmente, *Eriosyce* representa un modelo ideal para estudiar cómo la historia geológica y climática de Sudamérica, la heterogeneidad espacial y la innovación funcional interactúan en la diversificación de plantas en ambientes extremos. Profundizar en esta línea de investigación puede aportar no solo al conocimiento básico de la evolución en zonas áridas, sino también a la formulación de estrategias de manejo adaptativo que integren la conservación de la diversidad filogenética y funcional.

3.5 Referencias

- Aguirre-Santoro, J., Zuluaga, A., Stonesmyth, E., Betancur, J., & Jabaily, R. S. (2024). Phylogenomics of *Puya* (Bromeliaceae): Evolution in the Andean slopes and sky island ecosystems. *Journal of Systematics and Evolution*, 62(2), 257-274.
- Amaral, D. T., Silva, V. N., Penha, H. A., & Oliveira, G. C. X. (2021). Tracking the xeric biomes of South America: Phylogenomics and biogeography of the cactus family. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 162, 107202.

Anacker, B. L., & Strauss, S. Y. (2014). The geography and ecology of plant speciation: Range overlap and niche divergence in sister species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20132980.

Arakaki, M., Christin, P.-A., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R. M., Spriggs, E., Moore, M. J., & Edwards, E. J. (2011). Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(20), 8379-8384.

Berv, J. S., Fox, N., Thorstensen, M. J., Lloyd-Laney, H., Troyer, E. M., Rivero-Vega, R. A., Smith, S. A., Friedman, M., Fouhey, D. F., & Weeks, B. C. (2026). *bifrost: An R package for scalable inference of phylogenetic shifts in multivariate evolutionary dynamics*. bioRxiv.

Bouckaert, R., Vaughan, T. G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F. K., Müller, N. F., Ogilvie, H. A., Du Plessis, L., Poppinga, 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 Computational Biology*, 15(4), e1006650.

Brun, P., Zimmermann, N. E., Hari, C., Pellissier, L., & Karger, D. N. (2022). *CHELSEA-BIOCLIM+ A novel set of global climate-related predictors at kilometre-resolution* [Data set]. EnviDat.

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 261-304.

Dawson, T. E., & Ehleringer, J. R. (1991). Streamside trees that do not use stream water. *Nature*, 350, 335-337.

Dillon, M. O., Tu, T., Xie, L., Quipuscoa Silvestre, V., & Wen, J. (2009). Biogeographic diversification in *Nolana* (Solanaceae), a ubiquitous member of the Atacama and Peruvian deserts along the western coast of South America. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(5), 457-476.

Donoghue, M. J., & Edwards, E. J. (2014). Biome shifts and niche evolution in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 547-572.

Dupin, J., Matzke, N. J., Särkinen, T., et al. (2016). Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae. *Journal of Biogeography*, 44(4), 887-899.

- Escalante, T., Morrone, J. J., Noguera-Urbano, E. A., Rodríguez-Tapia, G., & Sandoval-Salinas, M. L. (2025). Biogeographic regions, provinces, and ecoregions: Integrating mammalian patterns from the Chihuahuan Desert to the Magellanic Moorland. En M. Melletti et al. (Eds.), *Mammals of Middle and South America: History, biogeography, conservation*. Springer Nature Switzerland.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- FitzJohn, R. G. (2010). Quantitative traits and diversification. *Systematic Biology*, 59(6), 619-633.
- García-Beltrán, J. A., Toledo, S., Melo-Gaymer, M. P., Rosas, M. R., Cisternas-Fuentes, A., & Guerrero, P. C. (2025). Geographic distance and landscape ruggedness shape genome-wide divergence and admixture in *Leucostele* cacti across the Atacama-central Chile biodiversity hotspot. *Annals of Botany*. Advance online publication.
- Garreaud, R. D., Molina, A., & Farias, M. (2010). Andean uplift, ocean cooling and Atacama hyperaridity: A climate modeling perspective. *Earth and Planetary Science Letters*, 292(1-2), 39-50.
- Gonzales, F. N., Craven, D., & Armesto, J. J. (2023). Islands in the mist: A systematic review of the coastal lomas of South America. *Journal of Arid Environments*, 211, 104942.
- Guerrero, P. C., Majure, L. C., Cornejo-Romero, A., & Hernández-Hernández, T. (2011). Phylogenetics and predictive distribution modeling of Cactaceae: Towards an integrated approach for conservation. *American Journal of Botany*, 98(7), 1201-1211.
- Guerrero, P. C., Rosas, M., Arroyo, M. T. K., & Wiens, J. J. (2013). Evolutionary lag times and recent origin of the biota of an ancient desert (Atacama-Sechura). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(28), 11469-11474.
- Harvey, P. H., & Pagel, M. D. (1991). The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press.
- Heibl, C., & Renner, S. S. (2012). Distribution models and a dated phylogeny for Chilean *Oxalis* species reveal occupation of new habitats by different lineages, not rapid adaptive radiation. *Systematic Biology*, 61(5), 823-834.
- Hernández-Hernández, T., & Wiens, J. J. (2020). Why are there so many flowering plants? A multiscale analysis of plant diversification. *The American Naturalist*, 195(6), 948-963.

Hernández-Hernández, T., Brown, J. W., Schlumpberger, B. O., Eguiarte, L. E., & Magallón, S. (2011). Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany*, 98(1), 44-61.

Hernández-Hernández, T., Hernández, H. M., De-Nova, J. A., Puente, R., Eguiarte, L. E., & Magallón, S. (2014). Beyond aridification: Multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytologist*, 202(4), 1382-1397.

Hinojosa, L. F., & Villagrán, C. (1997). Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70, 225-239.

Houston, J., & Hartley, A. J. (2003). The central Andean west-slope rainshadow and its potential contribution to the origin of hyper-aridity in the Atacama Desert. *International Journal of Climatology*, 23, 1453-1464.

Huelsenbeck, J. P., Nielsen, R., & Bollback, J. P. (2003). Stochastic mapping of morphological characters. *Systematic Biology*, 52(2), 131-158.

Hultine, K. R., Williams, D. G., Dettman, D. L., Butterfield, B. J., & Puente-Martinez, R. (2016). Stable isotope physiology of stem succulents across a broad range of volume-to-surface area ratios. *Oecologia*, 182, 33-44.

Kattermann, F. 1994. *Eriosyce* (Cactaceae): the genus revised and amplified. *Succulent Plant Research* 1. David Hunt, Richmond.

Landis, M. J., Matzke, N. J., Moore, B. R., & Huelsenbeck, J. P. (2013). Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic Biology*, 62(6), 789-804.

Larridon, I., Shaw, K., Cisternas, M. A., Paizanni Guillén, A., Sharrock, S., Oldfield, S., & Samain, M. S. (2014). Is there a future for the Cactaceae genera *Copiapoa*, *Eriosyce* and *Eulychnia*? A status report of a prickly situation. *Biodiversity and Conservation*, 23(5), 1249-1287.

Lizardo, V., & Ruggiero, A. (2026). Biogeographic boundaries and angiosperm phylogenetic endemism: Highlighting the evolutionary complexity of the South American Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 53, e70183.

Luebert, F., & Pliscoff, P. (2017). *Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile* (2.^a ed.). Editorial Universitaria.

- Luebert, F., & Wen, J. (2008). Phylogenetic analysis and historical biogeography of *Heliotropium* sect. *Cochranea* (Boraginaceae) in the Atacama Desert. *Systematic Botany*, 33(2), 390-402.
- Lüttge, U. (2004). Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany*, 93(6), 629-652.
- Maddison, W. P., Midford, P. E., & Otto, S. P. (2007). Estimating a binary character's effect on speciation and extinction. *Systematic biology*, 56(5), 701-710.
- Majure, L. C., Achá, S., Baker, M. A., Puente-Martínez, R., Köhler, M., & Fehlbeg, S. (2023). Phylogenomics of one of the World's most intriguing groups of CAM plants, the Opuntioids (Opuntioideae: Cactaceae): Adaptation to Tropical Dry Forests helped drive prominent morphological features in the clade. *Diversity*, 15(4), 570.
- Massana, K. A., Beaulieu, J. M., Matzke, N. J., & O'Meara, B. C. (2015). Non-null effects of the null range in biogeographic models: Exploring parameter estimation in the DEC model. *bioRxiv*, 026914.
- Matzke, N. J. (2014). Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*, 63(6), 951-970.
- Matzke, N. J. (2022). Statistical comparison of DEC and DEC+J is identical to comparison of two ClaSSE submodels, and is therefore valid. *Journal of Biogeography*, 49(10), 1805-1824.
- Mauseth, J. D. (2000). Theoretical aspects of surface-to-volume ratios and water-storage capacities of succulent shoots. *American Journal of Botany*, 87, 1107-1115.
- Meriño, B. M., Villalobos-Barrantes, H. M., & Guerrero, P. C. (2024). Pleistocene climate oscillations have shaped the expansion and contraction speciation model of the globose *Eriosyce* sect. *Neoporteria* cacti in Central Chile. *Annals of Botany*, 134(4), 651-663.
- Merklinger, F. F., Böhnert, T., Arakaki, M., Weigend, M., Quandt, D., & Luebert, F. (2021). Quaternary diversification of a columnar cactus in the driest place on earth. *American Journal of Botany*, 108(2), 184-199.
- Mooney, H. A., Gulmon, S. L., Ehleringer, J., & Rundel, P. W. (1980). Atmospheric water uptake by an Atacama Desert shrub. *Science*, 209(4457), 693-694.
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1-110.

- Nielsen, R. (2002). Mapping mutations on phylogenies. *Systematic Biology*, 51(5), 729-739.
- Nobel, P. S. (1988). *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press.
- Nyffeler, R., & Eggli, U. (2010). Disintegrating Portulacaceae: A new familial classification of the suborder Portulacineae (Caryophyllales) based on molecular and morphological data. *Taxon*, 59(1), 227-240.
- Plummer, M., Best, N., Cowles, K., & Vines, K. (2006). CODA: Convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R News*, 6(1), 7-11.
- Rabosky, D. L. (2014). Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees. *PLoS ONE*, 9(2), e89543.
- Rabosky, D. L., & Goldberg, E. E. (2015). Model inadequacy and mistaken inferences of trait-dependent speciation. *Systematic Biology*, 64(2), 340-355.
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5), 901-904.
- Ree, R. H., & Smith, S. A. (2008). Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57(1), 4-14.
- Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217-223.
- Ronquist, F. (1997). Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46(1), 195-203.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3), 539-542.
- Rundel, P. W., Palma, B., Dillon, M. O., Mooney, H. A., Gulmon, S. L., & Ehleringer, J. R. (1991). The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso*, 13(1), 1-49.

- Schulz, C., Cavieres, L. A., & Jiménez, J. E. (2011). Ecology and ecophysiology of the coastal Atacama Desert plants. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(4), 555-568.
- Silva, G. A. R., Antonelli, A., Lendel, A., Moraes, E. M., & Manfrin, M. H. (2018). The impact of early Quaternary climate change on the diversification and population dynamics of a South American cactus species. *Journal of Biogeography*, 45(1), 76-88.
- Silvertown, J., Araya, Y., & Gowing, D. (2015). Hydrological niches in terrestrial plant communities: A review. *Journal of Ecology*, 103(1), 93-108.
- Stroud, J. T., & Losos, J. B. (2016). Ecological opportunity and adaptive radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47, 507-532.
- Thompson, J. B., Hernández-Hernández, T., Keeling, G., Vásquez-Cruz, M., & Priest, N. K. (2024). Identifying the multiple drivers of cactus diversification. *Nature Communications*, 15(1), 7282.
- Thompson, J. B., Martinez, C., Avaria-Llautureo, J., et al. (2026). CactEcoDB: Trait, spatial, environmental, phylogenetic and diversification data for the cactus family. *Scientific Data*, 13, 623.
- Thompson, J. B., & Venditti, C. (2026). Faster speciating cacti have faster evolving flowers. *Biology Letters*, 22, 20250834.
- Villalobos-Barrantes, H. M., Meriño, B. M., Walter, H. E., & Guerrero, P. C. (2022). Independent evolutionary lineages in a globular cactus species complex reveals hidden diversity in a central Chile biodiversity hotspot. *Genes*, 13(2), 240.
- Walter, H. E., Cádiz-Véliz, A., Meriño, B. M., Villalobos-Barrantes, H. M., & Guerrero, P. C. (2024). Taxonomic dissection based on molecular evidence of the *Eriosyce curvispina* complex (Cactaceae): Identifying nine endemic species from Central Chile. *PhytoKeys*, 237, 117-139.
- Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58(1), 193-197.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

La presente tesis integró aproximaciones ecofisiológicas, isotópicas, climáticas y filogenéticas para evaluar la colonización del desierto hiperárido por *Eriosyce* y explorar si la variación del nicho hidrológico se asocia con la dinámica de diversificación del género. En conjunto, los resultados muestran que *Eriosyce* presenta una diferenciación marcada del nicho hidrológico y una historia biogeográfica compleja, caracterizada por colonizaciones repetidas del hiperárido costero y conectividad regional entre áreas costeras, mediterráneas e interiores. Sin embargo, la variación del nicho hidrológico no se asoció con la tasa neta de diversificación a la escala macroevolutiva evaluada. En conjunto, la evidencia biogeográfica, isotópica, funcional y macroevolutiva apoya parcialmente la hipótesis propuesta, sugiriendo que la ocupación del desierto hiperárido no respondió a un único proceso, sino a la interacción entre historia espacial, diferenciación ecológica y disponibilidad efectiva de agua.

En relación con la primera predicción, la reconstrucción biogeográfica y la cronología de los eventos indican que la colonización del Atacama hiperárido por *Eriosyce* ocurrió de manera reiterada y en tiempos relativamente recientes, principalmente durante el Plioceno y el Pleistoceno, lo cual incluyó clados con conservadurismo biogeográfico basal en rangos estrictamente costeros. El mapeo estocástico biogeográfico mostró predominio de especiación dentro de áreas y ganancias de rango, situando al hiperárido costero como un nodo central de conectividad regional. La evidencia de rutas recurrentes entre el hiperárido costero y el mediterráneo costero, junto con expansiones hacia áreas interiores y desiertos vecinos, apoya un escenario reticulado de colonizaciones múltiples y conectividad episódica. En el marco del modelo evaluado, la ausencia de contracciones anagenéticas es consistente con una historia espacial explicada principalmente por colonizaciones y ampliaciones de rango, junto con diversificación in situ, más que por pérdidas repetidas de áreas. Este patrón es consistente con la idea de que las condiciones hiperáridas se establecieron antes de la expansión del género hacia estos ambientes, generando un desfase temporal entre la instauración del clima extremo y la colonización efectiva, como se ha documentado en otros linajes de plantas del desierto de Atacama (Guerrero et al., 2013; Luebert & Wen, 2008). La recurrencia de eventos de colonización, junto con la conectividad detectada entre el hiperárido costero, el dominio mediterráneo y áreas interiores, sugiere que la

expansión no fue un evento único, sino un proceso dinámico favorecido por ventanas climáticas y heterogeneidad espacial del paisaje.

El nicho hidrológico de *Eriosyce* exhibe una estructura multivariada pronunciada en la que convergen gradientes ambientales (aridez/precipitación y variables térmicas), gradientes geográficos (altitud y distancia a la costa) y variables isotópicas ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^2\text{H}$ y D-excess), lo que evidencia diferenciación ecológica entre especies a lo largo del gradiente costero-interior.

Los análisis comparativos indican que variables geográficas y climáticas explican componentes importantes de la variación isotópica entre especies, particularmente en métricas sensibles a procesos de evaporación y a la influencia marina, apoyando que el contexto espacial y el gradiente hidroclimático estructuran la disponibilidad y el uso del agua en el género. En conjunto, se estableció un marco cuantitativo para interpretar el nicho hidrológico como una dimensión ecológica integradora relevante para explicar patrones de distribución y persistencia en ambientes áridos e hiperáridos. Estos resultados respaldan la segunda y tercera predicción. Los análisis muestran que *Eriosyce* presenta una diferenciación marcada en sus estrategias de uso del agua, evidenciada por la variación en $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^2\text{H}$ y D-excess, pero no por las diferencias en la arquitectura radical. Estas señales indican que las especies ocupan nichos hidrológicos contrastantes, asociados a distintas fuentes de agua como niebla costera, precipitaciones, aportes andinos y a condiciones ambientales específicas a lo largo del gradiente costero-interior. La asociación entre variables isotópicas, geográficas y climáticas confirma que el nicho hidrológico no es una dimensión unidimensional de aridez, sino un sistema integrador donde convergen disponibilidad hídrica, contexto espacial y estrategias funcionales. En este sentido, la especialización hidrológica en ambientes hiperáridos parece estar vinculada a rasgos que optimizan la adquisición y almacenamiento de agua, particularmente en sistemas dominados por entradas hídricas episódicas o no pluviales, lo cual coincide con estudios que destacan la importancia de la niebla y fuentes alternativas de agua en la ecología de plantas desérticas (Mooney et al., 1980; Rundel et al., 1991).

Las tasas netas de diversificación estimadas para *Eriosyce* mostraron variación moderada entre especies y un patrón macroevolutivo compatible con ausencia de cambios abruptos concentrados en el árbol, lo que sugiere que la diversificación se acumuló de manera relativamente distribuida entre linajes. Sin embargo, la cuarta predicción no fue respaldada por los resultados. Ni los valores observados de las variables hidrológicas ni sus tasas evolutivas mostraron asociaciones robustas con la tasa neta de diversificación. Los análisis mediante STRAPP no detectaron relaciones significativas, lo que indica que, una vez considerada la estructura filogenética y la incertidumbre en la estimación de tasas, la variación del nicho hidrológico no explica

directamente las diferencias en diversificación entre especies. Aunque el PGLS detectó una asociación positiva entre la tasa evolutiva del largo de la raíz y la diversificación neta, esta señal no fue confirmada por STRAPP, por lo que debe interpretarse con cautela. En conjunto, estos resultados sugieren que, si bien la evolución del nicho hidrológico fue clave para la colonización y persistencia en ambientes hiperáridos, no constituye un motor directo de la diversificación a escala macroevolutiva. Este desacople entre diferenciación ecológica y diversificación es consistente con evidencia reciente en Cactaceae, donde la diversificación no responde a un único gradiente ambiental, sino a la interacción de múltiples factores, incluyendo variables climáticas, edáficas y rasgos funcionales (Thompson et al., 2024). En este marco, el nicho hidrológico en *Eriosyce* parece haber actuado principalmente como un filtro ecológico que condicionó qué linajes pudieron colonizar y persistir en el hiperárido, más que como un factor que incrementó directamente las tasas de especiación.

En conjunto, la colonización exitosa del hiperárido por *Eriosyce* parece depender de la interacción entre historia biogeográfica, conectividad regional y diversificación local, más que de un incremento generalizado de la diversificación neta asociado a un gradiente hidrológico simple. Los resultados apoyan un escenario en el cual la colonización del desierto hiperárido por *Eriosyce* estuvo mediada por la evolución del nicho hidrológico y por la capacidad de los linajes para explotar fuentes de agua limitadas y espacialmente heterogéneas. Sin embargo, esta diferenciación ecológica no se tradujo en un aumento generalizado de la diversificación, lo que sugiere que la historia macroevolutiva del género estuvo determinada principalmente por procesos espaciales como colonización, conectividad y diversificación in situ más que por la acción directa de un gradiente hidrológico sobre las tasas de diversificación.

Desde una perspectiva de conservación, el Atacama costero hiperárido emerge como un núcleo evolutivo relevante por concentrar linajes con establecimiento prolongado y radiaciones regionales, además de mantener conectividad histórica con dominios mediterráneos e interiores; la pérdida o fragmentación de estos hábitats podría comprometer la diversidad filogenética y funcional del género. Estudios futuros podrían incorporar variables edáficas y microclimáticas, evaluar predictores adicionales de diversificación (por ejemplo, amplitud térmica diaria, textura del suelo y tamaño de rango) y explorar modelos estratificados temporalmente que integren cambios del paisaje y del clima.

4.1 Referencias

Guerrero, P. C., Rosas, M., Arroyo, M. T. K., & Wiens, J. J. (2013). Evolutionary lag times and recent origin of the biota of an ancient desert (Atacama-Sechura). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(28), 11469-11474.

Luebert, F., & Wen, J. (2008). Phylogenetic analysis and evolutionary diversification of *Heliotropium* sect. *Cochranea* (Heliotropiaceae) in the Atacama Desert. *Systematic Botany*, 33(2), 390-402.

Mooney, H. A., Gulmon, S. L., Ehleringer, J., & Rundel, P. W. (1980). Atmospheric water uptake by an Atacama Desert shrub. *Science*, 209(4457), 693-694.

Rundel, P. W., Palma, B., Dillon, M. O., Mooney, H. A., Gulmon, S. L., & Ehleringer, J. R. (1991). The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso*, 13(1), 1-49.

Thompson, J. B., Hernández-Hernández, T., Keeling, G., Vásquez-Cruz, M., & Priest, N. K. (2024). Identifying the multiple drivers of cactus diversification. *Nature Communications*, 15, 7282.