



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

**DIVERSIFICACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE *LEUCOSTELE*
(CACTACEAE) EN EL OCCIDENTE DE SUDAMÉRICA: FILOGENIA,
BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA Y ESTRUCTURACIÓN GENÓMICA**

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

Por: José Angel García Beltrán
Profesor guía: Dr. Pablo C. Guerrero

Concepción, Chile
2026

A Mima, por la luz desde el cielo

AGRADECIMIENTOS

A los proyectos FONDECYT 1211441 y 1251142, ANID/PIA BASAL FB210006, ANID-Millennium Science Initiative Program ICN2021_002 y XPP Extinction Prevention Program, a la Beca de Doctorado Nacional ANID DN21200339 y a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción, por el financiamiento y respaldo de esta investigación.

A mi tutor, el Dr. Pablo Guerrero, por recibirme en su laboratorio y guiarme en este proceso. Le agradezco profundamente su confianza, consejos, enseñanzas y el apoyo entregado en cada etapa de esta investigación.

A Sandy Toledo, mi hermano, por cada terreno, cada análisis, la paciencia y el equipo que somos. Gracias por recorrer conmigo este camino (y el que falta), por hacerlo siempre más expedito y por todo lo aprendido de él.

A María Paz Melo, por su apoyo con los análisis y el impulso que significó su ayuda. A Anita Cisternas, por sus consejos, revisiones y por todo lo aprendido de ella. A Marcelo Rosas, por el muestreo inicial, las coordenadas y mediciones de *Leucostele*. A Heidy Villalobos, por aclarar nuestras dudas y orientarnos siempre en los análisis filogenéticos. A Camila Neder por sus sugerencias y disposición en todo momento.

A los miembros de mi comisión evaluadora, Dr. Oscar Toro, Dr. Patricio López y Dr. Lucas Majure, por su tiempo, sugerencias y comentarios durante las distintas etapas de este proceso. A Lucas, además, por su apoyo y colaboración constante, desde antes de entrar al doctorado hasta su ayuda en el procesamiento de las secuencias.

Al Herbario CONC de la Universidad de Concepción, especialmente a Alicia Marticorena, por recibir los especímenes de referencia de las poblaciones de *Leucostele* incluidas en el estudio.

A Annia González, Angélica Villalobo, Javiera Farías, Aron Cádiz, Beatriz Meriño y Catalina Escobar, por su ayuda en el trabajo de campo o la obtención de muestras. A Felipe Galleguillos, Fabián Figueroa, Karel Vives y Micaela Conejeros, por su apoyo en el trabajo de laboratorio.

A mis compañeros del Doctorado en Sistemática y Biodiversidad, en especial a Viviana Reyes, Simón Anguita y Mario Ramos, por sus consejos filogenéticos y ayuda con análisis.

A mi familia por su apoyo incondicional en todo momento, por ser lo más grande. A mis amigos por estar siempre al tanto, por preocuparse y ocuparse, por las fuerzas y el empuje.

ÍNDICE

Resumen	1
Capítulo I: Introducción	4
1.1. Antecedentes	4
1.2. Hipótesis.....	9
1.3. Predicciones	9
1.4. Objetivos	9
1.5. Referencias	10
Capítulo II: Filogenómica y biogeografía de <i>Leucostele</i>: origen andino y diversificación en Atacama-Chile central	16
2.1. Introducción	16
2.2. Materiales y métodos	20
2.2.1. Sistema de estudio	20
2.2.2. Muestreo de taxones	21
2.2.3. Extracción del ADN, secuenciación y alineamiento	22
2.2.4. Análisis filogenético y calibración del árbol temporal.....	26
2.2.5. Biogeografía histórica.....	26
2.3. Resultados	28
2.3.1. Relaciones filogenéticas	28
2.3.2. Tiempos de divergencia y reconstrucción biogeográfica	30
2.4. Discusión.....	35
2.4.1. Relaciones filogenéticas en Trichocereinae.....	35
2.4.2. Relaciones filogenéticas al interior de <i>Leucostele</i>	36
2.4.3. Biogeografía histórica.....	39
2.5. Conclusiones	42
2.6. Referencias	42
Capítulo III: Distancia geográfica y rugosidad del paisaje determinan la divergencia y la mezcla genómica en <i>Leucostele</i> en el Desierto de Atacama-Chile central	49
3.1. Introducción	49
3.2. Materiales y métodos	51
3.2.1. Sitio de estudio	51

3.2.2.	Muestreo de taxones	52
3.2.3.	Extracción y secuenciación de ADN	56
3.2.4.	Control de calidad y análisis genético de poblaciones	56
3.3.	Resultados	58
3.3.1.	Diversidad genética	58
3.3.2.	Patrones espaciales de estructura genómica y mezcla.....	58
3.3.3.	Diferenciación genética	65
3.4.	Discusión.....	67
3.4.1.	Estructura genética y divergencia.....	67
3.4.2.	Mezcla y contacto secundario.....	68
3.4.3.	Implicaciones para la conservación.....	71
3.5.	Conclusiones	72
3.6.	Referencias	73
Capítulo IV: Discusión general		83
4.1.	Origen del linaje y reorganización espacial temprana	83
4.2.	Radiación en el Desierto de Atacama y expansión posterior hacia Chile central	84
4.3.	Divergencia y mezcla genómica en el Desierto de Atacama-Chile central.....	86
4.4.	Cumplimiento de la hipótesis.....	88
4.5.	Implicaciones taxonómicas	88
4.6.	Implicaciones generales	89

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 2.1. Reseña histórica de la delimitación taxonómica en <i>Leucostele</i>	21
Tabla 2.2. Muestras de <i>Leucostele</i> y grupos externos incluidos en el análisis filogenético. Se indica la codificación de áreas utilizada para la reconstrucción biogeográfica de <i>Leucostele</i> : (A) Puna occidental, (B) Puna oriental, (C) Monte-Yungas, (D) Desierto de Atacama, (E) Chile central-norte y (F) Chile central-sur. Entre las localidades muestreadas, se señalan con un asterisco las localidades tipo de los nombres de <i>Leucostele</i>	23
Tabla 2.3. Modelos de reconstrucción de las áreas ancestrales de <i>Leucostele</i>	31
Tabla 2.4. Edades de la corona e intervalos de densidad posterior máxima (HPD) del 95 % de los clados de <i>Leucostele</i> y los grupos externos según el árbol filogenético calibrado en el tiempo obtenido mediante inferencia bayesiana en BEAST	32
Tabla 2.5. Resumen de los recuentos del mapeo estocástico biogeográfico (BSM; n = 50) para <i>Leucostele</i> usando el modelo BAYAREALIKE+J. Se presentan los números medios de los distintos tipos de eventos estimados, junto con sus desviaciones estándar (SD), la sumatoria del evento en los 50 árboles y el porcentaje respecto del total de eventos	34
Tabla 3.1. Poblaciones incluidas en el estudio genético poblacional de <i>Leucostele</i> en el Desierto de Atacama y Chile central. Los ejemplares testigos se depositaron en el Herbario de la Universidad de Concepción (CONC).....	55
Tabla 3.2. Diversidad genética y estadísticos de ligamiento para 20 poblaciones de <i>Leucostele</i> en el Desierto de Atacama y Chile central. Para cada población se refiere el número de alelos (N); número efectivo de alelos (Ne); heterocigosidad esperada (He); heterocigosidad observada (Ho); coeficiente de endogamia (F_{IS}); el índice de Simpson (λ), una medida de la diversidad genética; y el índice estandarizado multilocus de desequilibrio de ligamiento (\bar{r}_d)	59
Tabla 3.3. Entropía media de mezcla, rugosidad topográfica en el centroide de cada población y distancia geográfica media respecto de todas las demás poblaciones para 20 poblaciones de <i>Leucostele</i> en el Desierto de Atacama y Chile central	64

Tabla 3.4. Matriz de comparación por pares de la distancia genética (F_{ST} ; debajo de la diagonal) y la distancia geográfica (km; encima de la diagonal) entre poblaciones de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central66

Figura 2.1. A. Localidades de *Leucostele* muestreadas en el estudio y registros de presencia de los taxones según Albesiano (2012, 2015), Kiesling *et al.* (2008, 2014) y García-Beltrán *et al.* (2026). B. Delimitación de las áreas utilizadas para la reconstrucción biogeográfica de *Leucostele* según provincias biogeográficas, unidades climáticas y los patrones de distribución del género25

Figura 2.2. Árbol filogenético de *Leucostele*, calibrado en el tiempo y obtenido mediante inferencia bayesiana a partir de una matriz plastidial de 118.985 pb en BEAST. La probabilidad posterior de todos los nodos fue 1. Los valores indicados en los nodos corresponden a las edades estimadas de divergencia (en Ma) y las barras horizontales y el intervalo de máxima densidad posterior del 95 %. La barra de escala inferior indica el tiempo antes del presente... 29

Figura 2.3. Reconstrucción biogeográfica de las áreas ancestrales más probables de *Leucostele* según el modelo BAYAREALIKE+J. Los gráficos circulares en los nodos representan las probabilidades marginales de rangos ancestrales, y los colores corresponden a las áreas geográficas indicadas en la leyenda: (A) Puna occidental, (B) Puna oriental, (C) Monte-Yungas, (D) Desierto de Atacama, (E) Chile central-norte y (F) Chile central-sur.....33

Figura 2.4. Eventos de dispersión inferidos a partir del mapeo estocástico biogeográfico (BSM) de *Leucostele*. Los nodos representan las áreas geográficas (A-F) y las flechas indican la dirección de las transiciones entre áreas, los valores sobre las flechas 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 representan ganancias de rango a lo largo de ramas. Los colores corresponden a las áreas geográficas indicadas en la leyenda: (A) Puna occidental, (B) Puna oriental, (C) Monte-Yungas, (D) Desierto de Atacama, (E) Chile central-norte y (F) Chile central-sur35

Figura 3.1. Diversidad taxonómica y morfológica de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central: *L. deserticola* en Taltal (A) y Valle de Los Choros (B), *L. chiloensis* subsp. *panhoplites* en Mina Algarrobo (C), *L. nigripilis* en el Norte de La Serena (D), *L. pectinifera* en Andacollo (E), *L. faundezii* en Coyuntagua (F), *L. bolligeriana* en Pichilemu (G), *L. chiloensis* subsp. *borealis* en el Valle del Elqui (H), *L. skottsbergii* en Puerto Oscuro (I), *L. chiloensis* subsp. *eburneus* en Quelón (J), *L. litoralis* en Pichidanguí (K), *L. chiloensis* subsp.

chiloensis en río San Francisco (L), *L. chiloensis* subsp. *australis* en Las Chilcas (M), Valle de Tinguiririca-Villa Prat (N) y Litueche (Ñ)53

Figura 3.2. Diseño de muestreo de poblaciones de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central (~ 1 200 km). La figura muestra la distribución de las 20 poblaciones sobre un gradiente de rugosidad del terreno estimado mediante el índice de rugosidad de Riley (tonos claros = relieve liso; tonos oscuros = relieve accidentado). Los círculos indican las poblaciones muestreadas, y el tamaño de cada símbolo es proporcional al número de individuos genotipados retenidos tras el filtrado54

Figura 3.3. Estructura poblacional y coeficientes de ascendencia de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central, inferida a partir de 151 individuos y 9 397 SNPs mediante TESS3, utilizando el número óptimo de grupos genéticos sugerido por la validación cruzada de entropía ($K = 10$). Cada color representa un grupo genético, identificado con números romanos, así como las poblaciones incluidas en cada grupo. Poblaciones: TAL (Taltal), AVV (Quebrada Agua Verde), MAL (Mina Algarrobo), CHV (Valle de Los Choros), NSE (Norte de La Serena), ELQ (Valle del Elqui), AND (Andacollo), CAR (Las Cardas), PBL (Peña Blanca), POS (Puerto Oscuro), QLN (Quelón), COY (Coyuntagua), PDG (Pichidangui), PUT (Valle de Putaendo), CHI (Las Chilcas), FCO (Río San Francisco), CPL (Valle de Cachapoal), TNG-VP (Valle de Tinguiririca-Villa Prat), LIT (Litueche), PLM (Pichilemu).....61

Figura 3.4. Interpolación espacial de los coeficientes de ascendencia poblacional en *Leucostele* a lo largo de la distribución geográfica de los 151 genotipos y 9 397 SNPs analizados mediante TESS3 en el Desierto de Atacama y Chile central. Los grupos genéticos se representan con la misma codificación de colores utilizada en la figura de estructura poblacional. Cada color representa un grupo genético tal como en la Figura 3.3.....62

Figura 3.5. Estructura poblacional de las poblaciones de *Leucostele* en el desierto de Atacama y el centro de Chile, basada en el análisis de 151 individuos utilizando 9 397 SNPs, revelado por un análisis discriminante de componentes principales (DAPC) usando el número de grupos genéticos $K = 10$. Poblaciones: TAL (Taltal), AVV (Quebrada Agua Verde), MAL (Mina Algarrobo), CHV (Valle de Los Choros), NSE (Norte de La Serena), ELQ (Valle del Elqui), AND (Andacollo), CAR (Las Cardas), PBL (Peña Blanca), POS (Puerto Oscuro), QLN (Quelón), COY (Coyuntagua), PDG (Pichidangui), PUT (Valle de Putaendo), CHI (Las Chilcas), FCO (Río San Francisco), CPL (Valle de Cachapoal), TNG-VP (Valle de Tinguiririca-Villa Prat), LIT (Litueche), PLM (Pichilemu).....63

Figura 3.6. Diferenciación genética por pares entre poblaciones de *Leucostele* en función de las distancias geográficas en el Desierto de Atacama y Chile central65

Figura 4.1. Propuesta de delimitación taxonómica al interior de *Leucostele* según la integración de los resultados de esta tesis (reconstrucción filogenética y estructura genética espacial mediante TESS3), en comparación con las delimitaciones planteadas por Hunt (2006, 2016; bajo *Echinopsis*), Albesiano (2012, 2015, bajo *Trichocereus*), Schlumpberger (2021) y Walter & Guerrero (2022). Se señalan en negritas aquellos taxones que como delimitados en los diferentes tratamientos resultan polifiléticos según la filogenia reconstruida.....90

RESUMEN

Comprender cómo se originan, diversifican y estructuran espacialmente los linajes en ambientes áridos y topográficamente complejos constituye una pregunta central en biología evolutiva. En estos sistemas, la distribución de los organismos suele estar determinada por la discontinuidad de hábitats favorables, la heterogeneidad ambiental, la rugosidad del paisaje y los cambios históricos en la conectividad entre poblaciones. En el occidente sudamericano, el sistema conformado por los Andes, el Desierto de Atacama y Chile central representa un escenario particularmente adecuado para evaluar estos procesos, debido a la combinación de aridez extrema, gradientes climáticos pronunciados, valles transversales, cordones montañosos, cuencas interiores y una elevada concentración de linajes endémicos. Dentro de este contexto, *Leucosteles* constituye un modelo de estudio especialmente informativo, ya que corresponde a un género de cactus columnares de la subtribu Trichocereinae distribuido desde el sistema andino del noreste de Chile, sur de Bolivia y noroeste de Argentina hasta el Desierto de Atacama y Chile central. Sin embargo, la historia evolutiva del género ha permanecido insuficientemente resuelta debido a la incertidumbre sobre su monofilia, sus relaciones internas, su delimitación taxonómica, su origen geográfico y los procesos espaciales que habrían favorecido su diversificación.

En esta tesis se evaluó la hipótesis de que *Leucosteles* constituye un linaje con centro de origen en el sistema altoandino, cuya dispersión y colonización posterior del gradiente Desierto de Atacama-Chile central habría determinado su principal diversificación, favorecida por la interacción entre aislamiento geográfico y rugosidad topográfica. Bajo esta hipótesis, se predijo que la reconstrucción filogenética y biogeográfica mostraría pocos eventos de transición hacia el Desierto de Atacama-Chile central, seguidos por múltiples divergencias internas dentro de ella. Además, si el aislamiento geográfico y la rugosidad topográfica promovieron el aislamiento genético y la divergencia en *Leucosteles*, las especies estrechamente relacionadas mostrarían altos niveles de estructuración genómica; aunque, si el aislamiento genético solo se alcanzó de forma incipiente, las poblaciones ubicadas en áreas de contacto secundario deberían exhibir mezcla genética y alta incertidumbre ancestral. Para evaluar estas predicciones, se integraron dos escalas complementarias de análisis: una aproximación filogenómica, temporal y biogeográfica a nivel del género, y una aproximación genómico-poblacional orientada a evaluar diferenciación, estructura espacial y mezcla genética a lo largo del gradiente Atacama-Chile central.

En primer lugar, se reconstruyó la filogenia molecular de *Leucosteles* a partir de una matriz plastidial obtenida mediante *genome skimming*, se estimaron los tiempos de divergencia entre linajes mediante inferencia bayesiana y se infirieron las áreas ancestrales mediante modelos de biogeografía histórica. Los resultados recuperaron a *Leucosteles* como un linaje monofilético y evolutivamente independiente dentro de Trichocereinae, hermano de *Harrisia* y claramente diferenciado de *Trichocereus* s.str., lo que proporciona una base filogenómica sólida para estabilizar la delimitación genérica del grupo. La datación molecular indicó que la edad corona de *Leucosteles* se sitúa alrededor de 3.03 Ma, durante el Plioceno tardío, y que *L. atacamensis* corresponde al linaje más tempranamente divergente. La reconstrucción biogeográfica sugiere que la fase basal del género estuvo asociada a un contexto andino-oriental, principalmente vinculado a la Puna oriental y el Monte-Yungas, antes de una reorganización espacial posterior hacia el Desierto de Atacama y Chile central.

La historia biogeográfica inferida indica que la diversificación de *Leucosteles* no corresponde a una expansión lineal simple desde un único centro, sino a una secuencia de colonización, persistencia, diversificación regional y cambios de rango entre áreas. El mapeo estocástico biogeográfico recuperó un predominio de procesos cladogenéticos, principalmente eventos de simpatria y eventos fundador, con una fuerte concentración de eventos dentro del Desierto de Atacama y una contribución secundaria de Chile central-sur. Este patrón es consistente con una diversificación regional en el núcleo atacameño, seguida por expansiones hacia Chile central-norte, Chile central-sur y áreas andinas orientales. En conjunto, los resultados del capítulo filogenómico-biogeográfico apoyan la idea de un origen basal andino para el género, pero muestran que la mayor reorganización espacial y diversificación ocurrió posteriormente en el dominio árido y mediterráneo occidental del Desierto de Atacama-Chile central.

En segundo lugar, se evaluaron los patrones genómicos de diferenciación, estructura poblacional y mezcla genética de *Leucosteles* a lo largo del gradiente Desierto de Atacama-Chile central. Para ello, se analizaron 151 individuos pertenecientes a 20 poblaciones mediante 9 397 SNPs, considerando la distribución geográfica de las poblaciones y la rugosidad topográfica del paisaje. Los análisis de estructura genética identificaron diez grupos genéticos diferenciados latitudinalmente, lo que evidencia una fuerte estructuración genómica a lo largo del gradiente. Además, se detectó un patrón robusto de aislamiento por distancia, consistente con la influencia de la separación espacial, la aridez extrema y las barreras topográficas en la restricción del flujo génico entre poblaciones. Esta estructura fue particularmente marcada en el sector hiperárido entre Taltal y La Serena, donde el relieve escarpado y las condiciones ambientales extremas probablemente han favorecido la fragmentación poblacional y la divergencia genómica.

Sin embargo, los límites genéticos entre poblaciones y linajes no fueron completamente rígidos. La presencia de poblaciones con alta entropía ancestral, especialmente en áreas de menor rugosidad y mayor proximidad espacial, sugiere que el contacto secundario, la introgresión y la conectividad parcial continúan influyendo en la diversidad genética del género. Este patrón fue especialmente evidente en sectores del corredor central, donde algunas poblaciones cercanas mostraron mayor cohesión genética y señales de mezcla. La discordancia entre los grupos genéticos y algunas delimitaciones morfológicas tradicionales indica que la evolución de *Leucostele* ha estado influida por procesos de especiación incipiente, hibridación recurrente y evolución reticulada, lo que contribuye a explicar la complejidad taxonómica históricamente asociada al género.

En conjunto, esta tesis apoya un escenario evolutivo en el que *Leucostele* se originó en un contexto andino y posteriormente colonizó el gradiente Desierto de Atacama-Chile central, donde ocurrió la mayor parte de su diversificación. La interacción entre aislamiento geográfico, rugosidad topográfica y heterogeneidad ambiental habría favorecido la divergencia entre linajes, mientras que la persistencia de zonas de contacto y conectividad parcial permitió episodios de mezcla genética e introgresión. Por tanto, la historia evolutiva de *Leucostele* no responde a un modelo de aislamiento permanente ni a una expansión geográfica simple, sino a una dinámica compleja de colonización, diversificación regional, fragmentación espacial, divergencia genómica y reconexión parcial. Estos resultados posicionan a *Leucostele* como un modelo relevante para comprender cómo los paisajes áridos y topográficamente heterogéneos pueden actuar simultáneamente como escenarios de diversificación, barreras al flujo génico y corredores episódicos de contacto secundario. Además, los hallazgos tienen implicancias taxonómicas y de conservación, ya que muchas poblaciones representan unidades evolutivas discretas, mientras que las zonas de mezcla constituyen reservorios importantes de diversidad genética e historia evolutiva compartida.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1.1. ANTECEDENTES

Comprender cómo se originan y se estructuran espacialmente los linajes constituye uno de los problemas centrales de la biología evolutiva (Ricklefs, 2007; Morlon, 2014). En términos macroevolutivos, la diversidad observada en un clado depende no solo del tiempo transcurrido desde su origen, sino también de la interacción entre tasas de especiación y extinción, capacidad de dispersión y oportunidades de colonización de nuevos espacios geográficos (Futuyma & Kirkpatrick, 2023; Moen & Wiens, 2017). En este sentido, las regiones áridas y montañosas resultan especialmente informativas, porque la distribución de los organismos suele estar condicionada por una marcada heterogeneidad espacial del hábitat, por la discontinuidad de las áreas favorables y por una historia climática capaz de modificar repetidamente la conectividad entre poblaciones (Hua & Wiens, 2013; Hazzi *et al.*, 2018; Evans *et al.*, 2009).

Los sistemas áridos rara vez constituyen matrices homogéneas. Por el contrario, suelen organizarse como mosaicos donde hábitats localmente aptos se encuentran separados por extensiones menos adecuadas o directamente hostiles (Fitzsimons & Michael, 2017). Cuando esta heterogeneidad ambiental se superpone a una topografía accidentada, el paisaje puede actuar simultáneamente como filtro ecológico y barrera espacial, restringiendo el flujo génico y favoreciendo la divergencia entre poblaciones (Sarkinen *et al.*, 2012; Lagomarsino *et al.*, 2016). En consecuencia, la especiación en ambientes áridos no debe entenderse únicamente como el resultado de la distancia geográfica, sino también de la forma en que el relieve, la disponibilidad hídrica y la historia ambiental compartimentalizan el espacio y modifican las oportunidades de conexión entre linajes (Axelrod, 1967; Evans *et al.*, 2009; Hua & Wiens, 2013). Esta perspectiva es coherente con los enfoques que han destacado el papel del aislamiento geográfico, la dinámica del paisaje y la heterogeneidad ambiental en la diversificación de linajes vegetales y animales en sistemas complejos (Mayr, 1947; Hazzi *et al.*, 2018).

No obstante, la divergencia en estos sistemas no necesariamente ocurre bajo un modelo de separación rígida y permanente. En tierras áridas, las fluctuaciones climáticas pueden promover ciclos de contracción y expansión de rango mediados por cambios en la disponibilidad de agua más que por glaciación directa, aislando poblaciones durante ciertos

periodos y restableciendo conectividad durante otros (Hewitt, 1996, 2000; Tarasov *et al.*, 2000; Médail & Diadema, 2009; Birks, 2019). De este modo, la historia evolutiva de muchos linajes áridos puede reflejar una dinámica en la que divergencia y contacto secundario se alternan en el tiempo. En cactus sudamericanos, por ejemplo, se ha propuesto que la inestabilidad histórica del hábitat subyace a los patrones actuales de diferenciación genética y estructura de distribución (Ossa *et al.*, 2019; Merklinger *et al.*, 2021; Meriño *et al.*, 2024).

Dentro de las plantas adaptadas a condiciones secas, Cactaceae representa uno de los linajes más notables por su diversidad, amplitud ecológica y éxito evolutivo en ambientes áridos y semiáridos (Arakaki *et al.*, 2011). En el occidente sudamericano, múltiples evidencias sitúan una parte importante de la historia temprana de la familia en la región andina de Chile y Argentina, incluyendo el Desierto de Atacama y los Andes del sur de Bolivia, área que también ha sido propuesta como centro de origen y diversificación de la subtribu Trichocereinae y de la tradicional alianza *Echinopsis* (Hernández-Hernández *et al.*, 2014). Por ello, los Andes del cono sur y los sistemas áridos asociados no solo concentran diversidad actual de cactáceas, sino que constituyen además un escenario clave para comprender la radiación de varios de sus linajes más emblemáticos (Guerrero *et al.*, 2011; Duarte *et al.*, 2014).

Esta relevancia evolutiva se ve reforzada por la complejidad sistemática que caracteriza a muchos grupos sudamericanos de Cactaceae (Guerrero *et al.*, 2019). En particular, *Echinopsis* sensu lato ha sido considerado uno de los casos más notorios de conflicto taxonómico dentro de la familia, debido a la coexistencia de alta disparidad morfológica, convergencia evolutiva y ausencia de caracteres consistentemente correlacionados con las relaciones filogenéticas (Ritz *et al.*, 2007; Schlumpberger & Renner, 2012). Como resultado, la delimitación tradicional de varios géneros columnares sudamericanos ha debido reevaluarse a partir de evidencia molecular, poniendo de relieve que la semejanza morfológica puede reflejar convergencia adaptativa antes que parentesco cercano (Guerrero *et al.*, 2019).

En este marco, la subtribu Trichocereinae constituye un grupo particularmente adecuado para estudiar la interacción entre historia espacial, diferenciación de linajes y reorganización taxonómica (de Vos *et al.*, 2025). Su asociación con ambientes áridos y andinos, junto con la concentración de diversidad en el occidente sudamericano (Hernández-Hernández *et al.*, 2014), la convierte en un sistema natural para evaluar cómo la estructura del paisaje y la historia biogeográfica regional han contribuido a la diversificación de sus géneros. En consecuencia, cualquier aproximación al origen y diversificación de linajes predominantemente chilenos dentro de esta subtribu debe situarse necesariamente dentro del contexto más amplio de la radiación andino-árida de Cactaceae.

A escala regional, el gradiente que se extiende desde el Desierto de Atacama costero hasta Chile central constituye uno de los escenarios más notables para estudiar la diversificación vegetal en el occidente sudamericano (Arroyo *et al.*, 2004; Poch *et al.*, 2024). Esta franja alberga niveles excepcionalmente altos de endemismo y combina una marcada heterogeneidad climática con una fuerte complejidad topográfica, configurando un mosaico espacial favorable para la divergencia de linajes (Arroyo *et al.*, 2004; Duarte *et al.*, 2014). El Desierto de Atacama se caracteriza por condiciones hiperáridas a áridas extremas, a menudo moduladas por la niebla costera y por refugios hidrológicos localizados, mientras Chile central presenta mayor estacionalidad y un régimen predominantemente de lluvias invernales, con transición progresiva hacia condiciones menos secas a medida que aumenta la latitud (Armesto & Martínez, 1978; Garreaud *et al.*, 2009; Luebert & Pliscoff, 2017). A pesar de estas diferencias, ambas regiones forman una continuidad espacial y ecológica a lo largo de la cual se distribuyen numerosos linajes xerofíticos, incluidos los cactus columnares de *Leucostele*.

Además de su heterogeneidad actual, este gradiente posee una historia paleoclimática compleja. Las oscilaciones del Pleistoceno y del Holoceno modificaron repetidamente la extensión relativa de ambientes áridos y méxicos en el centro-norte de Chile, promoviendo contracciones y expansiones de rango que probablemente alteraron la conectividad entre poblaciones vegetales (Heusser *et al.*, 1999; Hinojosa, 2005; Kaiser *et al.*, 2008). Adicionalmente, el margen andino occidental entre Atacama y Chile central se caracteriza por un relieve escarpado y multinivel, en el que la Cordillera de la Costa, los valles longitudinales y transversales, las cuencas interiores y los gradientes altitudinales amplifican las diferencias ambientales a corta distancia y configuran un paisaje espacialmente compartimentalizado (Garreaud *et al.*, 2010). Así, la conectividad entre poblaciones no depende únicamente de la distancia geográfica, sino también de la forma del relieve y de la distribución de los hábitats apropiados, de modo que la rugosidad topográfica puede incrementar la separación efectiva entre poblaciones incluso a distancias lineales moderadas, restringiendo la dispersión y favoreciendo la divergencia genética a lo largo del tiempo (Villalobos-Barrantes *et al.*, 2022; Mardones & Scherson, 2023).

Sin embargo, el paisaje no opera de manera uniforme sobre la conectividad biológica: mientras los sectores más abruptos y fragmentados tienden a promover aislamiento y diferenciación, las áreas menos rugosas o articuladas por corredores relativamente continuos pueden mantener o restablecer conectividad, generando episodios de contacto secundario y mezcla genética. Esta interpretación es consistente tanto con estudios realizados en Chile central, donde la complejidad topográfica ha sido asociada al origen de endemismos estrechos y a una fuerte estructuración genética entre poblaciones próximas (Villalobos-Barrantes *et al.*, 2022; Walter *et al.*, 2024), como con trabajos sobre sistemas áridos y semiáridos de Sudamérica, en los que la inestabilidad histórica del hábitat y la configuración espacial del

paisaje han sido vinculadas con procesos de diferenciación genética, restricción local de la conectividad y reconexión posterior entre linajes (Pérez *et al.*, 2006; Dillon *et al.*, 2009; Ossa *et al.*, 2019; Meriño *et al.*, 2024; García *et al.*, 2025).

Dentro de este contexto, *Leucostele* constituye un sistema de estudio particularmente informativo para analizar procesos de diversificación espacial en ambientes áridos del occidente sudamericano. Se trata de un género de cactus columnares segregado de *Echinopsis* sensu lato, el cual incluye un conjunto de especies y subespecies distribuidas a lo largo del gradiente del Desierto de Atacama a Chile central, con un componente andino adicional hacia el noreste de Chile, el sur de Bolivia y el noroeste de Argentina (Kiesling *et al.*, 2008, 2014; Albesiano, 2012). Esta distribución sugiere que el género representa un linaje con fuerte identidad biogeográfica en el occidente sudamericano. Sin embargo, su persistente incertidumbre taxonómica y filogenética han impedido interpretar de manera robusta la historia espacial del género y evaluar si su diversificación principal ocurrió en los Andes de Chile, Bolivia y Argentina o en el Desierto de Atacama y Chile central.

La historia de *Leucostele* se inserta en el amplio conflicto sistemático de *Echinopsis* s.l., donde la alta homoplasia morfológica y la convergencia adaptativa han dificultado la delimitación de grupos naturales (Schlumpberger & Renner, 2012). Muchos de los taxones actualmente reconocidos en *Leucostele* fueron transferidos a este género sin un sustento filogenético molecular específico, y la validez de varias especies y subespecies, en especial dentro del complejo de *L. chiloensis*, ha permanecido sujeta a discusión (Schlumpberger, 2012, 2021; Guerrero & Walter, 2019; Walter & Guerrero, 2022). Las filogenias previas de Cactaceae y Trichocereinae incluyeron solo una fracción reducida de los taxones actualmente asignados a *Leucostele*, produciendo topologías parciales o contradictorias respecto de su monofilia, su grupo hermano y su estructura interna (Franck *et al.*, 2013; Hernández-Hernández *et al.*, 2014; Schlumpberger & Renner, 2012).

En este marco, la principal interrogante no solo concierne al origen geográfico del género, sino también a los procesos espaciales que habrían favorecido su diversificación posterior. Dado que los Andes del noreste de Chile, el sur de Bolivia y el noroeste de Argentina constituyen el centro de origen y diversificación de la subtribu Trichocereinae y la alianza *Echinopsis* (Hernández-Hernández *et al.*, 2014), y que el Desierto de Atacama hasta Chile central concentra la mayor diversidad de *Leucostele* (Albesiano, 2012), resulta pertinente considerar la propuesta de Axelrod, según la cual la expansión a nuevas condiciones áridas puede estimular la diversificación en aquellos linajes ya adaptados a la aridez (Axelrod, 1967).

Bajo este marco, *Leucostele* se habría originado en los Andes de Chile, Bolivia y Argentina para posteriormente colonizar el Desierto de Atacama y Chile central, donde habría ocurrido la mayor parte de su diversificación, debido a las condiciones espaciales más heterogéneas que encontró una vez establecido allí, en comparación con el hábitat ancestral y relativamente más continuo de los ambientes andinos áridos. Desde esta perspectiva, la diversificación desértica-mediterránea de *Leucostele* habría sido favorecida por la combinación del aislamiento geográfico y rugosidad topográfica, ya que la complejidad del paisaje (cordones montañosos, valles transversales, cuencas interiores y fuertes gradientes altitudinales) pudo restringir el flujo génico entre poblaciones y promover su divergencia.

Sin embargo, este proceso pudo no haber ocurrido bajo un modelo de separación rígida y permanente, sino como un mosaico evolutivo con aislamiento incompleto, en el cual distintos linajes habrían experimentado grados variables de desconexión espacial: las poblaciones situadas en sectores más abruptos tendieron a permanecer más aisladas y, por ende, a divergir con mayor facilidad, mientras que aquellas distribuidas en áreas menos rugosas pudieron mantener o restablecer conectividad, generando episodios de contacto secundario y mezcla genética. Así, la gran diversificación de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central podría interpretarse como el resultado de una colonización exitosa seguida por una diversificación regional en un paisaje topográficamente complejo, donde la fragmentación espacial promovió divergencia entre linajes, pero sin impedir completamente la reconexión posterior entre algunos de ellos.

Por todo lo anterior, una aproximación integradora que combine filogenómica, estimación temporal, reconstrucción de áreas ancestrales y genómica poblacional, sustentada en un muestreo taxonómico intensivo, permitirá evaluar la historia evolutiva y biogeográfica de *Leucostele*, así como el papel del aislamiento geográfico y la heterogeneidad topográfica en la divergencia y mezcla de sus linajes, componentes complementarios de una misma dinámica evolutiva.

Para dilucidar los mecanismos de diversificación espacio-temporal de *Leucostele* en los Andes de Chile, Bolivia y Argentina y en el gradiente Desierto de Atacama-Chile central, esta tesis se estructura en dos capítulos de investigación complementarios. El Capítulo II reconstruye la filogenia molecular del género mediante datos filogenómicos, estima los tiempos de divergencia entre sus linajes e infiere sus áreas ancestrales, con el fin de evaluar si *Leucostele* corresponde a un linaje con origen andino cuya colonización posterior del Desierto de Atacama y Chile central estuvo seguida por la mayor parte de su diversificación en esta región. El Capítulo III examina los patrones genómicos de diferenciación y estructura poblacional a lo largo del gradiente Atacama-Chile central, evaluando si la distancia geográfica y la rugosidad topográfica han restringido el flujo génico entre poblaciones y favorecido la

divergencia de linajes; asimismo, determina si en sectores de conectividad parcial o contacto secundario persisten señales de mezcla genética e incertidumbre ancestral, consistentes con un escenario de aislamiento incompleto.

1.2. HIPÓTESIS

Dado que los Andes del noreste de Chile, el sur de Bolivia y el noroeste de Argentina constituyen el principal centro de origen y diversificación de la subtribu *Trichocereinae* y alianza *Echinopsis*, y que el Desierto de Atacama y Chile central concentran la mayor diversidad de *Leucostele*, se plantea que el género constituye un linaje con origen en el sistema andino, cuya dispersión y colonización posterior del gradiente desértico-mediterráneo habría determinado su principal diversificación. En este escenario, la interacción entre el aislamiento geográfico y la rugosidad topográfica habrían restringido el flujo génico entre poblaciones y promovido la formación de linajes divergentes.

1.3. PREDICCIONES

Predicción 1

Si la principal diversificación de *Leucostele* ocurrió en el Desierto de Atacama-Chile central, la reconstrucción filogenética y biogeográfica del género debería mostrar pocos eventos de transición hacia esta región, seguidos por múltiples divergencias internas dentro de ella. Por el contrario, si la filogenia revela múltiples divergencias profundas concentradas en los Andes del noreste de Chile, el sur de Bolivia y el noroeste de Argentina, la hipótesis de una diversificación principal en el Desierto de Atacama y Chile central quedaría debilitada.

Predicción 2

Si el aislamiento geográfico y la rugosidad topográfica en el Desierto de Atacama y Chile central promovieron el aislamiento genético y la divergencia en *Leucostele*, las especies estrechamente relacionadas mostrarán altos niveles de estructuración genómica. En caso contrario, si el aislamiento genético solo se logró de forma incipiente, las poblaciones ubicadas en áreas de contacto secundario mostrarían una mezcla genética con alta incertidumbre ancestral.

1.4. OBJETIVOS

Objetivo general

Dilucidar la historia de origen y mecanismos de diversificación espacio-temporal de *Leucostele*, así como su estructuración genómica en el Desierto de Atacama y Chile central.

Objetivos específicos

1. Reconstruir una filogenia molecular para el género *Leucostele* con base en el genoma del cloroplasto.
2. Estimar los tiempos de divergencia entre los linajes que componen *Leucostele*.
3. Inferir los rangos ancestrales y la historia de dispersión del género.
4. Dilucidar los patrones genómicos de diferenciación y estructura poblacional de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central.
5. Evaluar el efecto del aislamiento geográfico y la heterogeneidad topográfica en la divergencia y la mezcla genómica en el Desierto de Atacama y Chile central.

1.5. REFERENCIAS

- Albesiano S. 2012. A new taxonomic treatment of the genus *Trichocereus* (Cactaceae) in Chile. *Haseltonia* 18: 116-139. <https://doi.org/10.2985/026.018.0114>
- Arakaki M, Christin PA, Nyffeler R, Lendel A, Eggli U, Ogburn RM, Spriggs E, Moore MJ, Edwards EJ. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108(20): 8379-8384. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100628108>
- Armesto JJ, Martínez JA. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the Mediterranean region of Chile. *The Journal of Ecology* 66(3): 881-889. <https://doi.org/10.2307/2259301>
- Arroyo MTK, Marquet P, Marticorena C, Simonetti J, Cavieres L, Squeo FA, Rozzi R. 2004. Chilean winter rainfall-Valdivian forest. En: Mittermeier RA, Robles P, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier C, Lamoreux J, da Fonseca GAB, eds. *Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. México D.F.: CEMEX, 99-103.
- Axelrod DI. 1967. Drought, diastrophism, and quantum evolution. *Evolution* 21(2): 201-209. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1967.tb00149.x>
- Birks HJB. 2019. Contributions of Quaternary botany to modern ecology and biogeography. *Plant Ecology and Diversity* 12: 189-385. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1646831>
- Böhnert T, Luebert F, Merklinger FF, Harpke D, Stoll A, Schneider JV, Blattner FR, Quandt D, Weigend M. 2022. Plant migration under long-lasting hyperaridity - phylogenomics

unravels recent biogeographic history in one of the oldest deserts on Earth. *New Phytologist* 234: 1863-1875. <https://doi.org/10.1111/nph.18082>

de Vos JM, Eggli U, Nyffeler R, Larridon I, McGinnie C, Epitawalage N, Maurin O, Forest F, Baker WJ. 2025. Phylogenomics and classification of Cactaceae based on hundreds of nuclear genes. *Plant Systematics and Evolution* 311(5): 28. <https://doi.org/10.1007/s00606-025-01948-z>

Dillon MO, Tu T, Xie L, Quipuscoa 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. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00040.x>

Duarte M, Guerrero PC, Carvallo G, Bustamante RO. 2014. Conservation network design for endemic cacti under taxonomic uncertainty. *Biological Conservation* 176: 236-242. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.05.028>

Evans ME, Smith SA, Flynn RS, Donoghue MJ. 2009. Climate, niche evolution, and diversification of the “bird-cage” evening primroses (*Oenothera*, sections *Anogra* and *Kleinia*). *The American Naturalist* 173(2): 225-240. <https://doi.org/10.1086/595757>

Fitzsimons JA, Michael DR. 2017. Rocky outcrops: A hard road in the conservation of critical habitats. *Biological Conservation* 211: 36-44. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.019>

Franck AR, Cochrane BJ, Garey JR. 2013. Phylogeny, biogeography, and infrageneric classification of *Harrisia* (Cactaceae). *Systematic Botany* 38(1): 210-223. <https://doi.org/10.1600/036364413X662105>

Futuyma D, Kirkpatrick M. 2023. *Evolution*. 5ta ed. Sunderland: Sinauer Associates.

García N, Fuentes-Castillo T, Román MJ, Folk RA. 2025. Revealing speciation mechanisms across endemic southern Andean lilies (*Phycella*, Hippeastreae, Amaryllidaceae) in the Chilean biodiversity hotspot. *Molecular Ecology* e70050. <https://doi.org/10.1111/mec.70050>

Garreaud RD, Molina A, Farias M. 2010. Andean uplift, ocean cooling and Atacama hyperaridity: A climate modeling perspective. *Earth and Planetary Science Letters* 292: 39-50. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2010.01.017>

- Garreaud RD, Vuille M, Compagnucci R, Marengo J. 2009. Present-day South American climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281(3-4): 180-195. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.10.032>
- Guerrero PC, Durán AP, Walter HE. 2011. Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama Desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments* 75: 991-997. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.036>
- Guerrero PC, Majure LC, Cornejo-Romero A, Hernández-Hernández T. 2019. Phylogenetic relationships and evolutionary trends in the cactus family. *Journal of Heredity* 110: 4-21. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy064>
- Guerrero PC, Walter HE. 2019. Nomenclatural novelties and a new species in Chilean Cactaceae. *Phytotaxa* 392(1): 89-92. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.392.1.11>
- Hazzi NA, Moreno JS, Ortiz-Movliav C, Palacio RD. 2018. Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115(31): 7985-7990. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803908115>
- Hernández-Hernández T, Brown JW, Schlumpberger BO, Eguiarte LE, Magallón S. 2014. Beyond aridification: Multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytologist* 202: 1382-1397. <https://doi.org/10.1111/nph.12752>
- Hewitt GM. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58(3): 247-276. <https://doi.org/10.1006/bijl.1996.0035>
- Hewitt GM. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Heusser CJ, Heusser LE, Lowell TV. 1999. Paleoecology of the southern Chilean Lake District - Isla Grande de Chiloé during middle-Late Llanquihue glaciation and deglaciation. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography* 81A: 231-284. <https://doi.org/10.1111/j.0435-3676.1999.00058.x>

- Hinojosa F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile* 32: 95-115. <https://doi.org/10.4067/S0716-02082005000100006>
- Hua X, Wiens JJ. 2013. How does climate influence speciation? *The American Naturalist* 182(1): 1-12. <https://doi.org/10.1086/670690>
- Kaiser J, Schefuß E, Lamy F, Mohtadi M, Hebbeln D. 2008. Glacial to Holocene changes in sea surface temperature and coastal vegetation in north central Chile: High versus low latitude forcing. *Quaternary Science Reviews* 27: 2064-2075. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.08.025>
- Kiesling R, Larocca J, Faúndez L, Metzging D, Albesiano S. 2008. Cactaceae. En: Zuloaga FO, Morrone O, Belgrano MJ, eds. *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 107: 1715-1830.
- Kiesling R, Oakley L, Metzging D, Muruaga N, Albesiano S, Korotkova N, Huaylla L, Quispe N. 2014. Cactaceae. En: Jørgensen PM, Nee MH, Beck SG, eds. *Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia*. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 443-471.
- Lagomarsino LP, Condamine FL, Antonelli A, Mulch A, Davis CC. 2016. The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *New Phytologist* 210(4): 1430-1442. <https://doi.org/10.1111/nph.13920>
- Luebert F, Pliscoff PA. 2017. *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. 2da ed. Santiago: Editorial Universitaria.
- Mardones D, Scherson RA. 2023. Hotspots within a hotspot: Evolutionary measures unveil interesting biogeographic patterns in threatened coastal forests in Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society* 202(4): 433-448. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boad002>
- Mayr E. 1947. Ecological factors in speciation. *Evolution* 1(4): 263-288. <https://doi.org/10.2307/2405327>
- Médail F, Diadema K. 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean basin. *Journal of Biogeography* 36: 1333-1345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02051.x>

- Merklinger FF, Zheng Y, Luebert F, Harpke D, Böhnert T, Stoll A, Koch MA, Blattner FR, Wiehe T, Quandt D. 2020. Population genomics of *Tillandsia landbeckii* reveals unbalanced genetic diversity and founder effects in the Atacama Desert. *Global and Planetary Change* 184: 103076. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.103076>
- Merklinger FF, 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: 184-199. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1608>
- Meriño BM, Villalobos-Barrantes HM, Guerrero PC. 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): 651-662. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae087>
- Moen DS, Wiens JJ. 2017. Microhabitat and climatic niche change explain patterns of diversification among frog families. *The American Naturalist* 190(1): 29-44. <https://doi.org/10.1086/692065>
- Morlon H. 2014. Phylogenetic approaches for studying diversification. *Ecology Letters* 17(4): 508-525. <https://doi.org/10.1111/ele.12251>
- Ossa CG, Montenegro P, Larridon I, Pérez F. 2019. Response of xerophytic plants to glacial cycles in southern South America. *Annals of Botany* 124: 15-26. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy235>
- Pérez F, Arroyo MTK, Medel R, Hershkovitz MA. 2006. Ancestral reconstruction of flower morphology and pollination systems in *Schizanthus* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 93(7): 1029-1038. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.7.1029>
- Poch P, Poulin E, Pérez MF, Peralta G, Hinojosa LF. 2024. Spatial patterns of congruence or mismatch between taxonomic, functional, and phylogenetic diversity and endemism of perennial flora along the aridity gradient of Chile. *Frontiers in Plant Science* 15: 1418673. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1418673>
- Ricklefs RE. 2007. Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in Ecology & Evolution* 22(11): 601-610. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.013>
- Ritz CM, Martins L, Mecklenburg R, Goremykin V, Hellwig FH. 2007. The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of

paleogeography on the evolution of South American mountain cacti. *American Journal of Botany* 94: 1321-1332. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.8.1321>

Schlumpberger BO. 2012. New combinations in the *Echinopsis* alliance. *Cactaceae Systematics Initiatives* 28: 29-31.

Schlumpberger BO, Renner SS. 2012. Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (Cactaceae): Polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. *American Journal of Botany* 99: 1335-1349. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100288>

Schlumpberger BO. 2021. Revisions of *Acanthocalycium*, *Echinopsis*, *Leucostele*, *Lobivia*, *Reicheocactus*, *Setiechinopsis*, *Soehrensia*, and *Trichocereus*. En: Korotkova N, Aquino D, Arias S, Eggli U, Franck A, Gómez-Hinostrosa C, Guerrero PC, Hernández HM, Kohlbecker A, Köhler M, Luther K, Majure LC, Müller A, Metzling D, Nyffeler R, Sánchez D, Schlumpberger B, Berendsohn WG. Cactaceae at Caryophyllales.org - a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia* 51: 251-270. <https://doi.org/10.3372/wi.51.51208>

Särkinen T, Pennington RT, Lavin M, Simon MF, Hughes CE. 2012. Evolutionary islands in the Andes: Persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography* 39(5): 884-900. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02644.x>

Tarasov PE, Volkova VS, Webb T, Bykova GV, Dorofeyuk NI, Kvavadze EV, Osipova IM, Panova NK, Sevastyanov DV. 2000. Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia. *Journal of Biogeography* 27: 609-620. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00429.x>

Villalobos-Barrantes HM, Meriño BM, Walter HE, Guerrero PC. 2022. Independent evolutionary lineages in a globular cactus species complex reveals hidden diversity in a Central Chile biodiversity hotspot. *Genes* 13(2): 240. <https://doi.org/10.3390/genes13020240>

Walter HE, Guerrero PC. 2022. Towards a unified taxonomic catalogue for the Chilean cacti: Assembling molecular systematics and classical taxonomy. *Phytotaxa* 550(2): 79-98. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.550.2.1>

CAPÍTULO II

FILOGENÓMICA Y BIOGEOGRAFÍA DE *LEUCOSTELE*: ORIGEN ANDINO Y DIVERSIFICACIÓN EN ATACAMA-CHILE CENTRAL

2.1. INTRODUCCIÓN

Cactaceae constituye uno de los linajes más diversos de plantas suculentas y su área más probable de origen se sitúa en la región andina de Chile y Argentina, incluyendo el desierto de Atacama y los Andes del sur de Bolivia (Hernández-Hernández *et al.*, 2014). Esta misma región ha sido propuesta además como el área más probable de origen de la subtribu Trichocereinae (Hernández-Hernández *et al.*, 2014), dentro de la cual se ubica la tradicional alianza *Echinopsis* Zucc. En consecuencia, los Andes del cono sur y los sistemas áridos asociados no solo representan un centro actual de diversidad de cactáceas, sino también un escenario evolutivo clave para comprender la radiación de varios de sus linajes más emblemáticos.

En el occidente sudamericano, la interacción entre la Cordillera de los Andes, el Desierto de Atacama y Chile central ha configurado un sistema árido-semiárido-mediterráneo con una marcada estructuración espacial de la diversidad evolutiva de la flora vascular chilena (Scherson *et al.*, 2017), lo que lo convierte en un escenario particularmente adecuado para estudiar procesos de diversificación vegetal. Esta región combina aridez de larga duración, fuertes gradientes latitudinales y altitudinales, influencia de la niebla costera, estacionalidad mediterránea hacia el sur y una marcada heterogeneidad topográfica asociada a la Cordillera de los Andes, la Cordillera de la Costa, los valles transversales y las cuencas interiores (Garreaud *et al.*, 2009, 2010; Luebert & Pliscoff, 2017). En este contexto, la conectividad entre poblaciones no depende únicamente de la distancia geográfica, sino también de la forma del relieve y de la distribución espacial de los hábitats apropiados, lo que logra incrementar la separación efectiva entre poblaciones, restringir la dispersión y favorecer la divergencia genética a lo largo del tiempo (Villalobos-Barrantes *et al.*, 2022; Mardones & Scherson, 2023).

La diversificación vegetal en el Desierto de Atacama y regiones adyacentes no parece haber ocurrido mediante expansiones homogéneas y lineales, sino mediante procesos de colonización, persistencia local, fragmentación del hábitat y cambios recurrentes en la conectividad entre áreas (Dillon *et al.*, 2009). De manera similar, en linajes de plantas asociados a ambientes áridos y semiáridos de Chile y Sudamérica se ha propuesto que la inestabilidad histórica del hábitat, las oscilaciones climáticas pleistocénicas, la heterogeneidad topográfica

y la diferenciación a lo largo de gradientes ambientales han contribuido a la estructuración de la diversidad actual (Ossa *et al.*, 2019; Merklinger *et al.*, 2021; Böhnert *et al.*, 2022; Meriño *et al.*, 2024; García *et al.*, 2025). Ello sugiere que el sistema Atacama-Chile central ha funcionado como un escenario dinámico, donde la aridez y la fragmentación espacial pudieron promover aislamiento regional, pero también episodios de expansión, reconexión y diversificación secundaria entre áreas adyacentes.

Dentro de este marco, *Leucostele* Backeb. representa un modelo especialmente informativo para evaluar procesos de diversificación espacial en cactus columnares del occidente sudamericano. El género se distribuye a lo largo del gradiente del Desierto de Atacama a Chile central, donde se desarrollan nueve especies (Albesiano, 2012), con un componente andino adicional hacia el noreste de Chile, el sur de Bolivia y el noroeste de Argentina, región que alberga cuatro especies (Kiesling *et al.*, 2008, 2014). Esta distribución sugiere que *Leucostele* constituye un linaje con una fuerte identidad biogeográfica, cuya historia permite contrastar si su diversificación principal ocurrió en el sistema andino o si, por el contrario, un origen andino fue seguido por una colonización posterior del Desierto de Atacama y Chile central, donde se habría concentrado la mayor parte de su diversificación.

No obstante, la interpretación de esta historia evolutiva ha estado limitada por la complejidad sistemática de la alianza *Echinopsis*, uno de los casos más notorios de conflicto taxonómico entre los miembros sudamericanos de Cactaceae (Guerrero *et al.*, 2019a). Esta alianza incluye entre 100 y 150 especies distribuidas desde el sureste de Brasil hasta la costa de Chile y Ecuador, con un centro de diversidad en los Andes orientales de Bolivia y el norte de Argentina (Schlumpberger & Renner, 2012). Su delimitación ha sido históricamente problemática, ya que especies filogenéticamente distantes pueden presentar rasgos morfológicos similares, mientras que taxones cercanamente emparentados pueden diferir notablemente en arquitectura, hábito de crecimiento, fenología floral y sistemas de polinización (Ritz *et al.*, 2007; Schlumpberger & Renner, 2012). Esta combinación de alta disparidad morfológica, convergencia evolutiva y ausencia de caracteres consistentemente correlacionados con las relaciones filogenéticas motivó la subdivisión de *Echinopsis* s.l. y la reinstalación o reconocimiento de varios géneros, entre ellos *Leucostele* (Schlumpberger, 2012).

Dentro de esa reorganización, las especies columnares de flores nocturnas quedaron segregadas en dos clados relativamente distantes entre sí: *Trichocereus* s.str. y el clado de *Echinopsis atacamensis* (Schlumpberger & Renner, 2012). Sobre esta base, el clado de *E. atacamensis* apareció como hermano de *Harrisia* Britton y fue reconocido como un género independiente, *Leucostele* (Schlumpberger, 2012). Sin embargo, en dicho análisis *Leucostele* estuvo representado únicamente por tres taxones: *L. atacamensis* subsp. *pasacana*, *L.*

chiloensis y *L. terscheckii*, por lo que la delimitación del género y sus relaciones internas quedaron solo preliminarmente esbozadas. Además, las hipótesis filogenéticas disponibles no han sido completamente congruentes: Hernández-Hernández *et al.* (2014) no recuperaron a los taxones muestreados de *Leucosteles* como un clado, mientras que Franck *et al.* (2013) obtuvieron una posición distinta para el género respecto de *Harrisia*, más cercana a *Chamaecereus*, *Soehrensia* y *Trichocereus*. Estas incongruencias indican que la posición filogenética exacta de *Leucosteles*, su grupo hermano y sus afinidades con otros géneros columnares de Trichocereinae permanecen insuficientemente resueltas.

La incertidumbre también afecta la delimitación interna del género. La mayor parte de los taxones actualmente reconocidos en *Leucosteles* fueron transferidos a este género sin un sustento filogenético molecular específico (Schlumpberger, 2012, 2021; Guerrero & Walter, 2019). Lo mismo ocurrió con la delimitación de varias subespecies propuestas, particularmente dentro de *L. chiloensis* (Hunt *et al.*, 2006; Rodríguez *et al.*, 2018; Albesiano, 2012), y con la elevación de algunas de estas entidades al rango específico (Guerrero & Walter, 2019). De hecho, las especies descritas por Albesiano (2012) y luego transferidas a *Leucosteles* por Schlumpberger (2021), así como varias subespecies de *L. chiloensis*, no fueron reconocidas por Walter & Guerrero (2022) hasta disponer de evidencia más concluyente. En consecuencia, persisten dudas sobre la validez de varios taxones específicos e infraespecíficos.

Hasta la fecha no se ha propuesto una hipótesis filogenética integral y robusta para *Leucosteles* basada en un muestreo taxonómico suficientemente amplio que permita resolver simultáneamente su monofilia, relaciones internas y límites específicos e infraespecíficos. Las filogenias disponibles para Cactaceae o Trichocereinae han incluido solo una fracción reducida de los taxones actualmente asignados al género, lo cual ha proporcionado una resolución limitada y/o contradictoria (Schlumpberger & Renner, 2012; Franck *et al.*, 2013; Hernández-Hernández *et al.*, 2014). Así, la posición filogenética precisa de *Leucosteles*, la identidad de su grupo hermano y la estructura interna del género continúan siendo preguntas abiertas. Esta falta de resolución no solo limita la delimitación taxonómica del género, sino también la posibilidad de interpretar su historia espacial, ya que cualquier hipótesis sobre el origen, la dirección de dispersión y las áreas de diversificación de sus linajes depende de una filogenia robustamente resuelta y calibrada en el tiempo.

Desde una perspectiva biogeográfica, varias observaciones previas permiten formular una hipótesis sobre el centro de origen de *Leucosteles* y su historia espacial. Dado que los Andes del sur de Bolivia, el noreste de Chile y el noroeste de Argentina constituyen el principal centro de origen y diversificación de la subtribu Trichocereinae y de la alianza *Echinopsis* (Hernández-Hernández *et al.*, 2014), y que *Leucosteles* alcanza la mayor parte de su diversidad en el Desierto de Atacama y Chile central mediterráneo (Albesiano, 2012), es plausible que la

historia del género se haya originado en las áreas altoandinas áridas, seguida de la colonización y posterior diversificación en la franja desértica-mediterránea de Chile. Esta interpretación es coherente con la propuesta de Axelrod (1967), según la cual la expansión hacia nuevas condiciones áridas pudo haber estimulado la diversificación en linajes previamente adaptados a la aridez, más que implicar el origen de novo de tales adaptaciones en el área posteriormente radiada.

La filogenia preliminar de Schlumpberger & Renner (2012) resulta congruente con esta posibilidad, al recuperar a *Leucostele atacamensis*, distribuida en los Altiplano Andino de Bolivia, Chile y Argentina, como el linaje de divergencia más temprana entre los taxones muestreados del género, mientras que *L. chiloensis* y *L. terscheckii* representan linajes posteriores asociados a Chile mediterráneo y a los Andes del sur, respectivamente. Sin embargo, tales interpretaciones siguen siendo tentativas, porque derivan de árboles con un muestreo taxonómico restringido y sin una reconstrucción formal de áreas ancestrales para el conjunto del género. Distinguir entre estos escenarios requiere, por tanto, no solo un muestreo taxonómico amplio, sino también una hipótesis filogenética robusta que permita identificar la posición de los linajes tempranamente divergentes y evaluar la dirección de los cambios espaciales dentro del género.

Los avances recientes en secuenciación de nueva generación han demostrado ser particularmente útiles para resolver relaciones profundas y a nivel de especie en Cactaceae, tanto mediante datos nucleares como plastidiales (Majure *et al.*, 2021, 2022; Böhnert *et al.*, 2025), así como para abordar procesos de diversificación en clados jóvenes y complejos del Desierto de Atacama y regiones adyacentes (Merklinger *et al.*, 2021; Böhnert *et al.*, 2022). En particular, las matrices plastidiales obtenidas mediante estrategias de *genome skimming* permiten ampliar considerablemente la señal filogenética respecto de los estudios basados en pocos marcadores del cloroplasto, favoreciendo una mayor resolución de los árboles, una estimación más robusta de edades nodales y reconstrucciones biogeográficas mejor sustentadas (Majure *et al.*, 2022, 2023). En este contexto, una reconstrucción filogenética amplia de *Leucostele*, calibrada en el tiempo y acompañada de inferencias de áreas ancestrales, constituye un paso esencial para esclarecer la monofilia del género, sus relaciones internas, la delimitación de sus especies y taxones infraespecíficos, así como para evaluar la historia espacial de sus principales linajes.

A partir de estos antecedentes, se plantea como hipótesis que *Leucostele* constituye un grupo monofilético cuyo origen estuvo asociado al Altiplano Andino, cuya dispersión y colonización posterior del Desierto de Atacama y Chile central estuvo seguida por una diversificación en el dominio desértico-mediterráneo occidental. Bajo esta hipótesis, se espera que los linajes tempranamente divergentes conserven una señal biogeográfica andina, mientras

que los clados internos muestren una mayor concentración de eventos de diversificación y cambios de rango asociados al Desierto de Atacama y Chile central. Con este propósito, en el presente capítulo se reconstruye la filogenia del género basado en el genoma del cloroplasto, se estiman los tiempos de divergencia entre sus linajes y se infieren sus áreas ancestrales, a fin de evaluar si la distribución espacial de los linajes que conforman *Leucostele* es consistente con un origen altoandino seguido por diversificación posterior en el Desierto de Atacama y Chile central.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Sistema de estudio

Leucostele es un género de cactus columnares de la subtribu Trichocereinae (de Vos *et al.*, 2025). Su rango de distribución se extiende desde el noreste de Chile, el sur de Bolivia y el noroeste de Argentina hasta el Desierto de Atacama y Chile central, abarcando ambientes andinos, desérticos, semiáridos y mediterráneos (Albesiano 2015). El sistema ocupado por *Leucostele* combina una marcada heterogeneidad ambiental y topográfica. Hacia el norte y el oriente, el género se asocia a ambientes áridos de altura vinculados a las provincias biogeográficas Puna, Monte y Yungas (Escalante *et al.*, 2025). Hacia el occidente, se distribuye en el Desierto de Atacama, caracterizado por condiciones hiperáridas a áridas y por una alta discontinuidad de hábitats favorables, y hacia el sur alcanza ambientes semiáridos y mediterráneos de Chile central, donde aumentan la estacionalidad de las precipitaciones y la complejidad del relieve (Luebert & Pliscoff, 2017). Esta transición ambiental está influida por la historia geológica y climática del margen occidental de Sudamérica, incluyendo el levantamiento andino, la formación de barreras orográficas y el establecimiento de condiciones áridas en el norte de Chile (Garreaud *et al.*, 2009, 2010).

Desde el punto de vista taxonómico, la delimitación de entidades en *Leucostele* ha sido históricamente compleja, en particular dentro del complejo de *L. chiloensis* (Tabla 2.1). Esta inestabilidad se evidencia en los distintos tratamientos del grupo: Hunt *et al.* (2006) y Hunt (2016) reconocieron siete especies y tres subespecies como parte de *Echinopsis*, Albesiano (2012, 2015) delimitó 13 especies y cuatro subespecies bajo *Trichocereus*, mientras que Schlumpberger (2021) reconoció igual número de especies y subespecies, aunque no exactamente las mismas entidades, dentro de *Leucostele*. Por su parte, Walter & Guerrero (2022) abordaron el género solo para Chile, donde reconocieron seis especies. En conjunto, varios taxones han recibido tratamientos contrastantes, ya sea como especies independientes, subespecies o sinónimos. Esta situación es especialmente evidente en las entidades asociadas a los complejos de *L. chiloensis* y *L. nigripilis*, que en los sentidos de Hunt (2016) y Walter & Guerrero (2022), respectivamente, muestran las circunscripciones más amplias posibles.

Tabla 2.1. Reseña histórica de la delimitación taxonómica en *Leucosteles*.

Hunt (2016) <i>Echinopsis</i>	Albesiano (2012, 2015) <i>Trichocereus</i>	Schlumpberger (2021) + Lodé (2024) <i>Leucosteles</i>	Walter & Guerrero (2022) <i>Leucosteles</i>
<i>E. atacamensis</i> subsp. <i>atacamensis</i>	<i>T. atacamensis</i>	<i>L. atacamensis</i> subsp. <i>atacamensis</i>	<i>L. atacamensis</i>
<i>E. atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i>		<i>L. atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i>	-
-	<i>T. faundezii</i>	<i>L. faundezii</i>	<i>L. chiloensis</i>
<i>E. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>	<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>australis</i>	<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>australis</i>	
	<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>	<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>borealis</i>	
		<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>	
	<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>eburneus</i>	<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>eburneus</i>	
<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>panhoplites</i>	<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>panhoplites</i>		
<i>E. chiloensis</i> subsp. <i>litoralis</i>	<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>litoralis</i>	<i>L. litoralis</i>	<i>L. litoralis</i>
	<i>T. bolligeriana</i>	<i>L. bolligeriana</i>	<i>L. bolligeriana</i>
<i>E. chiloensis</i> subsp. <i>skottsbergii</i>	<i>T. skottsbergii</i>	<i>L. skottsbergii</i>	<i>L. skottsbergii</i>
	<i>T. undulosa</i>	<i>L. undulosa</i>	
<i>E. coquimbana</i>	<i>T. nigripilis</i>	<i>L. nigripilis</i>	<i>L. nigripilis</i>
<i>E. deserticola</i>	<i>T. deserticola</i>	<i>L. deserticola</i>	
-	<i>T. spinibarbis</i>		
-	<i>T. pectinifera</i>	<i>L. pectinifera</i>	
<i>E. terscheckii</i>	<i>T. terscheckii</i>	<i>L. terscheckii</i>	-
<i>E. tunariensis</i>	<i>T. tunariensis</i>	<i>L. tunariensis</i>	-
<i>E. werdermanniana</i>	<i>T. werdermanniana</i>	<i>L. werdermanniana</i>	-

2.2.2. Muestreo de taxones

Se incluyeron 11 de las 13 especies de *Leucosteles* y 16 taxones de los 18 aceptados por *Plants of the World Online* (POWO, 2026; Tabla 2.2), el cual asume el criterio de Schlumpberger (2021), excepto por el reconocimiento de *L. chiloensis* subsp. *borealis* como independiente de *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* (Lodé 2024). Este muestreo cubrió casi toda la distribución del género (desde el norte de Chile hasta el noroeste Argentina y Chile central), excepto Bolivia,

aunque de los cuatro taxones bolivianos, dos resultan compartidos con Argentina y fueron incluidos en el estudio. La mayoría de los taxones de *Leucostele* se representaron mediante una única muestra, procedentes de poblaciones seleccionadas por su relevancia taxonómica (localidades tipo o históricamente citadas; Figura 2.1A), mientras que para *L. deserticola*, *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* y *L. chiloensis* subsp. *australis* se incluyeron 2-3 poblaciones, para un total de 20 accesiones del género (Tabla 2.2). Otros siete miembros de la subtribu Trichocereinae: *Acanthocalycium* Backeb., *Lobivia* Britton & Rose, *Soehrensia* Backeb. y *Trichocereus* (A.Berger) Riccob. de la alianza *Echinopsis* Zucc., así como *Denmoza* Britton & Rose, *Harrisia* Britton y *Oreocereus* (A.Berger) Riccob., además de *Browningia* Britton & Rose (subtribu Rebutiinae), fueron secuenciados para su uso como grupos externos (Tabla 2.2), basados en topologías filogenéticas previas publicadas en Cactaceae (Hernández-Hernández & al., 2011; Schlumpberger & Renner, 2012). Las 28 muestras finalmente incluidas en el estudio fueron obtenidas de ejemplares vivos en sus poblaciones naturales, de los cuales se recolectó una pequeña porción de tejido de raíz preservada en silica hasta la extracción del ADN.

2.2.3. Extracción del ADN, secuenciación y alineamiento

El ADN genómico se extrajo siguiendo el protocolo descrito por Edwards *et al.* (1991). Tras la extracción, la pureza del ADN fue verificada ($A_{260}/A_{280} = 1.8-2.0$), y se seleccionaron 40 μL de ADN total a una concentración de 60 $\text{ng}/\mu\text{L}$ para el *genome skimming*. La preparación de bibliotecas y la secuenciación fueron realizadas por NOVOGENE (<https://www.novogene.com/>) mediante tecnología Illumina NovaSeq, utilizando secuenciación de lecturas *paired-end*, lo que produce lecturas en bruto de 150 pb. Las lecturas en bruto de todos los taxones fueron importadas en Geneious v. 11.1.5 (Biomatters Ltd., <https://www.geneious.com>) y mapeadas de referencia al ensamblaje del plastoma de *Opuntia quimilo* K. Schum. (L. Majure, datos no publicados), mediante el algoritmo Geneious Read Mapper, usando los parámetros por defecto del programa. Aunque *O. quimilo* no pertenece a Trichocereinae, su plastoma fue utilizado como referencia operativa para el ensamblaje por mapeo debido a la conservación general de la estructura y del contenido génico plastidial en Cactaceae. A partir de las lecturas mapeadas se generaron secuencias de consenso mayoritario y se utilizaron para construir un alineamiento inicial usando el plugin MAFFT v.7 (Katoh & Standley, 2016) en Geneious. A continuación, se eliminaron las posiciones con al menos el 50 % de datos faltantes, como un criterio de completitud y calidad de la matriz.

Tabla 2.2. Muestras de *Leucostele* y grupos externos incluidos en el análisis filogenético. Se indica la codificación de áreas utilizada para la reconstrucción biogeográfica de *Leucostele*: (A) Puna occidental, (B) Puna oriental, (C) Monte-Yungas, (D) Desierto de Atacama, (E) Chile central-norte y (F) Chile central-sur. Entre las localidades muestreadas, se señalan con un asterisco las localidades tipo de los nombres de *Leucostele*.

Taxón	Áreas	Localidad	Latitud	Longitud	Muestra
<i>Leucostele</i> Backeb. (subtribu Trichocereinae)					
<i>L. atacamensis</i> (Phil.) Schlumpb. subsp. <i>atacamensis</i>	A	*San Pedro de Atacama, Chile	-22.769	-68.076	GB193
<i>L. atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i> (F.A.C.Weber ex Rümple) Schlumpb.	BC	Quebrada Los Toros, Argentina	-24,398	-65,773	PG2079
<i>L. bolligeriana</i> (Mächler & Helmut Walter) Schlumpb.	F	*Punta de Lobos, Pichilemu, Chile	-34.427	-72.040	GB181
		*Las Chilcas, Chile	-32.851	-70.877	GB128
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>australis</i> (F.Ritter) Schlumpb.	EF	Valle de Tinguiririca, Chile	-34.733	-70.738	GB156
		*Villa Prat, Chile	-35.107	-71.617	GB187
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>borealis</i> (F.Ritter) Lodé	D	*Valle del Elqui, Chile	-30.044	-70.819	GB51
<i>L. chiloensis</i> (Colla) Schlumpb. subsp. <i>chiloensis</i>	E	Valle de Putaendo, Chile	-32.505	-70.585	GB123
	F	*Río San Francisco, Chile	-33.297	-70.356	GB138
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>eburneus</i> (K.Schum.) Schlumpb.	E	*Quelón, Chile	-31.467	-71.162	GB79
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>panhoplites</i> (K.Schum.) Schlumpb.	D	Mina Algarrobo, Chile	-28.777	-70.966	GB12
		Quebrada Agua Verde, Chile	-30.371	-71.233	GB09
<i>L. deserticola</i> (Werderm.) Schlumpb.	D	Valle de Los Choros, Chile	-29.337	-71.219	GB23
		*Coyuntagua, Chile	-31.672	-71.288	GB104
<i>L. faundezii</i> (Albesiano) Schlumpb.	E	Pichidangui, Chile	-32.155	-71.521	GB107
<i>L. nigripilis</i> (Phil.) P.C.Guerrero & Helmut Walter	D	*Norte de La Serena, Chile	-29.685	-71.306	GB26
<i>L. pectinifera</i> (Albesiano) Schlumpb.	D	Andacollo, Chile	-30.141	-71.214	GB62
<i>L. skottsbergii</i> (Backeb.) P.C.Guerrero & Helmut Walter	DE	Puerto Oscuro, Chile	-31.421	-71.585	GB90
<i>L. terscheckii</i> (J.Parm. ex Pfeiff.) Schlumpb.	C	San Fernando de Catamarca, Argentina	-28,479	-65,652	PG2069
<i>L. undulosa</i> (Albesiano) Schlumpb.	D	*Peña Blanca, Chile	-30.809	-71.574	GB43

Taxón	Áreas	Localidad	Latitud	Longitud	Muestra
Subtribu Trichocereinae: alianza <i>Echinopsis</i>					
<i>Acanthocalycium leucanthum</i> (Gillies ex Salm-Dyck) Schlumpb.		Potrerillos, camino a Mendoza, Argentina	-32,996	-69,174	PG2045
<i>Lobivia ferox</i> Britton & Rose		Purmamarca, Argentina	-23.745	-65.509	PG2102
<i>Soehrensia formosa</i> (Pfeiff.) Backeb.		Quebrada Escalera, Chile	-22.736	-68.061	GB197
<i>Trichocereus macrogonus</i> (Salm-Dyck) Riccob.		Cultivado en Putaendo, Chile	-32.578	-70.724	AC1223
Subtribu Trichocereinae					
<i>Denmoza rhodacantha</i> (Salm-Dyck) Britton & Rose		Potrerillos, camino a Mendoza, Argentina	-32,997	-69,174	PG2047
<i>Harrisia earlei</i> Britton & Rose		Viñales, Cuba	22.648	-83.731	GB189
<i>Oreocereus leucotrichus</i> (Phil.) Wagenkn.		Camino de Timar a Tignamar, Chile	-18.621	-69.515	GB209
Subtribu Rebutiinae					
<i>Browningia candelaris</i> (Meyen) Britton & Rose		Camino a Codpa, Chile	-18.857	-69.691	GB198

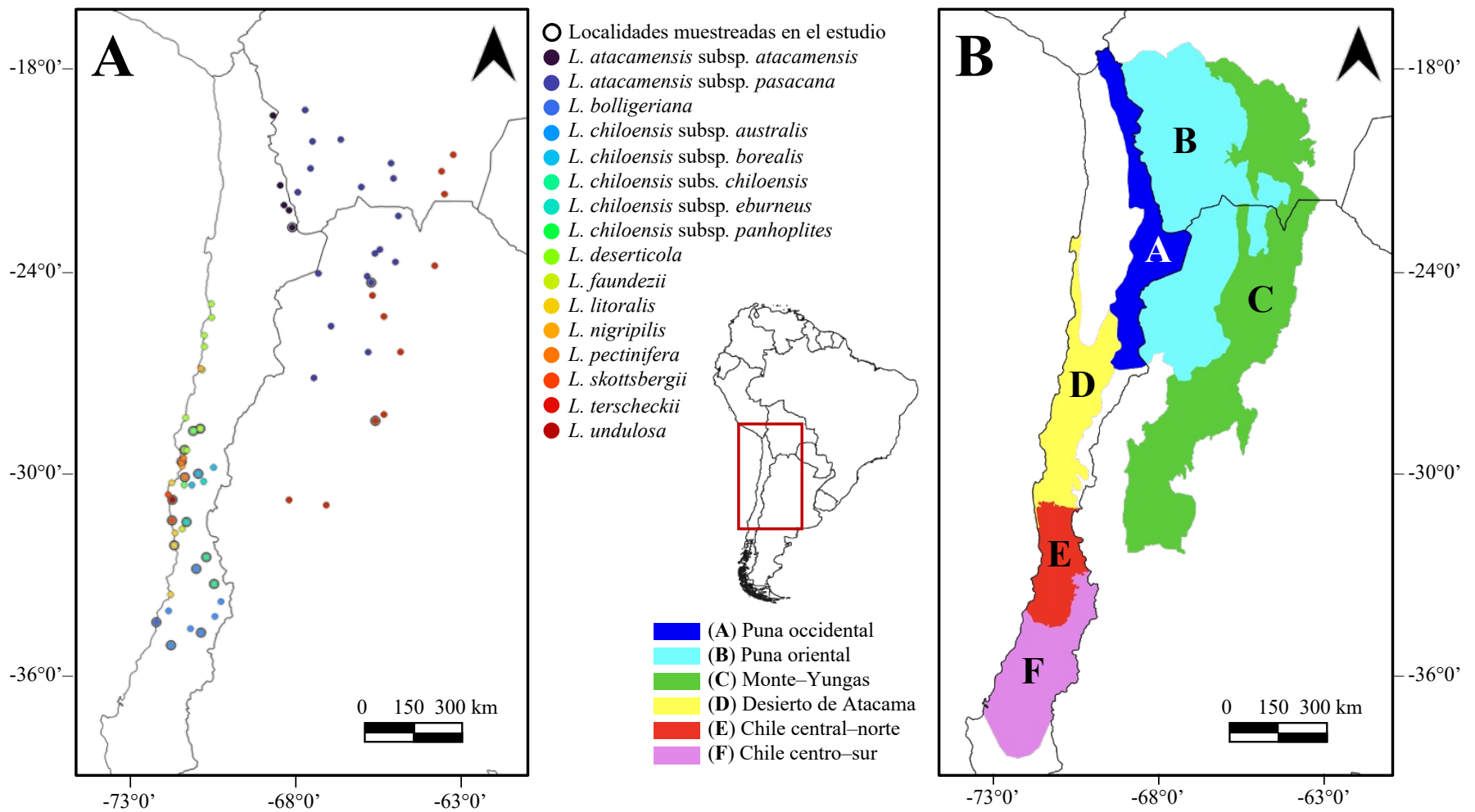


Figura 2.1. A. Localidades de *Leucosteles* muestreadas en el estudio y registros de presencia de los taxones según Albesiano (2012, 2015), Kiesling *et al.* (2008, 2014) y García-Beltrán *et al.* (2026). B. Delimitación de las áreas utilizadas para la reconstrucción biogeográfica de *Leucosteles* según provincias biogeográficas, unidades climáticas y los patrones de distribución del género.

2.2.4. Análisis filogenético y calibración del árbol temporal

El alineamiento final se utilizó para inferir la hipótesis filogenética y los tiempos de divergencia de *Leucosteles* bajo un marco bayesiano en BEAST v2.7.7 (Bouckaert *et al.*, 2019), bajo el modelo GTR + gamma de evolución molecular y un modelo Yule como prior de árbol. El análisis MCMC se ejecutó durante 110 millones de generaciones, muestreando cada 10 000 generaciones para asegurar un muestreo posterior adecuado y la convergencia de parámetros. La convergencia y los tamaños de muestra efectivos ($ESS > 200$) se evaluaron en Tracer v1.7.2 (Rambaut *et al.*, 2018) y 10 % inicial de los árboles muestreados se descartó como *burn-in*. Los tiempos de divergencia se estimaron dentro del mismo análisis bayesiano en BEAST v2.7.7, mediante un reloj relajado log-normal. Para seleccionar el modelo de reloj molecular más apropiado, se evaluaron los cinco modelos de reloj disponibles: estricto, relajado exponencial, relajado log-normal, relajado optimizado y random local. Para cada modelo se estimó la log-verosimilitud marginal mediante PathSampler y fueron comparados mediante Bayes Factors calculados según $\log(BF) = \log(ML_1) - \log(ML_2)$, donde ML_1 corresponde al modelo con mayor log-verosimilitud marginal.

Como puntos de calibración secundaria se utilizaron las edades de dos nodos obtenidas del árbol calibrado de Hernández-Hernández *et al.* (2014), visualizado en FigTree v1.4.4. Para cada nodo se consideró la edad media estimada y su intervalo de densidad posterior máxima del 95 % (HPD). Los dos nodos utilizados fueron: (i) el ancestro común del clado que incluye *Browningia* y Trichocereinae, de 6.57 Ma (4.34-9.66 Ma); y (ii) el nodo corona del clado “Trichocereae”, de 6.12 Ma (3.93-8.93 Ma).

Finalmente, a partir de la distribución posterior de árboles se generó el árbol de máxima credibilidad de clado (*maximum clade credibility*, MCC) mediante TreeAnnotator en BEAST v2.7.7. Este árbol resume la topología con mayor credibilidad de clado, las edades nodales medias y los intervalos de densidad posterior máxima del 95 % (HPD). El árbol MCC resultante se visualizó y editó en FigTree v1.4.4 (Rambaut, 2018).

2.2.5. Biogeografía histórica

El árbol calibrado en el tiempo se utilizó para la reconstrucción biogeográfica de las áreas ancestrales de *Leucosteles* y su género hermano, tras podarlo a una muestra por taxón, excepto para ambas muestras de *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* que resolvieron en dos clados separados. De esta forma, se consideraron 18 entidades taxonómicas (Tabla 2.2) y se codificaron seis áreas delimitadas mediante la combinación de provincias biogeográficas, unidades climáticas (ombrotipos) y los patrones de distribución de *Leucosteles*, lo cual se basó en los rangos de presencia compilados por Albesiano (2012, 2015), Kiesling *et al.* (2008, 2014) y García-Beltrán *et al.* (2026). El grupo hermano de *Leucosteles* se asignó a las áreas que cubren su centro de origen y diversificación primaria (Franck *et al.*, 2013).

Las unidades biogeográficas fueron las siguientes (Figura 2.1): (A) Puna occidental, correspondiente al sector altoandino árido del noreste de Chile, con ambientes fríos de altura y precipitaciones estivales escasas por influencia altiplánica (50-400 mm/año; poblaciones de *Leucostele* entre 2400-3700 m s.n.m.); (B) Puna oriental, que representa ambientes altoandinos áridos a semiáridos del sur de Bolivia y noroeste de Argentina, con mayor influencia de lluvias estivales respecto de la vertiente occidental (250-700 mm/año; 2000-4000 m s.n.m.); (C) Monte-Yungas, que representa unidades áridas a semiáridas del Monte (80-250 mm/año) y ambientes montanos subhúmedos a húmedos de las Yungas (550-2300 mm/año) en Bolivia y Argentina (600-1400 m s.n.m.); (D) Desierto de Atacama, que agrupa ambientes ultrahiperáridos, hiperáridos y áridos del norte de Chile, con precipitaciones extremadamente bajas e influencia local de nieblas costeras (generalmente < 50 mm/año; 0-1500 m s.n.m.); (E) Chile central-norte, correspondiente a la porción semiárida y seca de Chile mediterráneo, con precipitaciones predominantemente invernales y sequía estival prolongada (50-300 mm/año; 0-2000 m s.n.m.); y (F) Chile central-sur, que representa ambientes subhúmedos a húmedos de Chile mediterráneo, con mayor disponibilidad hídrica y precipitaciones principalmente invernales (0-2000 m s.n.m.; 300-1000 mm/año o más). La primera división de estas áreas busca separar las provincias biogeográficas andinas Puna, Monte y Yungas (áreas A-C) respecto a las provincias biogeográficas Coquimbo y Santiago (áreas D-F), según la delimitación de Escalante *et al.* (2025). La segunda división separa la Puna (áreas A-B) del Monte-Yungas (área C), mientras que la tercera distingue las porciones occidental y oriental de la Puna, lo cual coincide con la vicarianza de las subespecies de *L. atacamensis* según Kiesling *et al.* (2011). En cuarto lugar, se separó el margen desértico-mediterráneo de Chile en tres áreas (D-F) según los ombrotipos definidos por Luebert & Pliscoff (2017).

La reconstrucción biogeográfica ancestral se realizó en BioGeoBEARS v. 1.1.1 (Matzke, 2018) implementado en R, donde se evaluaron tres modelos base: Dispersión-Extinción-Cladogénesis (DEC), Dispersión-Vicarianza-Like (DIVALIKE) y BayArea-Like (BAYAREA-LIKE), así como sus versiones extendidas con el parámetro +J, que incorpora especiación por evento fundador o dispersión de salto durante la cladogénesis (Matzke, 2013). En consecuencia, se evaluaron seis modelos en total. Los análisis se implementaron bajo un esquema no estratificado de distribución de áreas, usando las regiones biogeográficas delimitadas previamente y restringiendo a un máximo de dos áreas por nodo ancestral. El modelo de mejor ajuste se seleccionó en base al criterio de información de Akaike corregido (AICc) y su peso (Burnham & Anderson, 2004). Dado que la mayoría de los taxones de *Leucostele* ocupan áreas únicas o restringidas, se exploró explícitamente el efecto del parámetro +J para evaluar si los eventos de colonización fundadora contribuyen a explicar mejor la historia biogeográfica del género (Matzke, 2014; Ree & Sanmartín, 2018).

Para cuantificar la frecuencia y naturaleza de los eventos biogeográficos que estructuraron la historia espacial de *Leucostele*, se utilizó el mapeo estocástico biogeográfico (BSM) implementado en BioGeoBEARS. Este procedimiento simula historias biogeográficas posibles sobre un árbol dado, condicionadas al modelo de áreas ancestrales previamente seleccionado, y permite estimar el número esperado de eventos de cambio de rango a lo largo de la filogenia (Matzke, 2015; Dupin *et al.*, 2016). En este contexto, los eventos biogeográficos corresponden a modificaciones del rango geográfico codificado para cada taxón, incluyendo eventos anagenéticos y cladogenéticos (Huelsenbeck *et al.*, 2003; Dupin *et al.*, 2016). Los eventos anagenéticos ocurren a lo largo de las ramas, sin especiación, e incluyen expansiones de rango por dispersión hacia nuevas áreas y contracciones de rango por extinción local. En cambio, los eventos cladogenéticos ocurren en los nodos del árbol, durante la especiación, e incluyen especiación simpátrica dentro del mismo rango, especiación por subconjunto, vicarianza y eventos fundador o dispersión por salto. El BSM se realizó a partir del modelo biogeográfico de mejor ajuste, y se estimaron las medias y desviaciones estándar de los recuentos de cada tipo de evento a partir de 50 simulaciones.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Relaciones filogenéticas

Las lecturas brutas por taxón oscilaron entre aproximadamente 0.95 y 1.40 Gbp en los 28 taxones muestreados, mientras el alineamiento inicial del plastoma fue de 304.446 pb de longitud. Después de eliminar las posiciones con más del 50 % de datos faltantes, incluidos grandes *gaps*, apomorfías de un solo taxón, datos ausentes e *indels* similares, el alineamiento final quedó conformado por 118.985 pb. La reconstrucción filogenética recuperó una topología uniformemente respaldada, con la totalidad de los nodos recuperados con probabilidades posteriores máximas (PP = 1; Figura 2.2).

Las divergencias más profundas correspondieron a la separación de *Browningia* respecto del resto de los taxones muestreados (Figura 2.2). Al interior de la subtribu Trichocereinae, *Oreocereus* fue recuperado como el linaje de divergencia más temprana dentro del conjunto analizado y como hermano de dos clados principales. El primero estuvo compuesto por *Lobivia*, *Trichocereus*, *Soehrensia*, *Acanthocalycium* y *Denmoza*, mientras que el segundo estuvo integrado por *Harrisia* y la totalidad de los taxones de *Leucostele* (Figura 2.2).

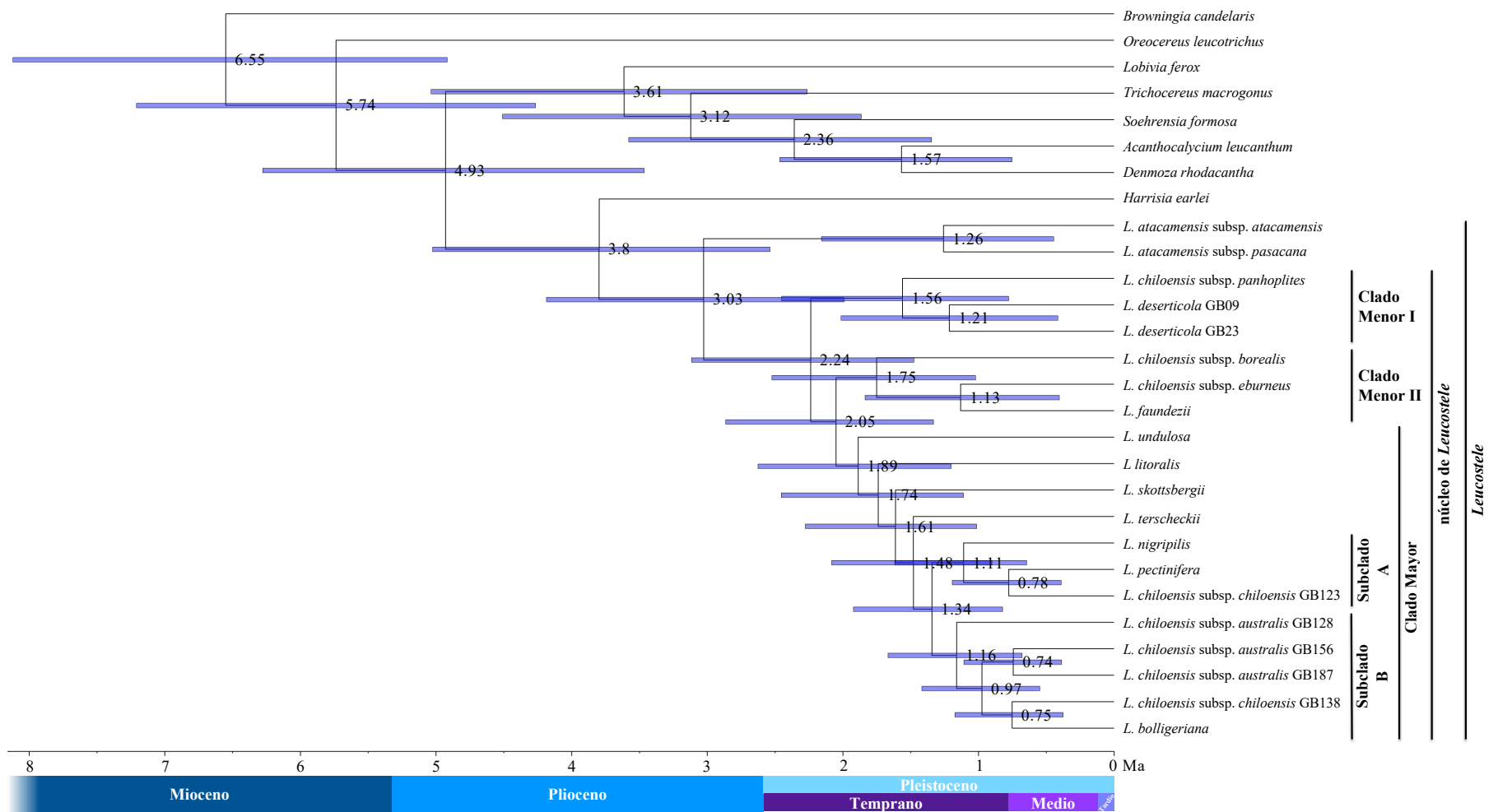


Figura 2.2. Árbol filogenético de *Leucostele*, calibrado en el tiempo y obtenido mediante inferencia bayesiana a partir de una matriz plastidial de 118.985 pb en BEAST. La probabilidad posterior de todos los nodos fue 1. Los valores indicados en los nodos corresponden a las edades estimadas de divergencia (en Ma) y las barras horizontales y el intervalo de máxima densidad posterior del 95 %. La barra de escala inferior indica el tiempo antes del presente.

Dentro de *Leucostele*, *L. atacamensis* ocupó la posición de divergencia más temprana y fue recuperada como hermana del resto del género. El clado de *L. atacamensis* estuvo conformado por *L. atacamensis* subsp. *atacamensis* y *L. atacamensis* subsp. *pasacana*, mientras que el núcleo restante de *Leucostele* se organizó en tres clados principales: dos clados menores y un clado mayor (Figura 2.2). El Clado Menor I estuvo integrado por *L. chiloensis* subsp. *panhoplites* y las dos accesiones de *L. deserticola*; dentro de este clado, *L. deserticola* formó un grupo monofilético. El Clado Menor II estuvo conformado por *L. chiloensis* subsp. *borealis* como taxón hermano del subclado integrado por *L. chiloensis* subsp. *eburneus* y *L. faundezii* (Figura 2.2).

Más internamente, dentro del Clado Mayor, *Leucostele undulosa* se recuperó como hermana de un clado en el que *L. litoralis*, *L. skottsbergii* y *L. terscheckii* divergieron sucesivamente antes de la separación del conjunto restante, agrupado en los Subclados A y B (Figura 2.2). Dentro del Subclado A, *L. nigripilis* se resolvió como hermana del clado formado por *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* del Valle de Putaendo y *L. pectinifera*. En el Subclado B, *L. chiloensis* subsp. *australis* de Las Chilcas se separó del conjunto formado por las dos accesiones restantes de *L. chiloensis* subsp. *australis* (Villa Prat y Tinguiririca) y el clado *L. bolligeriana* + *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* del Río San Francisco (Figura 2.2).

La topología recuperada muestra que *Leucostele atacamensis* y *L. deserticola* fueron monofiléticos, pero *L. chiloensis* en sentido amplio no formó un clado exclusivo, ya que sus subespecies se distribuyen en varios de los clados del árbol (Figura 2.2). *Leucostele chiloensis* subsp. *australis* tampoco fue monofilética, pues la accesión de Las Chilcas no se agrupó las de Villa Prat y Río Tinguiririca (Figura 2.2). Adicionalmente, las accesiones de *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* se resolvieron cada una en los Subclados A y B del Clado Mayor (Figura 2.2).

2.3.2. Tiempos de divergencia y reconstrucción biogeográfica

El análisis de estimación temporal de divergencia mostró valores de ESS adecuados (> 200) para la mayoría de los parámetros; excepto el árbol prior (ESS = 96), uclDStdev (desviación estándar (σ) del reloj relajado log-normal no correlacionado; ESS = 51) y las tasas de sustitución AC, AG, AT, CG, GT y CT (ESS = 14 en todos los casos). En tanto, según los análisis de BioGeoBEARS, el modelo BAYAREALIKE+J (AICc = 79.4, AICc_wt = 0.87) fue el mejor respaldado para explicar la historia biogeográfica de *Leucostele* según el menor AICc y mayor AICc_wt. (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Modelos de reconstrucción de las áreas ancestrales de *Leucostele*.

Modelos	LnL	n_par	d	e	j	AICc	AICc_wt
DEC	-48.35	2	0.11	0.20	0	101.5	1.4e-05
DEC+J	-38.53	3	0.029	1.0e-12	0.10	84.77	0.060
DIVALIKE	-46.25	2	0.092	0.044	0	97.29	0.0001
DIVALIKE+J	-38.35	3	0.034	1.0e-12	0.088	84.42	0.071
BAYAREALIKE	-50.3	2	0.13	0.29	0	105.4	2.0e-06
BAYAREALIKE+J	-35.84	3	0.017	1.0e-07	0.088	79.4	0.87

Logaritmo del valor de verosimilitud (LnL), número de parámetros incluidos (n_par), dispersión (d), extinción (e), eventos de dispersión fundadora (j), criterio de información de Akaike corregido (AICc) y AICc ponderado (AICc_wt).

Las edades nodales estimadas para el conjunto muestreado oscilaron entre 6.55 y 0.74 Ma (Figura 2.2, Tabla 2.4), la primera correspondiente a la separación entre *Browningia* y Trichocereinae (4.92-8.12 Ma). Los nodos más profundos se reconstruyeron en un área compuesta por la Puna oriental (B) y el Monte-Yungas (C) (Figura 2.3). Esta señal andino-oriental se mantuvo desde la divergencia entre *Harrisia* y *Leucostele* hace 3.80 Ma (2.54-5.03 Ma) hasta el ancestro de *Leucostele*, estimado en 3.03 Ma (1.99-4.19 Ma), y persistió en el clado de *L. atacamensis*. En contraste, el núcleo de *Leucostele*, estimado en 2.24 Ma (1.48-3.12 Ma), marcó el primer nodo dominado por el Desierto de Atacama (D), área que pasó a predominar en gran parte de los nodos internos posteriores del género. Esta señal atacameña fue particularmente evidente en el Clado Menor I, el Clado Menor II y el Clado Mayor, con edades estimadas de 1.56 Ma (0.78-2.45 Ma), 1.75 Ma (1.02-2.52 Ma) y 1.89 Ma (1.20-2.63 Ma), respectivamente, todos reconstruidos en el Desierto de Atacama (Figuras 2.2-2.3).

Desde el núcleo atacameño se infirieron varias transiciones hacia regiones adyacentes (Figura 2.3). Las transiciones hacia Chile central-norte (E) se recuperaron en distintos sectores de la filogenia. La primera se observó dentro del Clado Menor II, inicialmente reconstruido en el Desierto de Atacama, donde el subclado formado por *L. faundezii* y *L. chiloensis* subsp. *eburneus* presentó una transición hacia Chile central-norte hace 1.13 Ma (0.41-1.84 Ma; nodo 26; Figuras 2.2-2.3). La segunda se asoció con la divergencia de *L. litoralis* respecto del conjunto restante del Clado Mayor, estimada en 1.74 Ma (1.11-2.46 Ma; nodo 28; Figuras 2.2-2.3). En el Subclado A, cuya divergencia respecto del Subclado B se estimó en 1.34 Ma (0.83-1.92 Ma), también se recuperó una transición hacia Chile central-norte en la accesión de *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* del Valle de Putaendo hace 0.78 Ma (0.39-1.20 Ma; nodo 33; Figuras 2-3). En contraste, el Subclado B mostró una señal más austral dominada por Chile central-sur (F; nodo 34; Figura 2.3), con pares terminales de edad muy similar: 0.74-0.75 Ma (Figura 2.2). Finalmente, *L. terscheckii* presentó una transición desde el Desierto de Atacama hacia el Monte-Yungas (C), asociada a su separación respecto del clado formado por los Subclados A y B, estimada en 1.48 Ma (0.90-2.08 Ma; nodo 30; Figuras 2.2-2.3).

Tabla 2.4. Edades de la corona e intervalos de densidad posterior máxima (HPD) del 95 % de los clados de *Leucostele* y los grupos externos según el árbol filogenético calibrado en el tiempo obtenido mediante inferencia bayesiana en BEAST.

Clado	Edad (Ma)	HPD 95 %
Raíz del árbol	6.55	4.92-8.12
Trichocereinae: <i>Oreocereus</i> + Trichocereinae I + Trichocereinae II	5.74	4.27-7.21
Trichocereinae I + Trichocereinae II	3.80	2.54-5.03
Trichocereinae I: <i>Lobivia</i> + <i>Trichocereus</i> + <i>Soehrensia</i> + <i>Acanthocalycium</i> + <i>Denmoza</i>	3.61	2.27-5.04
<i>Trichocereus</i> + <i>Soehrensia</i> + <i>Acanthocalycium</i> + <i>Denmoza</i>	3.12	1.87-4.51
<i>Soehrensia</i> + <i>Acanthocalycium</i> + <i>Denmoza</i>	2.36	1.35-3.58
<i>Acanthocalycium</i> + <i>Denmoza</i>	1.57	0.75-2.47
Trichocereinae II: <i>Harrisia</i> + <i>Leucostele</i>	3.80	2.54-5.03
<i>Leucostele</i>	3.03	1.99-4.19
<i>L. atacamensis</i> : <i>L. atacamensis</i> subsp. <i>atacamensis</i> + <i>L. atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i>	1.26	0.45-2.16
Núcleo de <i>Leucostele</i>	2.24	1.48-3.12
Clado Menor I: <i>L. chilensis</i> subsp. <i>panhoplites</i> + <i>L. deserticola</i>	1.56	0.78-2.45
<i>L. deserticola</i> (GB09 + GB23)	1.21	0.42-2.01
Clado Menor II + Clado Mayor	2.05	1.33-2.87
Clado Menor II: <i>L. chilensis</i> subsp. <i>borealis</i> + <i>L. chilensis</i> subsp. <i>eburneus</i> + <i>L. faundezii</i>	1.75	1.02-2.52
<i>L. chilensis</i> subsp. <i>eburneus</i> + <i>L. faundezii</i>	1.13	0.41-1.84
Clado Mayor: <i>L. undulosa</i> + <i>L. litoralis</i> + <i>L. skottsbergii</i> + <i>L. terscheckii</i> + Subclado A + Subclado B	1.89	1.20-2.63
<i>L. litoralis</i> + <i>L. skottsbergii</i> + <i>L. terscheckii</i> + Subclado A + Subclado B	1.74	1.11-2.46
<i>L. skottsbergii</i> + <i>L. terscheckii</i> + Subclado A + Subclado B	1.61	1.01-2.28
<i>L. terscheckii</i> + Subclado A + Subclado B	1.48	0.90-2.08
Subclado A + Subclado B	1.34	0.83-1.92
Subclado A: <i>L. nigripilis</i> + <i>L. chilensis</i> subsp. <i>chiloensis</i> (GB123) + <i>L. pectinifera</i>	1.11	0.65-1.62
<i>L. chilensis</i> subsp. <i>chiloensis</i> (GB123) + <i>L. pectinifera</i>	0.78	0.39-1.20
Subclado B: <i>L. chilensis</i> subsp. <i>australis</i> (GB128) + <i>L. chilensis</i> subsp. <i>australis</i> (GB156 + GB187) + <i>L. chilensis</i> subsp. <i>chiloensis</i> (GB138) + <i>L. bolligeriana</i>	1.16	0.68-1.67
<i>L. chilensis</i> subsp. <i>australis</i> (GB156 + GB187) + <i>L. chilensis</i> subsp. <i>chiloensis</i> (GB138) + <i>L. bolligeriana</i>	0.97	0.55-1.42
<i>L. chilensis</i> subsp. <i>australis</i> (GB156 + GB187)	0.74	0.39-1.11
<i>L. chilensis</i> subsp. <i>chiloensis</i> (GB138) + <i>L. bolligeriana</i>	0.75	0.38-1.18

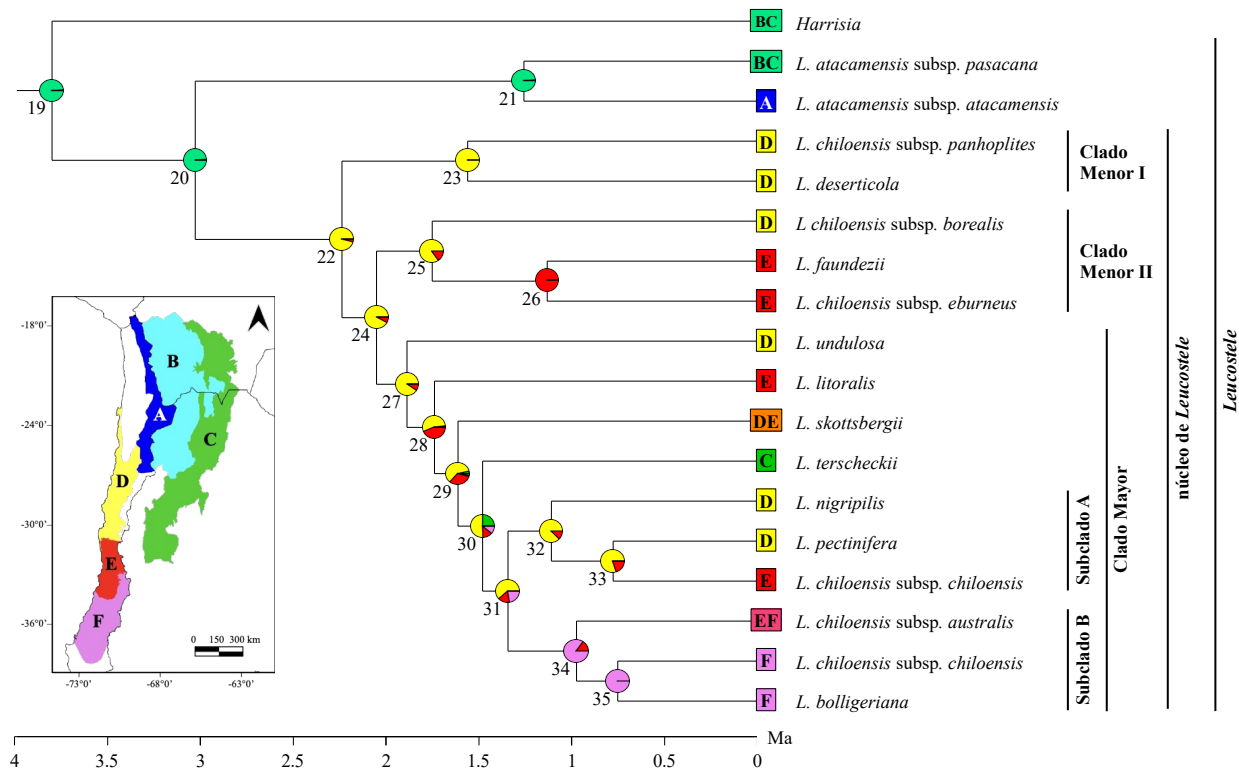


Figura 2.3. Reconstrucción biogeográfica de las áreas ancestrales más probables de *Leucostele* según el modelo BAYAREALIKE+J. Los gráficos circulares en los nodos representan las probabilidades marginales de rangos ancestrales, y los colores corresponden a las áreas geográficas indicadas en la leyenda: (A) Puna occidental, (B) Puna oriental, (C) Monte-Yungas, (D) Desierto de Atacama, (E) Chile central-norte y (F) Chile central-sur.

El mapeo estocástico biogeográfico (BSM) recuperó un promedio de 19 eventos por simulación (suma total = 950), con predominio de los procesos cladogenéticos sobre los cambios anagenéticos de rango (Tabla 2.5). Los eventos más frecuentes fueron la simpatria ($\text{sym} = 8.80 \pm 0.83$; 46.32 % del total), seguido de los eventos fundador ($j = 8.20 \pm 0.83$; 43.16 %) y, a considerable distancia, por las expansiones de rango anagenéticas ($d = 2.00$; 10.52 %). No se detectaron eventos de vicarianza, simpatria por subconjunto ni contracciones anagenéticas.

Los eventos de simpatria se concentraron fuertemente en un número reducido de áreas, con un predominio claro dentro del Desierto de Atacama ($D \rightarrow D: 4.60 \pm 1.01$) y, en segundo lugar, dentro de Chile central-sur ($F \rightarrow F: 1.8 \pm 0.40$); mientras que dentro de Chile central-norte ($E \rightarrow E: 1.20 \pm 0.69$) y dentro la Puna oriental y el Monte-Yungas ($BC \rightarrow BC: 1.00 \pm 0$) fueron más bajos. Así, la simpatria en *Leucostele* se distribuye marcadamente asimétrica y ocurrió principalmente dentro del núcleo atacameño, coherente con un escenario de diversificación regional en el que múltiples linajes se diversificaron reiteradamente dentro del mismo dominio árido, con una contribución secundaria de la franja mediterránea Chile central.

Tabla 2.5. Resumen de los recuentos del mapeo estocástico biogeográfico (BSM; n = 50) para *Leucostele* usando el modelo BAYAREALIKE+J. Se presentan los números medios de los distintos tipos de eventos estimados, junto con sus desviaciones estándar (SD), la sumatoria del evento en los 50 árboles y el porcentaje respecto del total de eventos.

Modo		Tipo	Media	SD	Suma	%
Cladogénesis	Especiación dentro del área	Simpatria	8.80	0.83	440	46,32
		Simpatria por subconjunto	0	0	0	0
	Vicarianza	Vicarianza	0	0	0	0
	Dispersión	Eventos fundador	8.20	0.83	410	43,16
Anagénesis	Dispersión	Expansión de rango	2.00	0	100	10.52
	Extinción	Contracción de rango	0	0	0	0
Eventos Totales			19	0	950	100

Por otra parte, las matrices de transiciones del BSM muestran que las colonizaciones se concentraron en un conjunto acotado de rutas, con una marcada centralidad del eje Desierto de Atacama-Chile central-norte (D-E) y conexiones secundarias hacia Monte-Yungas (C), Chile central-sur (F) y, en menor medida, hacia la Puna (áreas A y B) (Figura 2.4A). En los eventos fundadores, la mayor cantidad de recuentos esperados se registró en la transición Desierto de Atacama-Chile central-norte (D→E: 2.96), que constituye la ruta dominante. Un segundo conjunto de transiciones relevantes incluyó D→F: (0.66), E→D (0.62), D→C (0.60), B→A (0.60) y B→D (0.60), seguidas de C→D (0.52) y C→A (0.40). Otras contribuciones de menor magnitud, aunque todavía detectables, correspondieron a F→D (0.30), E→F (0.28), E→C (0.22), F→C (0.18) y F→E (0.16). En conjunto, estos patrones sustentan un papel recurrente de las colonizaciones fundadoras conectando el núcleo atacameño con Chile central-norte, y en menor medida con el sistema andino oriental y con el extremo austral del rango del género (Figura 2.4A).

Las expansiones de rango anagenéticas mostraron un patrón altamente concentrado en muy pocas rutas recurrentes (Figura 2.4B). La transición más frecuente fueron expansiones reiteradas desde Chile central-sur hacia Chile central-norte (F→E: 0.80). También se identificó una ruta importante entre el Desierto de Atacama y Chile central-norte (D→E: 0.64), junto con una conexión recíproca de menor magnitud en sentido contrario (E→D = 0.36). Adicionalmente, se registró una expansión secundaria desde Chile central-norte a Chile central-sur (E→F: 0.20). En conjunto, las ganancias anagenéticas de área en *Leucostele* fueron escasas y estuvieron fuertemente canalizadas por un número muy reducido de conexiones espaciales recurrentes, particularmente entre D, E y F, mientras que no se detectaron expansiones en el resto de las rutas (Figura 2.4B).

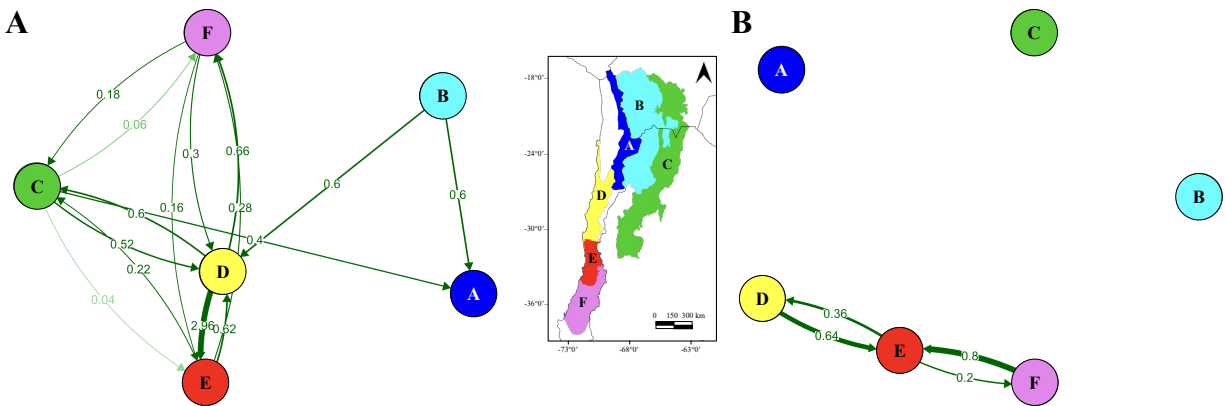


Figura 2.4. Eventos de dispersión inferidos a partir del mapeo estocástico biogeográfico (BSM) de *Leucostele*. Los nodos representan las áreas geográficas (A-F) y las flechas indican la dirección de las transiciones entre áreas, los valores sobre las flechas corresponden al número medio esperado de 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 representan ganancias de rango a lo largo de ramas. Los colores corresponden a las áreas geográficas indicadas en la leyenda: (A) Puna occidental, (B) Puna oriental, (C) Monte-Yungas, (D) Desierto de Atacama, (E) Chile central-norte y (F) Chile central-sur.

2.4. DISCUSIÓN

2.4.1. Relaciones filogenéticas en *Trichocereinae*

A escala de subtribu, la topología recuperada en este análisis sitúa a *Oreocereus* como el linaje más tempranamente divergente dentro del conjunto muestreado de *Trichocereinae*, mientras que el resto de los géneros se organiza en dos grandes bloques: uno integrado por *Lobivia*, *Trichocereus*, *Soehrensia*, *Acanthocalycium* y *Denmoza*, y otro formado por *Leucostele* y *Harrisia*. En el primero de estos, las relaciones indican una divergencia sucesiva desde *Lobivia* hacia *Trichocereus*, luego *Soehrensia* y, más internamente, el subclado *Acanthocalycium-Denmoza*. Este patrón coincide parcialmente con la filogenia obtenida por Schlumpberger & Renner (2012), quienes, a partir de tres regiones plastidiales no codificantes (*trnS-G*, *trnL* y *rpl16*; 3866 nucleótidos), también recuperaron a *Acanthocalycium* y *Denmoza* como un subclado, y a *Leucostele* como hermano de *Harrisia*. Sin embargo, ambas filogenias difieren en la estructura interna del clado restante, ya que en la reconstrucción de Schlumpberger & Renner (2012) *Lobivia* y *Soehrensia* aparecen asociadas entre sí y *Trichocereus* ocupa una posición más derivada dentro de ese conjunto, mientras que en la filogenia aquí discutida *Lobivia* constituye el linaje que diverge primero dentro de ese bloque y *Soehrensia* se asocia más estrechamente con *Acanthocalycium-Denmoza* que con *Lobivia*. Además, en

Schlumpberger & Renner (2012) *Oreocereus* aparece como hermano del clado integrado por *Acanthocalycium*, *Denmoza*, *Lobivia*, *Soehrensia* y *Trichocereus*, mientras que en esta reconstrucción ocupa la posición más tempranamente divergente dentro del conjunto muestreado.

El contraste es aún más marcado con la hipótesis de Hernández-Hernández *et al.* (2014), basada en marcadores plastidiales (*trnL-trnF*, *trnK-matK*, *matK* y *rpl16*; 5590 nucleótidos). En dicha filogenia, *Lobivia* fue recuperada como el linaje más externo del conjunto, *Oreocereus* ocupó una posición más derivada, y los taxones asignados a *Leucosteles* y *Trichocereus* no formaron clados cohesivos, sino que quedaron repartidos en distintos sectores del árbol. Más específicamente, *Leucosteles* resultó polifilético: una parte de sus especies se agrupó con *Harrisia*, mientras otra se asoció con elementos de *Trichocereus*. Frente a ello, la topología recuperada en este análisis muestra una estructura más cohesionada, en la que *Leucosteles* forma un clado bien delimitado y claramente separado de *Trichocereus*, mientras *Lobivia* se integra dentro del mismo bloque que *Trichocereus*, *Soehrensia*, *Acanthocalycium* y *Denmoza*. Asimismo, la filogenia difiere de la obtenida por Franck *et al.* (2013) utilizando dos marcadores plastidiales (*atpB-rbcL* y *rpl16*) y dos nucleares (*isi1* y *nhx1*), la cual recuperó a *Leucosteles* como hermano de *Chamaecereus* + *Soehrensia* p.p., en un clado que a su vez era hermano de *Trichocereus*, sin afinidad cercana con *Harrisia*.

En conjunto, estas comparaciones muestran que las relaciones profundas dentro de Trichocereinae han permanecido sensibles al muestreo taxonómico y al conjunto de marcadores plastidiales utilizados. No obstante, la coincidencia entre la filogenia aquí obtenida y la de Schlumpberger & Renner (2012), ahora evaluada con un muestreo mucho más denso dentro de *Leucosteles*, aporta un respaldo más robusto a la monofilia del género y a su relación de grupo hermano con *Harrisia*. Esta hipótesis representa la interpretación más estable de las afinidades generales dentro de este sector de la subtribu, y refuerza la idea de que *Leucosteles* constituye una entidad evolutiva independiente dentro de *Trichocereinae*, separada de *Trichocereus* s.str.

2.4.2. Relaciones filogenéticas al interior de *Leucosteles*

Dentro de *Leucosteles*, la topología recuperada muestra un patrón jerárquico plenamente coherente con la señal preliminar obtenida por Schlumpberger & Renner (2012), quienes ya habían recuperado a *L. atacamensis* como el linaje de divergencia más temprana entre los taxones muestreados del género, mientras *L. chilensis* s.l. y *L. terscheckii* representaban linajes posteriores. En la filogenia aquí obtenida, *L. atacamensis* vuelve a ocupar la posición más tempranamente divergente, mientras que el núcleo restante del género concentra la mayor parte de las divergencias internas.

En la base del núcleo de *Leucostele*, *L. deserticola* fue recuperada con *L. chiloensis* subsp. *panhoplites* como su linaje hermano en el Clado Menor I, sin asociación cercana con el resto de las entidades tratadas tradicionalmente dentro de *L. chiloensis*. Esta relación, situada tempranamente dentro de la diversificación del género y todavía dentro del dominio atacameño, sustenta el reconocimiento específico de la subespecie mencionada y refuerza la independencia de *L. deserticola*. A la vez, la recuperación de ambas accesiones de *L. deserticola* como un grupo monofilético, bien distante de *L. nigripilis*, rechaza la sinonimización bajo esta última planteada por Guerrero & Walter (2019) y Walter & Guerrero (2022), y resulta más congruente con el criterio de Albesiano (2012) que mantiene *L. deserticola* como entidad independiente. En términos evolutivos, este patrón sugiere que una parte importante de la diversidad temprana del género surgió por cladogénesis dentro del norte árido de Chile, antes de las expansiones hacia regiones más meridionales.

Más internamente, el Clado Menor II, integrado por *Leucostele chiloensis* subsp. *borealis*, *L. chiloensis* subsp. *eburneus* y *L. faundezii* aparece completamente separado de *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* de su localidad tipo (Río San Francisco) y de las muestras asignadas a *L. chiloensis* subsp. *australis*. Esta separación no solo es filogenéticamente nítida, sino también coherente con la existencia de linajes diferenciados dentro de las entidades tradicionalmente agrupadas bajo *L. chiloensis* s.l. La distancia de este clado respecto del complejo *chiloensis-australis* coincide además con la divergencia prolongada entre poblaciones septentrionales y meridionales propuesta previamente para *L. chiloensis* s.l. por Ossa *et al.* (2019). En ese estudio, ambos grupos se encontraban separados por una barrera al flujo génico alrededor de 32°30'S y diferían en su nicho climático realizado, especialmente en variables de precipitación. Sin embargo, la cronología allí inferida, de 2 200 generaciones o hace aproximadamente 44 Ka, parece corta en relación con la datación recuperada en la filogenia aquí obtenida y probablemente refleje una fase tardía de fragmentación poblacional o refuerzo del aislamiento durante el Pleistoceno tardío, más que el origen inicial de los linajes septentrionales y meridionales, cuya divergencia habría comenzado mucho antes. En este contexto, el desplazamiento hacia el sur no implicó simplemente variación dentro de una especie continua, sino la formación de linajes diferenciados durante la expansión del género fuera del Desierto de Atacama. En consecuencia, la combinación de separación filogenética, distribución diferenciada y las discontinuidades morfológicas señaladas por Albesiano (2012) favorece el reconocimiento de las entidades del Clado Menor II como especies.

Al interior del Clado Mayor del género, la posición de *L. litoralis* como línea divergente resulta congruente con su reconocimiento como especie (Guerrero & Walter 2019), particularmente porque no queda incluida dentro de un clado exclusivo de *L. chiloensis* s.l. El caso de *L. undulosa* y *L. skottsbergii* requiere mayor cautela, pues aunque ambas muestran coherencia morfológica relativa (Albesiano 2012), no se recuperan formando un clado

exclusivo, sino dentro de una estructura parafilética interrumpida por *L. litoralis*, *L. terscheckii* y los subclados A y B. Desde una perspectiva evolutiva, este patrón puede interpretarse como el resultado de especiación por aislamiento periférico asociada a desplazamientos fuera del núcleo ancestral del sur del Desierto de Atacama, mecanismo que ha sido invocado recientemente en cactáceas tanto para explicar la diferenciación de linajes edáficamente especializados a partir de especies más ampliamente distribuidas en *Melocactus* (Majure *et al.*, 2022), como para interpretar divergencias peripátricas en *Eulychnia* (Merklinger *et al.*, 2021).

Leucostele nigripilis y *L. pectinifera* aparecen asociadas a la muestra de *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* del Valle de Putaendo en el Subclado A, pero sin quedar absorbidas dentro de una sola entidad ampliamente variable. Esta parte del árbol corresponde a una diversificación más derivada del género, las dos primeras especies arbustivas con origen y distribución en el Desierto de Atacama y la última ya vinculado a Chile central-norte. En este contexto, la muestra de Putaendo resulta especialmente relevante, porque no se asocia estrechamente con *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* del Río San Francisco que constituye su la localidad tipo. Por tanto, podría representar un linaje no descrito formalmente, pese a la crípsis morfológica con *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* y *L. chiloensis* subsp. *australis*.

Algo similar ocurre con la relación entre *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* del Río San Francisco y *L. chiloensis* subsp. *australis*, que muestran coherencia morfológica, pero no forman un clado exclusivo debido a la posición intermedia de *L. bolligeriana*. La distribución aparentemente más costera de esta última, frente a las poblaciones más interiores del complejo *chiloensis-australis*, vuelve a sugerir que la fragmentación espacial y el aislamiento periférico pudieron desempeñar un papel importante en la generación de estos linajes del centro de Chile. Albesiano (2012) reconoció *Leucostele chiloensis* subsp. *australis* como una entidad independiente de *L. chiloensis* subsp. *chiloensis*, pues su concepción morfológica de este último taxón se limitó a las plantas del Valle del Elqui (es decir, a *L. chiloensis* subsp. *borealis*), a pesar de indicarle una distribución más amplia, probablemente debido a no haber observado el neotipo, ni haber prospectado localidad tipo.

En conjunto, la estructura interna de *Leucostele* muestra que las entidades tradicionalmente incluidas dentro de *L. chiloensis* (Albesiano, 2012; Walter & Guerrero, 2022), no corresponden a una sola especie ampliamente polimorfa, sino a un conjunto de linajes con historias evolutivas independientes, originados en distintos momentos de la diversificación del género. Este patrón no constituye un caso aislado dentro de los cactus chilenos. De hecho, se ha señalado explícitamente que en la flora cactológica de Chile ha sido frecuente la adopción de conceptos conservadores basados principalmente en similitud morfológica, con especies ampliamente circunscritas y un uso inflacionario de subespecies y variedades, muchas de las cuales no han sido corroboradas por evidencia molecular, lo que ha dado lugar a nuevas

combinaciones y reestructuraciones taxonómicas de los grupos (Guerrero *et al.*, 2019b; Walter *et al.*, 2024). En este sentido, la filogenia de *Leucosteles* respalda una interpretación taxonómica más fraccionada, pero también más coherente con su secuencia evolutiva.

2.4.3. Biogeografía histórica

La historia biogeográfica de *Leucosteles* no respondió a una expansión lineal desde un único centro, sino a una sucesión de reestructuraciones regionales distinguibles en tres fases, desarrolladas fundamentalmente entre el Plioceno tardío y el Pleistoceno temprano. La edad corona estimada para el género (3.03 Ma; 1.99-4.19 Ma) sitúa su origen en el Plioceno tardío y permite asociar una primera fase basal con la Puna oriental y el Monte-Yungas en un contexto andino-oriental amplio, más que una ocupación temprana inequívoca de las regiones chilenas occidentales. La segunda fase corresponde a la reorganización espacial hacia el Desierto de Atacama, donde se reconstruyen la mayor parte de los nodos internos del núcleo de *Leucosteles* y cuya diversificación principal se inició alrededor de 2.24 Ma, en el Pleistoceno temprano. La tercera fase, representada por expansiones posteriores desde este núcleo atacameño hacia Chile central-norte, Chile central-sur y, en menor medida, hacia áreas andinas orientales, también se desarrolló durante el Pleistoceno temprano, aunque algunas divergencias recientes del complejo *L. chilensis* en el Subclado B alcanzaron el Pleistoceno medio. En conjunto, el patrón recuperado no respalda una diversificación temprana distribuida homogéneamente entre todas las áreas consideradas, sino una historia espacial marcada por persistencia inicial en ambientes andino-orientales, colonización del dominio atacameño y diversificación secundaria en regiones adyacentes, en un intervalo de oscilaciones climáticas cuaternarias que pudo alterar la conectividad entre poblaciones y favorecer procesos alternados de aislamiento, persistencia local y expansión secundaria.

La primera fase, asociada al contexto andino oriental, sugiere un proceso inicial de persistencia en áreas preadaptadas más que una diversificación originada de inmediato dentro del núcleo hiperárido del Desierto de Atacama. Esta interpretación es congruente con la lógica propuesta por Axelrod (1967), según la cual la expansión hacia nuevos escenarios áridos puede estimular la diversificación de linajes previamente adaptados a condiciones secas, más que originar de novo dichas adaptaciones en el área posteriormente radiada. Bajo esta perspectiva, el contexto andino-oriental ancestral de *Leucosteles* no solo representaría su espacio de origen profundo, sino también el reservorio ecológico desde el cual pudo producirse la posterior ocupación del Desierto de Atacama. Este patrón ha sido evidenciado previamente para los *Oxalis* chilenos (Heibl & Renner, 2012), donde la ocupación de nuevos ambientes por distintos linajes no fue interpretada como una radiación adaptativa rápida, sino como el resultado de la llegada sucesiva de clados con historias independientes y con rasgos previamente compatibles con condiciones áridas o estacionales. Según esta lógica, la señal ancestral BC de *Leucosteles* puede entenderse como la expresión de una etapa temprana en la que el linaje aún permanecería

ligado al sistema andino oriental, y en la que la posterior ocupación del Desierto de Atacama habría dependido de su reorganización espacial como linaje preexistente. En este marco, la presencia de *L. atacamensis* subsp. *atacamensis* en la Puna occidental puede interpretarse como una ocupación secundaria del extremo norte de Chile dentro del propio clado de *L. atacamensis*, mientras que *L. atacamensis* subsp. *pasacana* conserva una asociación más directa con el rango ancestral Puna oriental-Monte-Yungas.

La segunda fase, correspondiente a la diversificación principal en el Desierto de Atacama, parece responder a mecanismos de fragmentación recurrente del hábitat, aislamiento regional y colonización de sectores disponibles durante pulsos favorables, procesos que ya han sido señalados para distintos grupos de la biota atacameña (Gengler-Nowak, 2002; Ossa *et al.*, 2013; Meriño *et al.*, 2024; Thompson *et al.*, 2024). En *Leucostele*, el predominio de nodos internos reconstruidos en D, junto con la alta frecuencia de simpatría y de eventos fundador en el BSM, sugiere precisamente que el Desierto de Atacama funcionó como un espacio de persistencia, aislamiento geográfico y colonizaciones de corto alcance. En este sentido, la ocupación del Desierto de Atacama no habría implicado simplemente la expansión del rango de un linaje árido preexistente, sino su establecimiento en un escenario espacialmente más heterogéneo, donde la combinación entre aridez de larga duración, discontinuidad del hábitat y complejidad topográfica habría multiplicado las oportunidades de aislamiento y divergencia.

La concentración de eventos de simpatría en el Desierto de Atacama refuerza la interpretación de esta región como núcleo principal de diversificación del género. Aunque la simpatría en BioGeoBEARS (Matzke, 2013, 2014) no debe interpretarse necesariamente como especiación estrictamente simpátrica en sentido poblacional (Futuyma & Kirkpatrick, 2023), su predominio dentro de D indica que múltiples divisiones cladogenéticas fueron reconstruidas sin cambios mayores de área entre ancestro y descendientes. Este patrón es compatible con una diversificación regional dentro de un dominio árido espacialmente compartimentalizado, donde poblaciones o linajes pudieron divergir dentro de una misma unidad biogeográfica amplia (Merklinger *et al.*, 2021; Boehnert *et al.*, 2022; Meriño *et al.*, 2024), pero separados localmente por discontinuidades de hábitat, gradientes altitudinales, valles transversales, cuencas interiores o barreras topográficas. Además, el BSM identifica al Desierto de Atacama como la principal fuente de colonizaciones fundadoras, especialmente hacia Chile central-norte y, en menor medida, hacia Monte-Yungas y Chile central-sur. De esta manera, el Desierto de Atacama habría actuado como receptor de una colonización temprana desde un contexto andino-oriental, espacio principal de persistencia, núcleo de diversificación interna y centro emisor de expansiones secundarias hacia regiones adyacentes.

La tercera fase, caracterizada por expansiones hacia Chile central-norte, Chile central-sur y retornos hacia áreas andinas orientales, puede interpretarse a partir de mecanismos de

dispersión regional, aislamiento periférico y fragmentación latitudinal. La dispersión entre áreas discretas ha sido considerada central en la historia de *Nolana* (Dillon *et al.*, 2009), género en el que la configuración de lomas y hábitats desérticos discontinuos fue entendida como un “archipiélago terrestre” capaz de promover colonizaciones repetidas y radiaciones derivadas. En *Leucostele*, aunque la matriz espacial no corresponde exactamente a un sistema de lomas costeras, sí parece haber operado una lógica comparable de expansión entre áreas áridas y semiáridas discretas, seguida por diferenciación regional.

A ello se suma que la fragmentación norte-sur y la diferenciación ecológica asociada a gradientes climáticos documentadas en complejos atacameño-mediterráneos (Jara-Arancio *et al.*, 2014; Ossa *et al.*, 2019; Merklinger *et al.*, 2021; Boehnert *et al.*, 2022), lo que ofrece un marco coherente para interpretar que, una vez establecida la diversificación principal en Atacama, varios linajes de *Leucostele* pasaron a divergir por aislamiento periférico, desplazamientos hacia ambientes adyacentes y subdivisión espacial de rangos previamente más continuos. En este contexto, la expansión hacia la franja mediterránea no habría implicado simplemente una prolongación del rango ancestral, sino a la ocupación de nuevas porciones del gradiente árido-semiárido-mediterráneo, donde la estacionalidad climática, la fragmentación latitudinal y la subdivisión del relieve habrían generado nuevas condiciones para la diferenciación regional de linajes previamente derivados en Atacama.

La expansión secundaria hacia el sistema Monte-Yungas, inferida para el linaje de *L. terscheckii*, muestra que la historia espacial de *Leucostele* no fue exclusivamente unidireccional desde los Andes hacia el Desierto de Atacama-Chile central, sino que también incluyó desplazamientos posteriores hacia áreas orientales. Este patrón es relevante porque permite interpretar la distribución actual del género como el resultado de una dinámica espacial compleja, en la que el origen basal andino-oriental fue seguido por una diversificación atacameña y por expansiones secundarias tanto hacia el sur mediterráneo como hacia regiones orientales. En consecuencia, el sistema andino no solo habría funcionado como área ancestral, sino también como destino secundario de algunos linajes derivados.

En conjunto, los estudios previos sobre linajes andino-atacameños y la evidencia recuperada para *Leucostele* sugieren una secuencia biogeográfica compuesta por tres momentos sucesivos de una misma dinámica biogeográfica. En esta, la que la aridez de larga duración, la heterogeneidad topográfica y las oscilaciones climáticas pleistocénicas habrían actuado conjuntamente en la generación de su diversidad actual, en consonancia con propuestas recientes que destacan el papel simultáneo de múltiples factores en la diversificación de las cactáceas (Thompson *et al.*, 2024).

2.5. CONCLUSIONES

Leucostele constituye un grupo monofilético dentro de Trichocereinae, hermano de *Harrisia* y claramente diferenciado de *Trichocereus* s.str., lo que resuelve una parte importante de la inestabilidad filogenética previamente atribuida al grupo. La filogenia plastidial calibrada en el tiempo indica un origen pliocénico tardío del género, seguido por una diversificación interna concentrada principalmente durante el Pleistoceno temprano, mientras que la reconstrucción biogeográfica revela una historia espacial escalonada: una fase inicial de persistencia en un contexto andino-oriental ecológicamente preadaptado, una colonización exitosa del Desierto de Atacama seguida por la diversificación principal del género en este paisaje árido espacialmente heterogéneo, y una fase posterior de expansiones hacia Chile central-norte, Chile central-sur y, en menor medida, hacia áreas andinas orientales, acompañadas por aislamiento regional y diferenciación latitudinal. En conjunto, estos resultados no solo respaldan un origen andino seguido de diversificación en el norte árido de Chile, sino que también muestran que la diversidad actualmente reunida bajo *L. chiloensis* no corresponde a una sola especie ampliamente polimorfa, sino a varios linajes con historias evolutivas y biogeográficas independientes, lo que aporta una base filogenómica para reinterpretar la taxonomía del género en estrecha relación con su historia de diversificación.

2.6. REFERENCIAS

- Albesiano S. 2012. A new taxonomic treatment of the genus *Trichocereus* (Cactaceae) in Chile. *Haseltonia* 18: 116-139. <https://doi.org/10.2985/026.018.0114>
- Albesiano S. 2015. Taxonomía y filogenia de *Trichocereus* (Berg.) Riccob. (Trichocereae-Cactaceae). Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de La Plata.
- Böhnert T, Luebert F, Merklinger FF, Harpke D, Stoll A, Schneider JV, Blattner FR, Quandt D, Weigend M. 2022. Plant migration under long-lasting hyperaridity - phylogenomics unravels recent biogeographic history in one of the oldest deserts on Earth. *New Phytologist* 234: 1863-1875. <https://doi.org/10.1111/nph.18082>
- Böhnert T, Merklinger FF, Sarnes E, Sarnes N, Kiesling R, Weigend M, Luebert F. 2025. Diversification history and conservation status of the South American cactus genus *Austrocactus*. *Taxon* 74: 94-112. <https://doi.org/10.1002/tax.13311>
- Bouckaert R, Vaughan TG, Barido-Sottani J, Duchêne S, Fourment M, Gavryushkina A, Heled J, Jones G, Kühnert D, Maio N, Matschiner M, Mendes FK, Müller NF, Ogilvie HA, du Plessis L, Popinga A, Rambaut A, Rasmussen D, Siveroni I, Suchard MA, Wu CH, Xie D, Zhang C, Stadler T, Drummond AJ. 2019. BEAST 2.5: An advanced software

platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology* 15: e1006650. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>

Burnham KP, Anderson DR. 2004. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33(2): 261-304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>

de Vos JM, Eggli U, Nyffeler R, Larridon I, McGinnie C, Epiawalage N, Maurin O, Forest F, Baker WJ. 2025. Phylogenomics and classification of Cactaceae based on hundreds of nuclear genes. *Plant Systematics and Evolution* 311(5): 28. <https://doi.org/10.1007/s00606-025-01948-z>

Dillon MO, Tu T, Xie L, Quipuscoa 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. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00040.x>

Dupin J, Matzke NJ, Särkinen T, Knapp S, Olmstead RG, Bohs L, Smith SD. 2017. Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae. *Journal of Biogeography* 44(4): 887-899. <https://doi.org/10.1111/jbi.12898>

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

Escalante T, Morrone JJ, Noguera-Urbano EA, Rodríguez-Tapia G, Sandoval-Salinas L. 2025. Biogeographic regions, provinces, and ecoregions: Integrating mammalian patterns from the Chihuahuan Desert to the Magellanic Moorland. En: Melletti M *et al.*, eds. *Mammals of Middle and South America: History, biogeography, conservation. Handbook of the Mammals of Middle and South America*. https://doi.org/10.1007/978-3-031-43163-0_26-1

Franck AR, Cochrane BJ, Garey JR. 2013. Phylogeny, biogeography, and infrageneric classification of *Harrisia* (Cactaceae). *Systematic Botany* 38(1): 210-223. <https://doi.org/10.1600/036364413X662105>

Futuyma D, Kirkpatrick M. 2023. *Evolution*. 5ta ed. Sunderland: Sinauer Associates.

- Gengler-Nowak K. 2002. Reconstruction of the biogeographical history of Malesherbiaceae. *The Botanical Review* 68(1): 171-188. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0171:ROTBHO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0171:ROTBHO]2.0.CO;2)
- Guerrero PC, Durán AP, Walter HE. 2011. Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama Desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments* 75: 991-997. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.036>
- Guerrero PC, Majure LC, Cornejo-Romero A, Hernández-Hernández T. 2019a. Phylogenetic relationships and evolutionary trends in the cactus family. *Journal of Heredity* 110: 4-21. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy064>
- Guerrero PC, Rosas M, Arroyo MTK, Wiens JJ. 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. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308721110>
- Guerrero PC, Walter HE. 2019. Nomenclatural novelties and a new species in Chilean Cactaceae. *Phytotaxa* 392(1): 89-92. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.392.1.11>
- Guerrero PC, Walter HE, Arroyo MTK, Peña CM, Tamburrino I, Benidictis M, Larridon I. 2019b. Molecular phylogeny of the large South American genus *Eriosyce* (Notocactaeae, Cactaceae): Generic delimitation and proposed changes in infrageneric and species ranks. *Taxon* 68: 557-573. <https://doi.org/10.1002/tax.12066>
- Heibl C, Renner SS. 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. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys034>
- Hernández-Hernández T, Brown JW, Schlumpberger BO, Eguiarte LE, Magallón S. 2014. Beyond aridification: Multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytologist* 202: 1382-1397. <https://doi.org/10.1111/nph.12752>
- Huelsenbeck JP, Nielsen R, Bollback JP. 2003. Stochastic mapping of morphological characters. *Systematic Biology* 52: 131-158. <https://doi.org/10.1080/10635150390192780>
- Hunt D. 2016. *CITES Cactaceae Checklist*. 3rd ed. Milborne Port: Remous Limited.

- Hunt D, Taylor N, Charles G. 2006. *The New Cactus Lexicon*. Milborne Port: DH Books.
- Jara-Arancio P, Arroyo MTK, Guerrero PC, Hinojosa LF, Arancio G, Méndez MA. 2014. Phylogenetic perspectives on biome shifts in *Leucocoryne* (Alliaceae) in relation to climatic niche evolution in western South America. *Journal of Biogeography* 41(2): 328-338. <https://doi.org/10.1111/jbi.12186>
- Katoh K, Standley DM. 2016. A simple method to control over-alignment in the MAFFT multiple alignment sequence program. *Bioinformatics* 32: 1933-1942. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btw108>
- Kiesling R, Larocca J, Faúndez L, Metzging D, Albesiano S. 2008. Cactaceae. En: Zuloaga FO, Morrone O, Belgrano MJ, eds. *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 107: 1715-1830.
- Kiesling R, Oakley L, Metzging D, Muruaga N, Albesiano S, Korotkova N, Huaylla L, Quispe N. 2014. Cactaceae. En: Jørgensen PM, Nee MH, Beck SG, eds. *Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia*. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 443-471.
- Kiesling R, Saravia M, Oakley L, Muruaga N, Metzging D, Novara L. 2011. Cactaceae. *Aportes Botánicos de Salta, Serie Flora* 2(7): 1-142.
- Korotkova N, Aquino D, Arias S, Eggli U, Franck A, Gómez-Hinostrosa C, Guerrero PC, Hernández HM, Kohlbecker A, Köhler M, Luther K, Majure LC, Müller A, Metzging D, Nyffeler R, Sánchez D, Schlumpberger B, Berendsohn WG. 2021. Cactaceae at Caryophyllales.org – a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia* 51: 251-270. <https://doi.org/10.3372/wi.51.51208>
- Lodé, J. 2024. New Combinations, Changes and Clarifications in Cactaceae 2024. *Cactus-Adventures International* 123: 130-146-
- Luebert F, Pliscoff PA. 2017. *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. 2nd ed. Santiago: Editorial Universitaria.
- Majure LC, Achá S, Baker MA, Puente-Martínez R, Köhler M, Fehlberg 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.
<https://doi.org/10.3390/d15040570>

Majure LC, Barrios D, Díaz E, Bacci LF, Piñeyro YE. 2022. Phylogenomics of the Caribbean melocacti: Cryptic species and multiple invasions. *Taxon* 71(5): 993-1012.
<https://doi.org/10.1002/tax.12791>

Matzke NJ. 2013. Probabilistic historical biogeography: New models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography* 5: 242-248. <https://doi.org/10.21425/F5FBG19694>

Matzke NJ. 2014. Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology* 63(6): 951-970.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056>

Matzke NJ. 2015. Stochastic mapping under biogeographical models. Available at:
http://phylo.wikidot.com/biogeobears#stochastic_mapping

Matzke NJ. 2018. BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and likelihood) Evolutionary Analysis with R Scripts. version 1.1.1, published on GitHub on November 6, 2018. <http://dx.doi.org/10.5281/zenodo.1478250>

Merklinger FF, 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: 184-199. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1608>

Meriño BM, Villalobos-Barrantes HM, Guerrero PC. 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): 651-662.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcae087>

Ossa CG, Montenegro P, Larridon I, Pérez F. 2019. Response of xerophytic plants to glacial cycles in southern South America. *Annals of Botany* 124: 15-26.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcy235>

Ossa PG, Pérez F, Armesto JJ. 2013. Phylogeography of two closely related species of *Nolana* from the coastal Atacama Desert of Chile: Post-glacial population expansions in response to climate fluctuations. *Journal of Biogeography* 40: 2191-2203.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12152>

- POWO. 2026. *Plants of the World Online*. Kew: Royal Botanic Gardens. Available at: <https://powo.science.kew.org>
- Rambaut A. 2018. *FigTree*. Version 1.4.4. Available at: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>
- Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G, Suchard MA. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67: 901-904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Ree RH, Sanmartín I. 2018. Conceptual and statistical problems with the DEC+J model of founder-event speciation and its comparison with DEC via model selection. *Journal of Biogeography* 45: 741-749. <https://doi.org/10.1111/jbi.13173>
- Ritz CM, Martins L, Mecklenburg R, Goremykin V, Hellwig FH. 2007. The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of paleogeography on the evolution of South American mountain cacti. *American Journal of Botany* 94: 1321-1332. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.8.1321>
- Rodríguez R, Marticorena C, Alarcón D, Baeza C, Cavieres L, Finot L, Fuentes N, Kiessling A, Mihoc M, Pauchard A, Ruiz E, Sanchez P, Marticorena A. 2018. Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Botánica* 75: 1-430. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432018000100001>
- Scherson RA, Thornhill AH, Urbina-Casanova R, Freyman WA, Plissock PA, Mishler BD. 2017. Spatial phylogenetics of the vascular flora of Chile. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 112: 88-95.
- Schlumpberger BO. 2012. New combinations in the *Echinopsis* alliance. *Cactaceae Systematics Initiatives* 28: 29-31.
- Schlumpberger BO. 2021. Revisions of *Acanthocalycium*, *Echinopsis*, *Leucostele*, *Lobivia*, *Reicheocactus*, *Setiechinopsis*, *Soehrensia*, and *Trichocereus*. En: Korotkova N, Aquino D, Arias S, Egli U, Franck A, Gómez-Hinostrosa C, Guerrero PC, Hernández HM, Kohlbecker A, Köhler M, Luther K, Majure LC, Müller A, Metzger D, Nyffeler R, Sánchez D, Schlumpberger B, Berendsohn WG. Cactaceae at Caryophyllales.org - a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia* 51: 251-270. <https://doi.org/10.3372/wi.51.51208>

- Schlumpberger BO, Renner SS. 2012. Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (Cactaceae): Polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. *American Journal of Botany* 99: 1335-1349. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100288>
- Thompson JB, Hernández-Hernández T, Keeling G, Vásquez-Cruz M, Priest NK. 2024. Identifying the multiple drivers of cactus diversification. *Nature Communications* 15(1): 7282. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-51666-2>
- Walter HE, Guerrero PC. 2022. Towards a unified taxonomic catalogue for the Chilean cacti: Assembling molecular systematics and classical taxonomy. *Phytotaxa* 550(2): 79-98. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.550.2.1>

CAPÍTULO III

DISTANCIA GEOGRÁFICA Y RUGOSIDAD DEL PAISAJE DETERMINAN LA DIVERGENCIA Y LA MEZCLA GENÓMICA EN *LEUCOSTELE* EN EL DESIERTO DE ATACAMA-CHILE CENTRAL

García-Beltrán JA, Toledo S, Melo-Gaymer MP, Rosas MR, Cisternas-Fuentes A, Guerrero, P.C. 2026. Geographic distance and landscape ruggedness shape genome-wide divergence and admixture in *Leucostele* cacti across the Atacama-central Chile biodiversity hotspot. *Annals of Botany* 137: 1115-1127. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaf323>

3.1. INTRODUCCIÓN

La porción árida del hotspot de biodiversidad de los Bosques Valdivianos-Lluvias Invernales de Chile corresponde a una estrecha franja geográfica que abarca el Desierto de Atacama y el Chile mediterráneo central, la cual alberga niveles excepcionalmente altos de endemismo vegetal (Arroyo *et al.*, 2004). Más del 60 % de su flora vascular nativa es endémica, incluyendo numerosas Cactaceae, geófitas y linajes leñosos que han evolucionado en respuesta al gradiente que va desde el desierto hiperárido hasta los bosques de tipo mediterráneo (Poch *et al.*, 2024). Esta notable singularidad florística deriva de complejas oscilaciones paleoclimáticas, del relieve topográfico y del aislamiento prolongado, que en conjunto han fomentado la divergencia de linajes y la especiación localizada. En consecuencia, este hotspot sostiene un mosaico de endemismos de distribución restringida junto con taxones más ampliamente distribuidos (Duarte *et al.*, 2014), lo que lo convierte tanto en un reservorio de novedad evolutiva como en una prioridad para la conservación.

La variabilidad climática global moldea profundamente la distribución de las plantas al alterar la temperatura y la disponibilidad de agua, redefiniendo así los regímenes de aridez a lo largo de gradientes de tierras secas (precipitación vs. evapotranspiración) (Berdugo *et al.*, 2020; Maestre *et al.*, 2021; Shi *et al.*, 2021). En zonas hiperáridas, como el Desierto de Atacama, los refugios hidrológicos localizados (oasis de niebla) crean hábitats discretos, semejantes a islas, que restringen el flujo génico y favorecen una especiación incipiente (Díaz *et al.*, 2012; Carrasco-Puga *et al.*, 2021). Las fluctuaciones climáticas en tierras áridas (incluidas las regiones hiperáridas a semiáridas) impulsaron así ciclos de contracción y expansión de rango, mediante cambios en la disponibilidad de agua más que por glaciación directa (Hewitt, 1996; 2000; Tarasov *et al.*, 2000; Médail & Diadema, 2009; Birks, 2019), aislando poblaciones y

promoviendo la divergencia genética (Cornejo-Romero *et al.*, 2013; Bonatelli *et al.*, 2014). De hecho, estudios ecológicos y genéticos sobre cactus sudamericanos revelan que la inestabilidad histórica del hábitat subyace a los patrones actuales de diferenciación y estructura de distribución (Ossa *et al.*, 2019; Martínez-Noguez *et al.*, 2020; Meriño *et al.*, 2024).

El margen andino occidental, desde el Desierto de Atacama hasta Chile mediterráneo central, se caracteriza por un relieve escarpado y multinivel (Garreaud *et al.*, 2010). En el norte, la Cordillera de la Costa forma una cadena latitudinal de sierras abruptas, mientras que en Chile central los sistemas longitudinales de montañas y valles añaden un segundo eje de complejidad (Luebert & Pliscoff, 2017). Este terreno intrincado amplifica los gradientes ambientales a cortas distancias, imponiendo barreras físicas al flujo génico. Sin embargo, los marcados cambios altitudinales también impulsan transiciones climáticas rápidas, forzando contracciones y expansiones de rango que ponen en contacto secundario a linajes previamente aislados, desdibujando así los límites genómicos y taxonómicos. Las Cactaceae ejemplifican esta dinámica: como una de las radiaciones adaptativas más notables a lo largo de los gradientes áridos de América (Hernández-Hernández *et al.*, 2014), los cactus columnares del Desierto de Atacama y de Chile central evidencian niveles excepcionalmente altos de endemismo y complejidad sistemática (Guerrero *et al.*, 2011; Duarte *et al.*, 2014). La evidencia filogenética sugiere que esta región, que abarca el norte de Chile, el noroeste de Argentina y el sur de Bolivia, constituye un centro de origen y diversificación para importantes linajes de cactus, incluida la subtribu Trichocereinae (Hernández-Hernández *et al.*, 2014). Dentro de este grupo, se ha demostrado que el tradicionalmente amplio género designado como *Echinopsis* sensu lato es polifilético y taxonómicamente inestable, lo que ha conducido a su división en varios géneros (Schlumpberger, 2012; Schlumpberger and Renner, 2012).

Leucostele, un género de cactus columnares restablecido y segregado de *Echinopsis*, se distribuye principalmente en Chile y se extiende hacia el Altiplano andino de Bolivia y Argentina (Kiesling *et al.*, 2008; 2014; Albesiano, 2012; Schlumpberger, 2012); a menudo domina paisajes áridos mediante agrupaciones densas y arborescentes, lo que lo convierte en un modelo ideal para estudiar especialización ecológica, aislamiento geográfico e hibridación en sistemas áridos (Taylor, 2012; Larridon *et al.*, 2018). Sin embargo, la superposición de rasgos morfológicos y las sutiles diferencias diagnósticas han oscurecido su verdadera diversidad e historia evolutiva (Albesiano, 2012; Schlumpberger & Renner, 2012; Guerrero & Walter, 2019). Como resultado, los tratamientos taxonómicos de *Leucostele* en el gradiente que va desde el Desierto de Atacama hiperárido hasta los ecosistemas mediterráneos de Chile central oscilan entre cinco especies (Walter & Guerrero, 2022) y nueve especies con cuatro subespecies (POWO, 2026), reflejando una incertidumbre persistente en la delimitación de especies (Hunt *et al.*, 2006; Albesiano, 2012; Hunt, 2016). Las oscilaciones climáticas del Pleistoceno, incluidas las contracciones de rango durante el Último Máximo Glacial y las

expansiones en el Holoceno medio, reconfiguraron los cinturones de vegetación a lo largo del gradiente Atacama-Chile central (Heusser *et al.*, 1999; Kaiser *et al.*, 2008). En este contexto, un muestreo denso a nivel poblacional, acoplado con análisis de datos de SNPs a escala genómica, es esencial para desentrañar la verdadera diversidad del género y los procesos evolutivos que sustentan su excepcional endemismo.

Considerando este contexto, investigamos los patrones genómicos de diferenciación genética y estructura poblacional en *Leucostele* a lo largo del Desierto de Atacama y Chile central, regiones de endemismo excepcional pero escasamente exploradas desde el punto de vista taxonómico y evolutivo. En este capítulo se evalúa si el aislamiento geográfico y la heterogeneidad topográfica restringen el flujo génico y promueven la divergencia y la formación de linajes, y simultáneamente, el contacto secundario favorece la mezcla genética cuantificando su incertidumbre ancestral. Estos escenarios contrastantes, es decir, aislamiento estricto (baja entropía de Shannon) vs. reticulación mediada por flujo génico (alta entropía), deberían dejar firmas genómicas distintas, que resolvemos mediante muestreo denso a lo largo del rango latitudinal del género.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Sitio de estudio

El gradiente desde el Desierto de Atacama hasta Chile central mediterráneo se extiende de entre 20° y 35° S y se caracteriza por dos regímenes de precipitación contrastantes. En el norte (20°-26° S), los veranos hiperáridos reciben prácticamente ninguna precipitación (0-20 mm/año) pero frecuentemente están envueltos en niebla costera (“camanchaca”), con precipitaciones invernales acumuladas que rara vez superan los 50 mm/año (Garreaud *et al.*, 2009). Hacia el sur, en Chile central (27°-35° S), la precipitación media anual aumenta bruscamente hasta 300-600 mm, concentrada en los meses australes de invierno (mayo-septiembre), y las zonas de gran altitud (> 1 500 m) en los Andes experimentan regularmente nevadas. La vegetación xerófita, a menudo dominada por cactus del género *Leucostele*, se extiende desde el nivel del mar hasta ~ 2 000 m, ocupando laderas de colinas de influencia marina, terrazas costeras y los suelos de quebradas en el norte (Luebert & Pliscoff, 2017), excluyendo *L. atacamensis* que se limita a elevaciones más elevadas. Hacia el centro de Chile, en latitudes más altas, estos matorrales se desarrollan predominantemente en laderas orientadas al norte y persisten hasta ~35° S al sur (Armesto & Martínez, 1978). Las reconstrucciones paleoclimáticas muestran que los desplazamientos del cinturón de los vientos del oeste y el anticiclón del Pacífico Sur impulsaron grandes cambios de vegetación durante el Pleistoceno, expandiendo y contrayendo periódicamente zonas áridas y mésicas en el centro-norte de Chile (Hinojosa, 2005; Kaiser *et al.*, 2008). Estas oscilaciones climáticas probablemente causaron contracciones de rango de

Leucostele durante máximos glaciares y expansiones durante la aridez del Holoceno medio, estructurando la diferenciación genética actual (Ossa *et al.*, 2019).

3.2.2. Muestreo de taxones

Analizamos 185 individuos georreferenciados procedentes de 20 poblaciones, que en conjunto abarcan todo el rango latitudinal y ecológico de *Leucostele* en el Desierto de Atacama hasta Chile central mediterráneo (Tabla 3.1). Se muestrearon diez individuos por población, excepto las tres poblaciones de *L. deserticola*, donde solo se incluyeron cinco individuos por población. Definimos cada población como una unidad local de muestreo correspondiente a una zona de hábitat geográficamente discreta, en la cual se espera que el apareamiento ocurra en gran medida al azar, y puede mostrar diferenciación genética respecto a otras unidades similares (Waples & Gaggiotti, 2006). Las localidades fueron seleccionadas por su relevancia taxonómica (localidades tipo o históricamente muestreadas) para representar las nueve especies y cuatro subespecies reconocidas por *Plants of the World Online* (POWO, 2026) en el área de estudio. Además, el muestreo fue diseñado para abarcar la amplia variación morfológica del género a lo largo del sitio de estudio (Figura 3.1). El muestreo se extendió desde el desierto influenciado por la niebla al norte de Taltal (24.8 °S, Región de Antofagasta) hasta el matorral mediterráneo al sureste de Talca (35.5 °S, Región de Maule), cubriendo así todas las zonas climáticas en las que se encuentra el género (Figura 3.2).

Para evaluar la estructura poblacional dentro de los taxones de amplia distribución, replicamos muestreos de las cuatro formas de mayor rango: *L. deserticola* se muestreó en Taltal, Quebrada Agua Verde y Valle de Los Choros, *L. chilensis* subsp. *panhoplites* en Mina Algarrobo y Las Cardas, *L. chilensis* subsp. *chilensis* en el Valle de Putaendo y el río San Francisco, mientras que *L. chilensis* subsp. *australis* se muestreó en Las Chilcas, Litueche, Valle de Cachapoal y Valle de Tinguiririca-Villa Prat. Los nueve sitios restantes corresponden cada uno a un único taxón morfológicamente distintivo: *L. nigripilis* (Norte de La Serena), *L. pectinifera* (Andacollo), *L. chilensis* subsp. *borealis* (Valle del Elqui), *L. undulosa* (Peña Blanca), *L. skottsbergii* (Puerto Oscuro), *L. faundezii* (Coyuntagua), *L. chilensis* subsp. *eburneus* (Quelón), *L. litoralis* (Pichidangui) y *L. bolligeriana* (Pichilemu). Este muestreo abarcaba la distribución completa de la mayoría de los taxones (los cuatro con una distribución amplia y los otros siete con una distribución más localizada), mientras que para *L. skottsbergii* y *L. litoralis* el muestreo abarcaba parte de su distribución, resultando en un rango intermedio. Este diseño maximiza tanto la amplitud taxonómica como la replicación dentro del taxón, asegurando que las comparaciones genéticas y morfológicas posteriores puedan rastrearse de forma inequívoca hasta sus orígenes geográficos. Se recogieron muestras de tejido de raíz de plantas vivas separadas por 20-50 m. El trabajo de campo se realizó entre diciembre de 2023 y febrero de 2024, y los especímenes testigos se depositaron en el herbario de la Universidad de Concepción (CONC), Chile (Tabla 3.1).



Figura 3.1. Diversidad taxonómica y morfológica de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central: *L. deserticola* en Taltal (A) y Valle de Los Choros (B), *L. chilensis* subsp. *panhoplites* en Mina Algarrobo (C), *L. nigripilis* en el Norte de La Serena (D), *L. pectinifera* en Andacollo (E), *L. faundezii* en Coyuntagua (F), *L. bolligeriana* en Pichilemu (G), *L. chilensis* subsp. *borealis* en el Valle del Elqui (H), *L. skottsbergii* en Puerto Oscuro (I), *L. chilensis* subsp. *eburneus* en Quelón (J), *L. litoralis* en Pichidanguí (K), *L. chilensis* subsp. *chilensis* en río San Francisco (L), *L. chilensis* subsp. *australis* en Las Chilcas (M), Valle de Tinguiririca-Villa Prat (N) y Litueche (Ñ).

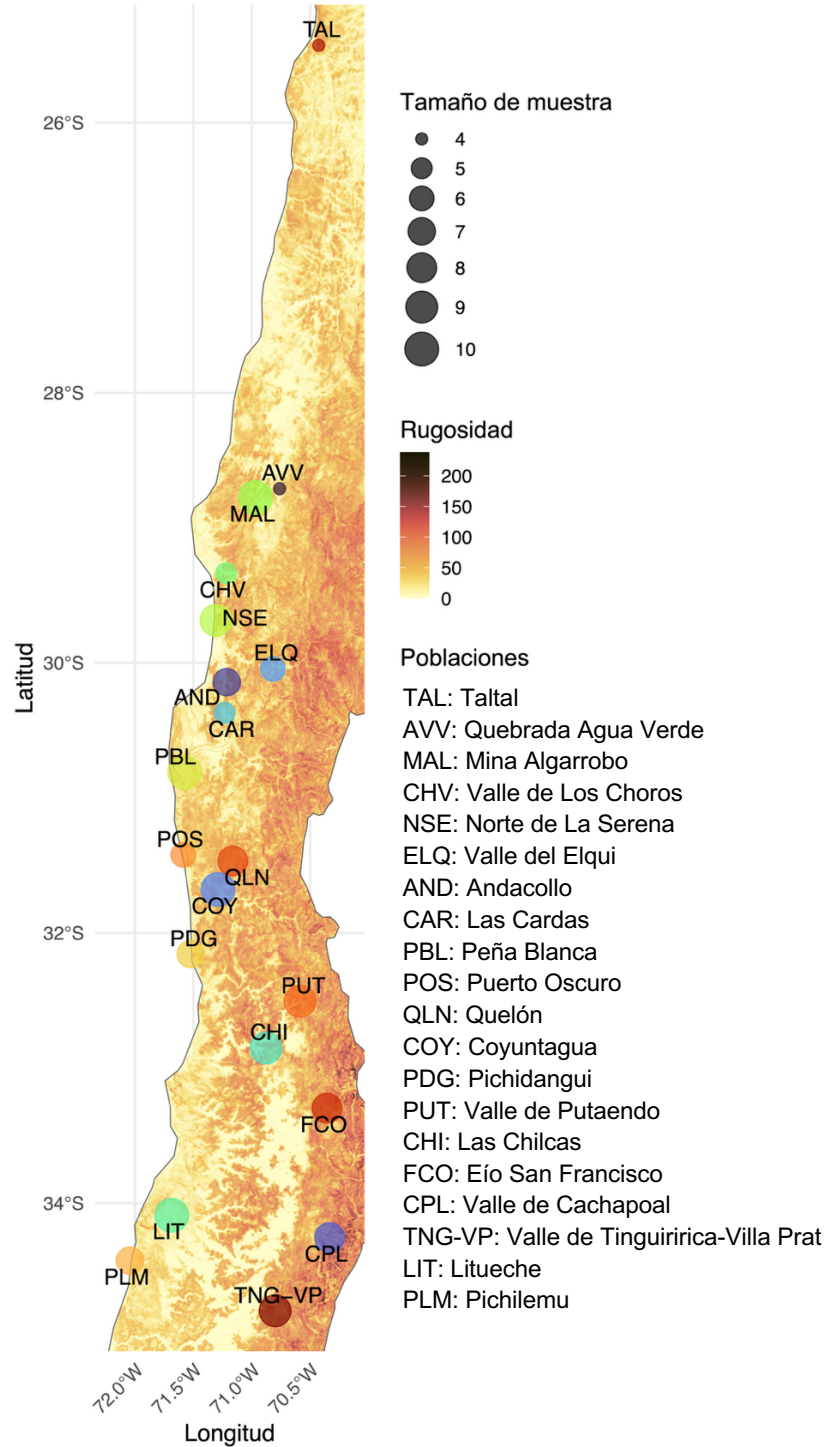


Figura 3.2. Diseño de muestreo de poblaciones de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central (~ 1 200 km). La figura muestra la distribución de las 20 poblaciones sobre un gradiente de rugosidad del terreno estimado mediante el índice de rugosidad de Riley (tonos claros = relieve liso; tonos oscuros = relieve accidentado). Los círculos indican las poblaciones muestreadas, y el tamaño de cada símbolo es proporcional al número de individuos genotipados retenidos tras el filtrado.

Tabla 3.1. Poblaciones incluidas en el estudio genético poblacional de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central. Los ejemplares testigos se depositaron en el Herbario de la Universidad de Concepción (CONC).

Taxón	Población	Ejemplares testigos (CONC)	Latitud	Longitud
<i>L. bolligeriana</i> (Mächler & Helmut Walter) Schlumpb.	Pichilemu (Punta de Lobos), Reg. de l Libertador General Bernardo O'Higgins	#201514	-34.427	-72.040
	Las Chilcas, Reg. de Valparaíso	#198254	-32.851	-70.877
	Valle de Cachapoal, Reg. del Libertador General Bernardo O'Higgins	#198281	-34.255	-70.333
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>australis</i> (F.Ritter) Schlumpb.	Valle de Tinguiririca, Reg. del Libertador General Bernardo O'Higgins y Villa Prat, Reg. del Maule	#198246	-34.733	-70.738
	Litueche, Reg. del Maule	#198250	-35.107	-71.617
			-34.091	-71.684
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>borealis</i> (F. Ritter) Lodé	Valle del Elqui, Reg. de Coquimbo	#198253	-30.044	-70.819
<i>L. chiloensis</i> (Colla) Schlumpb. subsp. <i>chiloensis</i>	Valle de Putaendo, Reg. de Valparaíso	#198284	-32.505	-70.585
	Río San Francisco, Reg. Metropolitana de Santiago	#198245	-33.297	-70.356
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>eburneus</i> (K.Schum.) Schlumpb.	Quelón, Reg. de Coquimbo	#198243	-31.467	-71.162
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>panhoplites</i> (K.Schum.) Schlumpb.	Mina Algarrobo, Reg. de Atacama	#198251	-28.777	-70.966
	Las Cardas, Reg. de Coquimbo	#198252	-30.371	-71.233
	Taltal (Cerro Perales), Reg. de Antofagasta	#198247	-25.428	-70.427
<i>L. deserticola</i> (Werderm.) Schlumpb.	Quebrada Agua Verde, Reg. de Atacama	#198244	-28.709	-70.760
	Valle de Los Choros, Reg. de Coquimbo	#201517	-29.337	-71.219
<i>L. faundezii</i> (Albesiano) Schlumpb.	Coyuntagua, Reg. de Coquimbo	#198285	-31.672	-71.288
<i>L. litoralis</i> (Johow) P.C.Guerrero & Helmut Walter	Pichidanguí, Reg. de Coquimbo	#201515	-32.155	-71.521
<i>L. nigripilis</i> (Phil.) P.C.Guerrero & Helmut Walter	Norte de La Serena, Reg. de Coquimbo	#201516	-29.685	-71.306
<i>L. pectinifera</i> (Albesiano) Schlumpb.	Andacollo, Reg. de Coquimbo	#198238	-30.141	-71.214
<i>L. skottsbergii</i> (Backeb.) P.C.Guerrero & Helmut Walter	Puerto Oscuro, Reg. de Coquimbo	#198248	-31.421	-71.585
<i>L. undulosa</i> (Albesiano) Schlumpb.	Peña Blanca, Reg. de Coquimbo	#201518	-30.809	-71.574

3.2.3. Extracción y secuenciación de ADN

El ADN genómico total se extrajo utilizando el protocolo descrito por Edwards *et al.* (1991). Después de comprobar la calidad, se enviaron 40 μl de ADN genómico de 60 ng/ μl de cada muestra de los 185 genotipos (Tabla 3.1) para escanear todo el genoma utilizando la tecnología DArTseq (<https://www.diversityarrays.com/>; Sansaloni *et al.*, 2011) en Diversity Arrays Technology Pty Ltd (Canberra, Australia). DArTseq es una tecnología de secuenciación basada en la reducción de la complejidad del genoma, la cual selecciona de forma inteligente las áreas predominantemente activas del genoma (baja secuencia de copias), a la vez que enmascara las secuencias repetitivas de menor valor (Steane *et al.*, 2014). Este proceso inicia con la aplicación de una combinación de enzimas de restricción para fragmentar muestras de ADN de manera altamente reproducible y lograr una biblioteca mejorada que se secuencia en plataformas de secuenciación de próxima generación (NGS). Posteriormente, las secuencias se agrupan de acuerdo con su similitud y se aplican una serie de filtros patentados para seleccionar las etiquetas de secuencia que incluyen un marcador SNP fiable (Gruber *et al.*, 2018).

3.2.4. Control de calidad y análisis genético de poblaciones

El filtrado de datos siguió las recomendaciones del manual DArT (Gruber *et al.*, 2018) y del paquete R dartR (Mijangos *et al.*, 2022): retención de loci con profundidad de lectura entre 5 y 50, eliminación de loci con tasa de llamado inferior al 70 %, retención de loci donde el alelo menos frecuente aparece en al menos el 5% de la población y mantención de individuos que tienen al menos el 70% de los loci genotipificados.

El número medio de alelos (N), el número efectivo de alelos (N_e), la heterocigosidad esperada (H_e), la heterocigosidad observada (H_o) y el coeficiente de endogamia (F_{IS}) se estimaron para cada población usando genepop v.4.7.5 (Rousset, 2008). La diversidad genética mediante el índice de Simpson y el desequilibrio de ligamiento en las poblaciones, utilizando el estimador estandarizado multilocus de desequilibrio de ligamiento \bar{r}_d (Agapow & Burt, 2001), se evaluaron en la biblioteca poppr en R, este último mediante 999 permutaciones. La evaluación del equilibrio de Hardy-Weinberg se realizó utilizando la función `hw.test` de la biblioteca `pegas` con 100 000 permutaciones (Paradis, 2010). A partir de la matriz filtrada, se obtuvo una matriz sin datos faltantes, imputada usando los coeficientes de ascendencia estimados con el algoritmo de factorización de matriz no negativa dispersa (`snmf`) implementado en el paquete LEA R (Frichot & François, 2015). La imputación se realizó en la mejor secuencia seleccionada para $K = 8$, basada en el criterio de menor entropía cruzada. Utilizamos la opción de “mode”, que reemplaza los valores faltantes por el genotipo más probable inferido para cada locus a través de las poblaciones ancestrales estimadas.

La estructura poblacional espacial se reconstruyó utilizando TESS3 (Caye *et al.*, 2016), y se empleó el análisis discriminante de componentes principales (DAPC) de la biblioteca

adegenet (Jombart, 2008) para inferir la estructura genética de las poblaciones de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central. TESS3 es un paquete integrador que infiere la estructura poblacional a partir de información genotípica y geográfica. El número óptimo de poblaciones ancestrales (K) se determinó utilizando un método de entropía cruzada implementado con la función `snmf` en el paquete LEA (Frichot & François, 2015). El algoritmo `snmf` se ejecutó con 10 000 repeticiones y un valor fluctuante de K de 2 a 30. Aquellas poblaciones en las que la mayoría de sus individuos presentó una probabilidad de pertenencia <75 % fueron etiquetadas como poblaciones con mezcla genética.

Para cuantificar la complejidad de la mezcla genética, se calculó la entropía de Shannon de las proporciones de ascendencia para cada individuo (Jakobsson & Rosenberg 2007). La entropía fue calculada a partir de la matriz Q de probabilidades de pertenencia individual obtenida con TESS3. La entropía media por población se utilizó entonces como medida resumida de la incertidumbre de la mezcla (Sherwin, 2010), la cual resume la distribución de las proporciones de ascendencia entre grupos genéticos: valores bajos indican asignaciones concentradas en uno o pocos grupos, compatibles con mayor diferenciación genética, mientras que valores altos reflejan una ascendencia más distribuida entre varios grupos, compatible con mezcla genética o contacto entre linajes.

Para investigar posibles predictores espaciales y ambientales de la mezcla genética, extrajimos valores de rugosidad topográfica para el centroide de cada población a partir de modelos digitales de elevación (DEM) derivados de la Shuttle Radar Topography Mission (SRTM), utilizando el índice de rugosidad del terreno de Riley *et al.* (1999; Figura 3.2). Las matrices de distancia geográfica entre centroides poblacionales se calcularon mediante la fórmula de Haversine. La entropía media por población fue modelada como variable respuesta en función de la rugosidad topográfica y del aislamiento geográfico, utilizando modelos mixtos espaciales con una estructura de covarianza de Matérn implementados en el paquete `spaMM` de R (Rousset & Ferdy, 2014). Esta estructura permitió considerar la autocorrelación espacial entre poblaciones, es decir, la no independencia esperada entre poblaciones geográficamente próximas.

La diferenciación genética entre poblaciones se estimó mediante comparaciones por pares de valores F_{ST} (Weir & Cockerham, 1984) utilizando la función `fastDivPart` del paquete R `diveRcity` (Keenan *et al.*, 2013). La relación de F_{ST} con la distancia geográfica entre las poblaciones se evaluó mediante un Test de Mantel, utilizando la función `mantel.rtest` del paquete `ade4` (Dray & Dufour, 2007) con 9 999 permutaciones. Finalmente, se creó un diagrama de dispersión usando la función `ggplot2` en R (Wickham, 2016) para visualizar la relación entre los valores de F_{ST} y las distancias entre las poblaciones apareadas.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Diversidad genética

La genotipificación de 185 individuos produjo inicialmente 43 166 SNPs con 36.11 % de datos faltantes. Tras el filtrado de calidad (profundidad de lectura, tasa de llamado, frecuencia del alelo menor y umbrales de tasa de llamado por individuo), el conjunto de datos se redujo a 9 397 SNPs registrados en 151 individuos, con los datos faltantes reducidos a 8.4 % antes de la imputación (0 % después de la imputación). El análisis global de desequilibrio de ligamiento reveló un patrón variable en el índice estandarizado multilocus de desequilibrio de ligamiento (\bar{r}_d), con valores que oscilaron entre 0.001 y 0.032 (Tabla 3.2). En particular, las poblaciones de *L. pectinifera* de Andacollo y de *L. bolligeriana* de Pichilemu mostraron los valores más altos de \bar{r}_d , lo que sugiere la posible presencia de loci ligados o efectos de selección local. En contraste, los valores de \bar{r}_d se mantuvieron casi siempre cercanos a cero, indicando una mayor aleatoriedad en la asociación entre loci. Este resultado respalda el tratamiento de los marcadores evaluados como independientes en la mayoría de las poblaciones analizadas. Además, se observaron desviaciones significativas del equilibrio de Hardy-Weinberg en algunas poblaciones (Tabla 3.2) y un claro déficit de heterocigotos en comparación con los valores esperados ($H_o = 0.061-0.18$ vs. $H_e = 0.063-0.208$). Los coeficientes de endogamia (F_{IS}) mostraron una variabilidad considerable, con valores que oscilaron entre 0.040 (*L. deserticola* de Taltal) y 0.359 (*L. litoralis* de Pichidanguí), lo que sugiere distintos grados de apareamiento no aleatorio dentro de las poblaciones estudiadas.

3.3.2. Patrones espaciales de estructura genómica y mezcla

El análisis TESS3 de la estructura poblacional espacial reveló un valor óptimo de $K = 10$, dividiendo el diverso grupo en diez grupos genéticos diferenciados latitudinalmente (Figura 3.3-3.4): I (*Leucostele deserticola* de Taltal); II (*L. deserticola* de Quebrada Agua Verde y *L. chiloensis* subsp. *panhoplites* de Mina Algarrobo); III (*L. deserticola* del Valle de Los Choros y *L. nigripilis* del Norte de La Serena); IV (*L. chiloensis* subsp. *borealis* del Valle del Elqui, *L. pectinifera* de Andacollo y *L. chiloensis* subsp. *panhoplites* de Las Cardas); V (*L. undulosa* de Peña Blanca y *L. skottsbergii* de Puerto Oscuro); VI (*L. chiloensis* subsp. *eburneus* de Quelón, *L. faundezii* de Coyuntagua y *L. litoralis* de Pichidanguí); VII (*L. chiloensis* subsp. *chiloensis* del Valle de Putaendo y el río San Francisco, y *L. chiloensis* subsp. *australis* de Las Chilcas); VIII (*L. chiloensis* subsp. *australis* del Valle de Cachapoal y del Valle de Tinguiririca-Villa Prat); IX (*L. chiloensis* subsp. *australis* de Litueche); y X (*L. bolligeriana* de Pichilemu).

Tabla 3.2. Diversidad genética y estadísticos de ligamiento para 20 poblaciones de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central. Para cada población se refiere el número de alelos (N); número efectivo de alelos (N_e); heterocigosidad esperada (H_e); heterocigosidad observada (H_o); coeficiente de endogamia (F_{IS}); el índice de Simpson (λ), una medida de la diversidad genética; y el índice estandarizado de desequilibrio de ligamiento multilocus ($\bar{r}d$). Los asteriscos (*) indican $P < 0.01$ para pruebas de desviaciones de equilibrio de Hardy-Weinberg o para pruebas de permutación $\bar{r}d$. Los ejemplares testigos se depositaron en el Herbario de la Universidad de Concepción (CONC).

Taxón	Población	N	Ne	Hs	Ho	F_{IS}	λ	$\bar{r}d$
<i>L. bolligeriana</i>	Pichilemu	1.404	1.31	0.143	0.118	0.172	0.86	0.032
	Las Chilcas	1.546	1.412	0.209	0.161	0.229	0.89	0.002*
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>australis</i>	Litueche	1.486	1.364	0.179	0.148	0.171	0.9	0.009
	Valle de Cachapoal	1.475	1.365	0.195	0.143	0.268	0.88	0.013*
	Valle de Tinguiririca-Villa Prat	1.468	1.356	0.187	0.152	0.188	0.88	0.002
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>borealis</i>	Valle del Elqui	1.483	1.374	0.19	0.144	0.244	0.83	0.005*
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>	Valle de Putaendo	1.567	1.423	0.208	0.18	0.134	0.89	0.003
	Río San Francisco	1.526	1.401	0.205	0.167	0.185	0.88	0.001
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>eburneus</i>	Quelón	1.54	1.404	0.201	0.162	0.194	0.88	0.001
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>panhoplites</i>	Mina Algarrobo	1.455	1.332	0.163	0.144	0.119	0.9	0.023
	Las Cardas	1.386	1.31	0.176	0.129	0.267	0.8	0.011*
	Taltal	1.147	1.121	0.063	0.061	0.04	0.75	0.011
<i>L. deserticola</i>	Quebrada Agua Verde	1.294	1.241	0.148	0.127	0.145	0.75	0.029
	Valle de Los Choros	1.394	1.317	0.177	0.152	0.142	0.8	0.016
<i>L. faundezii</i>	Coyuntagua	1.563	1.417	0.198	0.162	0.18	0.9	0.001
<i>L. litoralis</i>	Pichidangui	1.394	1.312	0.188	0.12	0.359	0.86	0.009*
<i>L. nigripilis</i>	Norte de La Serena	1.546	1.407	0.193	0.169	0.125	0.89	0.005
<i>L. pectinifera</i>	Andacollo	1.524	1.403	0.187	0.154	0.176	0.86	0.031
<i>L. skottsbergii</i>	Puerto Oscuro	1.471	1.367	0.191	0.164	0.141	0.83	0.001
<i>L. undulosa</i>	Peña Blanca	1.528	1.391	0.196	0.17	0.135	0.9	0.001

La probabilidad de pertenencia de individuos a estos grupos fue $>75\%$ en solo ocho poblaciones (Figura 3.3), entre las que destaca *L. deserticola* de Taltal (0.99 ± 0.01) y *L. chiloensis* subsp. *australis* del Valle de Tinguiririca-Villa Prat (0.88 ± 0.14). Las 12 poblaciones restantes mostraron una mezcla genética sustancial, con probabilidades significativas de pertenencia a grupos vecinos. Seis poblaciones mostraron una mezcla significativa con grupos contiguos tanto del norte como del sur (Figura 3.3); tres poblaciones mostraron mezcla significativa solo con grupos del norte (*L. deserticola* del Valle de Los Choros, *L. chiloensis* subsp. *eburneus* de Quelón y *L. bolligeriana* de Pichilemu); y una población mostró mezcla significativa solo con grupos del sur (*L. chiloensis* subsp. *chiloensis* del Valle de San Francisco). Mientras tanto, la población de *L. litoralis* de Pichidangui (0.52 ± 0.04 al grupo VI) muestra una mezcla significativa con varios grupos definidos (Figura 3.3), especialmente con el grupo vecino del norte (0.16 ± 0.01 al grupo V), así como con los grupos I (0.06 ± 0.02), IV (0.07 ± 0.01) y VII y VIII (0.06 ± 0.01). Finalmente, la población de *L. skottsbergii* de Puerto Oscuro, situada en el límite espacial de los grupos V y VI (Figura 3.4), mostró una mezcla genética de ambos grupos (0.44 ± 0.01 al grupo V y 0.43 ± 0.01 al grupo VI; Figura 3.3).

El análisis DAPC reveló diez clústeres genéticos (Figura 3.5), la mayoría de los cuales coincidieron con los grupos genéticos identificados por el análisis de estructuración TESS3. Sin embargo, las poblaciones de *L. skottsbergii* de Puerto Oscuro y *L. litoralis* de Pichidangui formaron un grupo independiente, por lo que *L. undulosa* de Peña Blanca constituyó su propio grupo, al igual que *L. chiloensis* subsp. *eburneus* de Quelón y *L. faundezii* de Coyuntagua. Por otro lado, *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* del Río San Francisco se agrupó con las poblaciones de *L. chiloensis* subsp. *australis* del Valle de Cachapoal, Valle de Tinguiririca-Villa Prat y Litueche. Por lo tanto, *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* del Valle de Putaendo y *L. chiloensis* subsp. *australis* de Las Chilcas permanecieron en su propio grupo, y la diferenciación entre las poblaciones de *L. chiloensis* subsp. *australis* del Valle de Cachapoal y del Valle Tinguiririca-Villa Prat respecto a Litueche no se mantuvo en el DAPC.

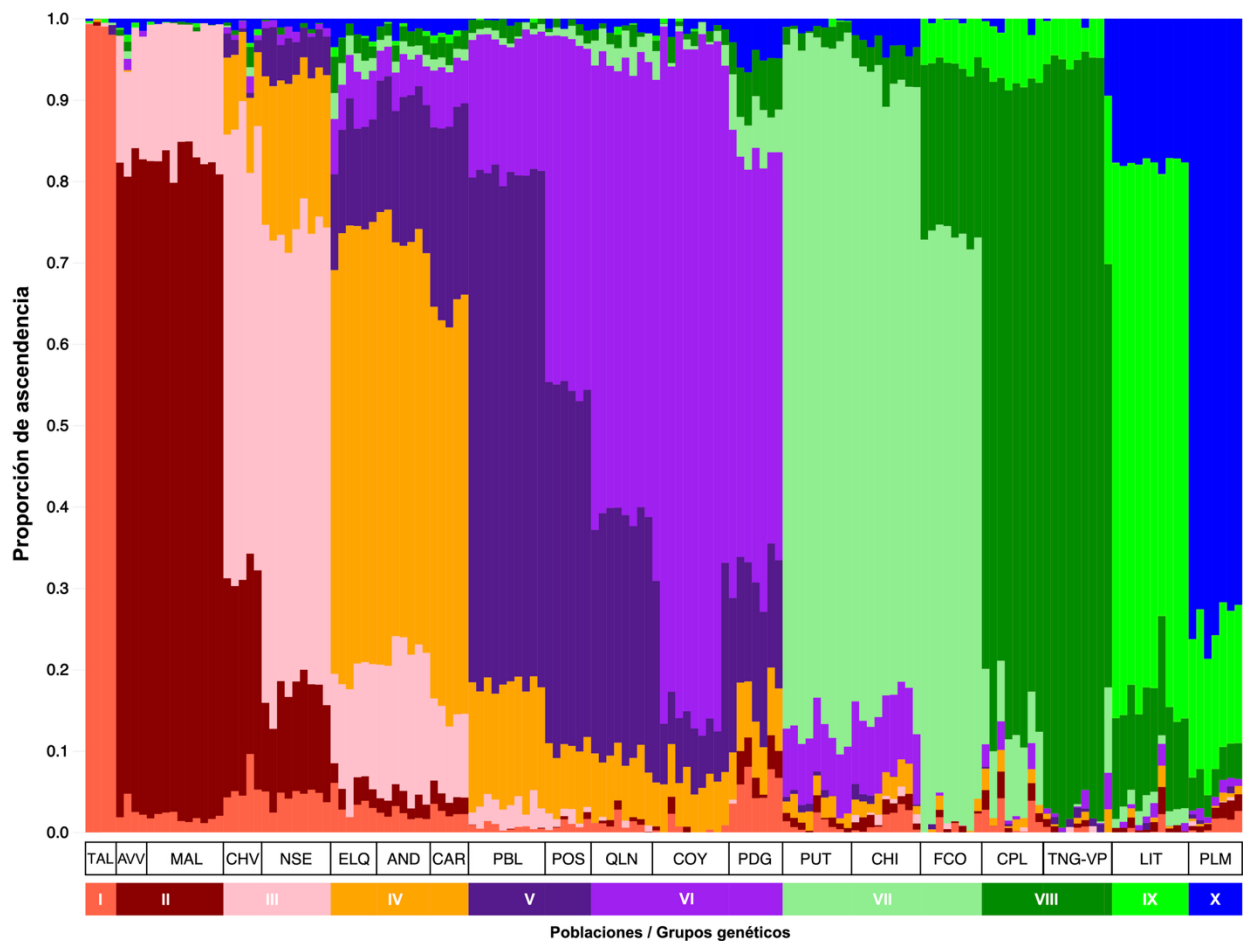


Figura 3.3. Estructura poblacional y coeficientes de ascendencia de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central, inferida a partir de 151 individuos y 9 397 SNPs mediante TESS3, utilizando el número óptimo de grupos genéticos sugerido por la validación cruzada de entropía ($K = 10$). Cada color representa un grupo genético, identificado con números romanos, así como las poblaciones incluidas en cada grupo. Poblaciones: TAL (Taltal), AVV (Quebrada Agua Verde), MAL (Mina Algarrobo), CHV (Valle de Los Choros), NSE (Norte de La Serena), ELQ (Valle del Elqui), AND (Andacollo), CAR (Las Cardas), PBL (Peña Blanca), POS (Puerto Oscuro), QLN (Quelón), COY (Coyuntagua), PDG (Pichidanguí), PUT (Valle de Putaendo), CHI (Las Chilcas), FCO (Río San Francisco), CPL (Valle de Cachapoal), TNG-VP (Valle de Tinguiririca-Villa Prat), LIT (Litueche), PLM (Pichilemu).

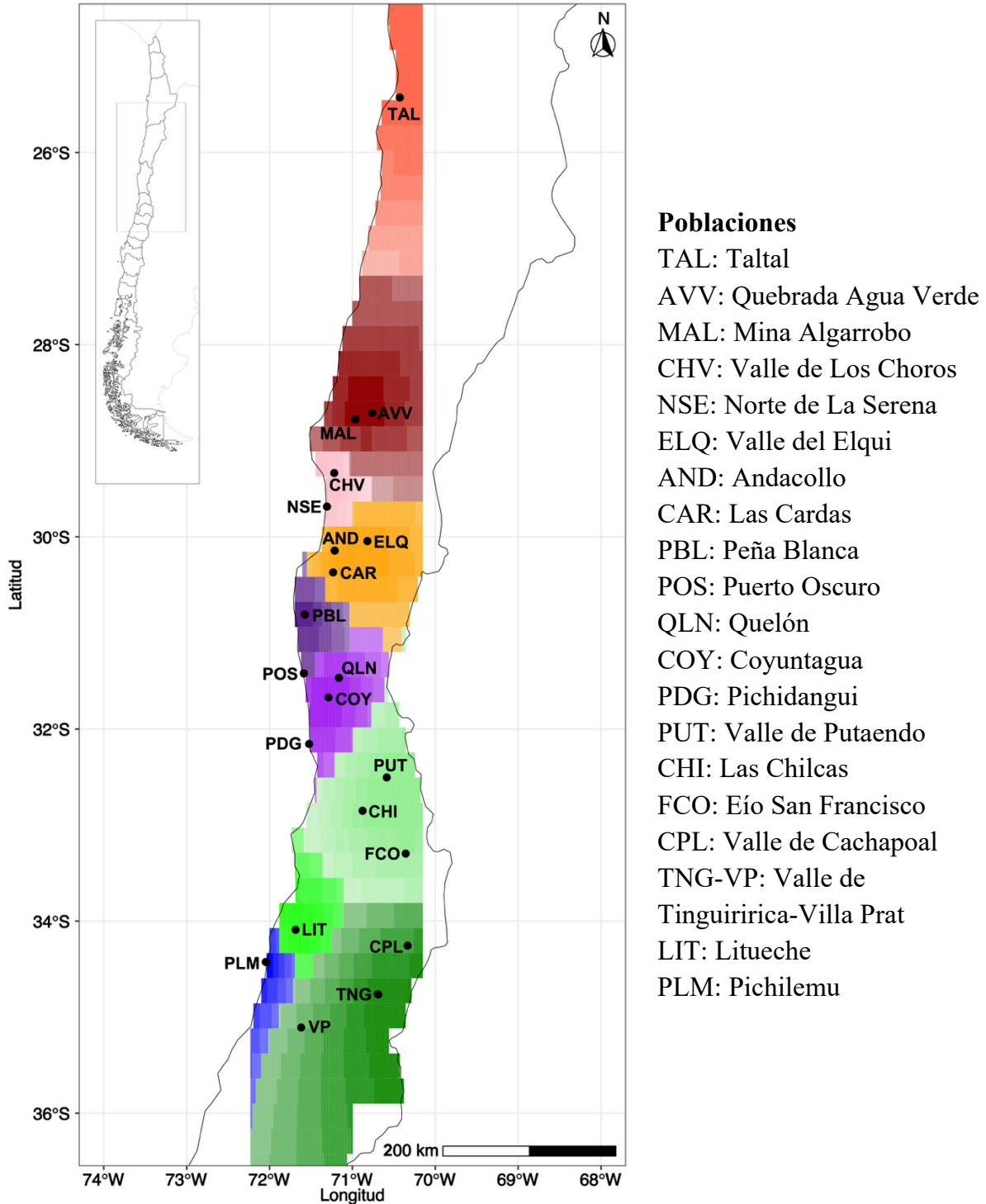


Figura 3.4. Interpolación espacial de los coeficientes de ascendencia poblacional en *Leucostele* a lo largo de la distribución geográfica de los 151 genotipos y 9 397 SNPs analizados mediante TESS3 en el Desierto de Atacama y Chile central. Los grupos genéticos se representan con la misma codificación de colores utilizada en la figura de estructura poblacional. Cada color representa un grupo genético tal como en la Figura 3.3.

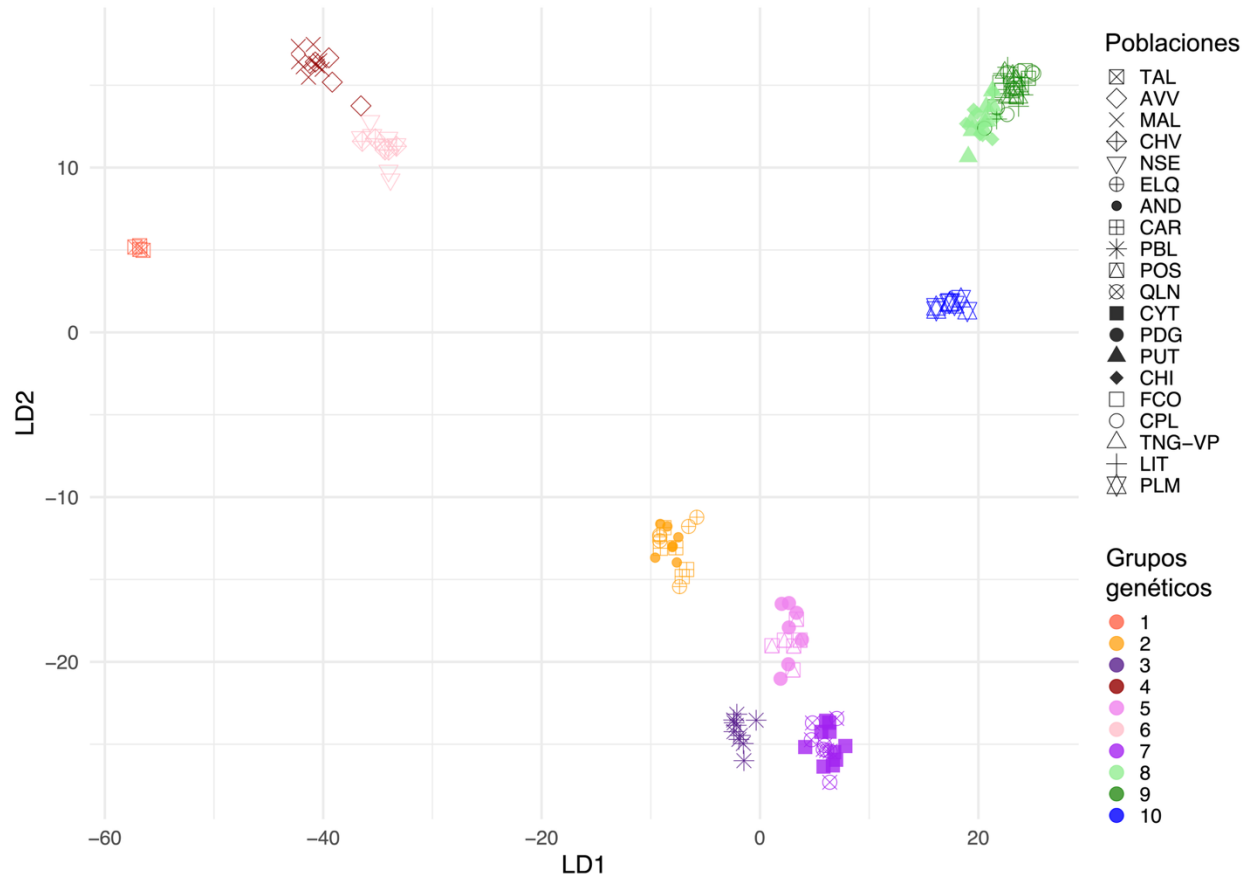


Figura 3.5. Estructura poblacional de las poblaciones de *Leucostele* en el desierto de Atacama y el centro de Chile, basada en el análisis de 151 individuos utilizando 9 397 SNPs, revelado por un análisis discriminante de componentes principales (DAPC) usando el número de grupos genéticos $K = 10$. Poblaciones: TAL (Taltal), AVV (Quebrada Agua Verde), MAL (Mina Algarrobo), CHV (Valle de Los Choros), NSE (Norte de La Serena), ELQ (Valle del Elqui), AND (Andacollo), CAR (Las Cardas), PBL (Peña Blanca), POS (Puerto Oscuro), QLN (Quelón), COY (Coyuntagua), PDG (Pichidangui), PUT (Valle de Putaendo), CHI (Las Chilcas), FCO (Río San Francisco), CPL (Valle de Cachapoal), TNG-VP (Valle de Tinguiririca-Villa Prat), LIT (Litueche), PLM (Pichilemu).

La entropía de mezcla mostró una variación sustancial entre las poblaciones de *Leucostele* (Figura 3.2; Tabla 3.3), alcanzando sus valores más altos en localidades centrales y de transición como Pichidangui (1.55), Valle del Elqui (1.52) y Las Cardas (1.51), y disminuyendo notablemente tanto hacia el norte hiperárido (Taltal, 0.07) como hacia las poblaciones más meridionales (Valle de Tinguiririca-Villa Prat, 0.45). La rugosidad del terreno mostró una tendencia espacial inversa (Tabla 3.3), que van desde topografías suaves en los valles centrales y llanuras costeras (Valle de Los Choros, 2.1; Pichidangui, 3.6) a paisajes cada vez más accidentados hacia el norte (Taltal, 90.3; Las Chilcas, 71.7). La distancia geográfica media entre poblaciones siguió un patrón similar a la rugosidad (Tabla 3.3), con los sitios más aislados

situados en los extremos norte (Taltal, 656.8 km) y sur (Valle de Tinguiririca-Villa Prat, 394.8 km) y los más conectados espacialmente en la zona central (Quelón, 210.0 km; Coyuntagua, 212.0 km). Finalmente, un modelo de efectos mixtos espaciales que predecía la entropía media a nivel poblacional en función de la rugosidad topográfica y la distancia geográfica media a todas las demás poblaciones, al tiempo que tenía en cuenta la autocorrelación espacial, reveló que tanto los factores ambientales como espaciales estaban negativamente asociados con la incertidumbre de la mezcla. Específicamente, la entropía disminuyó significativamente con el aumento de la rugosidad del terreno ($\beta = -0.0095 \pm 0.0025$, $t = -3.85$) y con mayor aislamiento geográfico ($\beta = -0.0014 \pm 0.0006$, $t = -2.37$). El efecto aleatorio espacial capturó la estructura espacial residual ($\lambda = 0.0233$; $\phi = 0.0198$), destacando aún más la influencia de la geografía en la organización espacial de la mezcla genómica.

Tabla 3.3. Entropía media de mezcla, rugosidad topográfica en el centroide de cada población y distancia geográfica media respecto de todas las demás poblaciones para 20 poblaciones de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central.

Taxon	Población	Entropía media de mezcla	Rugosidad topográfica	Distancia geográfica (km)
<i>L. bolligeriana</i>	Pichilemu	0.85	17.456	373.045
<i>L. chilensis</i> subsp. <i>chilensis</i>	Río San Francisco	0.809	50.546	285.538
	Valle de Putaendo	0.628	67.493	241.397
<i>L. chilensis</i> subsp. <i>australis</i>	Las Chilcas	0.905	71.696	251.289
	Litueche	1.018	17.658	336.709
	Valle de Cachapoal	0.834	33.007	353.928
	Valle de Tinguiririca -Villa Prat	0.455	56.612	394.801
<i>L. chilensis</i> subsp. <i>borealis</i>	Valle del Elqui	1.516	19.857	240.853
<i>L. chilensis</i> subsp. <i>panhoplites</i>	Las Cardas	1.509	11.652	224.879
	Mina Algarrobo	0.582	41.717	322.581
<i>L. chilensis</i> subsp. <i>eburneus</i>	Quelón	1.171	33.715	210.016
	Valle de Los Choros	1.27	2.099	279.163
<i>L. deserticola</i>	Quebrada Agua Verde	0.697	43.92	330.401
	Taltal	0.072	90.318	656.798
<i>L. faundezii</i>	Coyuntagua	0.759	39.093	212.006
<i>L. litoralis</i>	Pichidangui	1.553	3.575	227.067
<i>L. nigripilis</i>	Norte de La Serena	1.274	23.745	256.901
<i>L. pectinifera</i>	Andacollo	1.454	30.197	232.706
<i>L. skottsbergii</i>	Puerto Oscuro	1.153	25.235	214.562
<i>L. undulosa</i>	Peña Blanca	1.111	10.659	219.586

3.3.3. Diferenciación genética

Los niveles de diferenciación genómica entre las poblaciones de *Leucostele* en el desierto de Atacama y Chile central fueron moderados a altos (media $F_{ST} = 0.310$, s.d. = 0.128; Tabla 3.4). En términos de distancias por pares entre poblaciones, se obtuvieron los valores más bajos de F_{ST} entre aquellos del mismo grupo genético que estaban geográficamente más cerca. Estos valores iban desde el más bajo observado entre Coyuntagua y Quelón ($F_{ST} = 0.057$, $P = 0.001$) hasta el más alto dentro del mismo grupo genético entre Las Chilcas y río San Francisco ($F_{ST} = 0.125$, $P = 0.001$). Así, los diez grupos genéticos mostraron valores bajos pero significativos de F_{ST} , lo que sugiere una clara diferenciación genética. Los valores más altos de F_{ST} entre dos poblaciones se situaron entre Taltal y Pichilemu ($F_{ST} = 0.625$, $P = 0.001$), las poblaciones geográficamente más distantes. Además, los pares de población desde Taltal hasta el Norte de La Serena tenían una F_{ST} media más alta (F_{ST} media = 0.298, s.d. = 0.164) que las del Valle del Elqui a Pichidanguí (F_{ST} media = 0.140, s.d. = 0.042) y desde el Valle de Putaendo hasta el Valle de Tinguiririca-Villa Prat (F_{ST} media = 0.215, s.d. = 0.083). En este sentido, la prueba de Mantel reveló una correlación positiva significativa entre las distancias genéticas y geográficas de las poblaciones de *Leucostele* en el desierto de Atacama y Chile central ($r = 0.848$, $P = 0.001$; Figura 3.6), lo que indica un fuerte patrón de aislamiento por distancia.

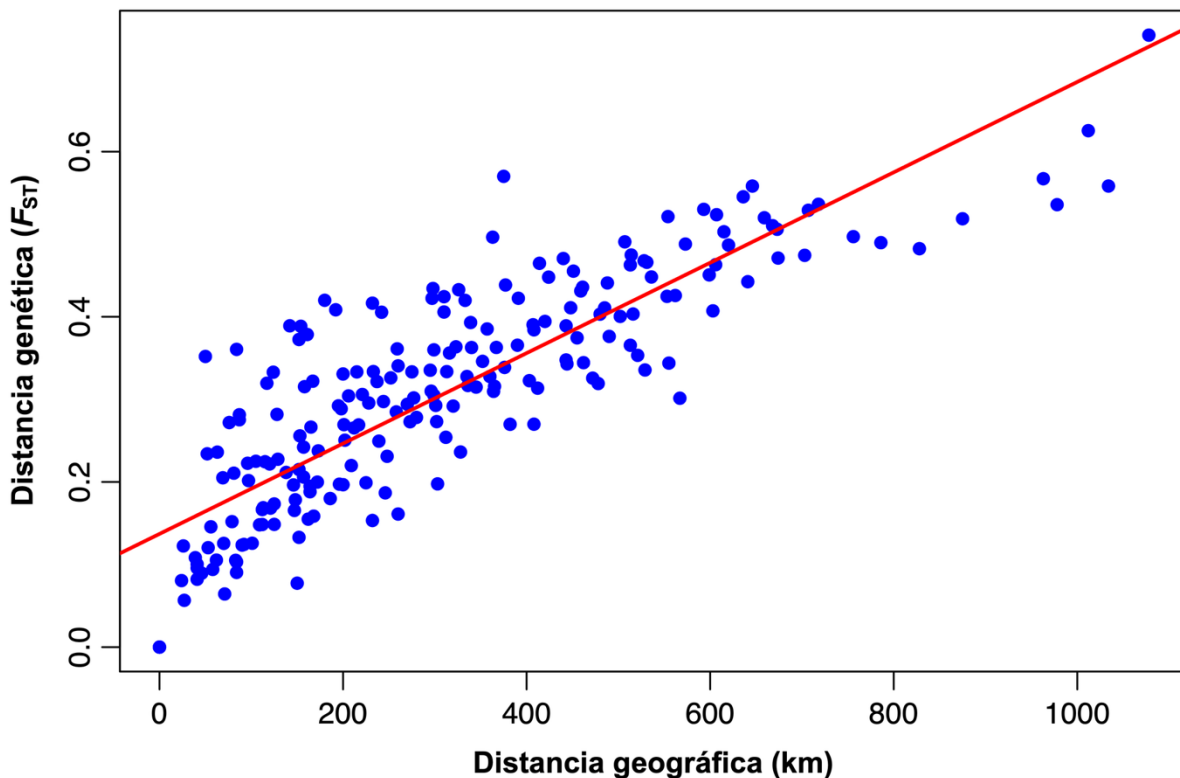


Figura 3.6. Diferenciación genética por pares entre poblaciones de *Leucostele* en función de las distancias geográficas en el Desierto de Atacama y Chile central.

Tabla 3.4. Matriz de comparación por pares de la distancia genética (F_{ST} ; debajo de la diagonal) y la distancia geográfica (km; encima de la diagonal) entre poblaciones de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central.

	TAL	AVV	MAL	PCV	NSE	ELQ	AND	CAR	PBL	POS	QLN	COY	PDG	PUT	CHI	FCO	CPL	TNG- VP	LIT	PLM
TAL		375	363	440	480	513	528	554	606	673	674	703	756	786	828	875	978	1034	963	1012
AVV	0,57		24	81	120	152	161	192	242	310	310	333	391	424	461	514	620	668	607	646
MAL	0,496	0,081		69	105	142	154	180	232	298	297	326	377	414	451	507	615	659	593	636
CHV	0,471	0,211	0,205		41	87	87	117	167	233	237	260	313	357	390	448	553	599	531	573
NSE	0,403	0,222	0,225	0,096		63	52	76	128	195	198	221	277	323	352	407	516	562	488	536
ELQ	0,463	0,373	0,389	0,281	0,236		39	53	112	168	162	186	246	273	312	364	472	521	455	502
AND	0,468	0,379	0,389	0,275	0,234	0,108		26	79	147	148	172	225	270	302	360	462	513	443	485
CAR	0,521	0,409	0,42	0,32	0,272	0,12	0,123		56	121	125	146	200	244	280	335	443	490	420	459
PBL	0,463	0,406	0,417	0,322	0,282	0,148	0,152	0,146		71	83	101	152	212	239	299	403	444	367	408
POS	0,506	0,424	0,434	0,334	0,292	0,159	0,166	0,168	0,064		41	41	84	153	173	228	336	376	299	339
QLN	0,471	0,406	0,422	0,322	0,289	0,155	0,178	0,173	0,105	0,082		27	84	129	157	217	320	365	295	340
COY	0,474	0,42	0,433	0,341	0,306	0,18	0,2	0,196	0,126	0,1	0,057		58	115	138	201	301	345	275	316
PDG	0,497	0,422	0,439	0,334	0,302	0,187	0,199	0,197	0,133	0,103	0,09	0,094		96	97	165	258	296	215	259
PUT	0,49	0,448	0,465	0,385	0,364	0,273	0,294	0,297	0,266	0,256	0,228	0,225	0,223		46	92	196	248	202	252
CHI	0,483	0,436	0,455	0,366	0,346	0,254	0,273	0,278	0,249	0,238	0,206	0,212	0,202	0,09		70	164	209	157	206
FCO	0,519	0,475	0,491	0,411	0,39	0,31	0,328	0,328	0,305	0,296	0,269	0,269	0,266	0,124	0,126		109	164	152	200
CPL	0,536	0,487	0,503	0,425	0,403	0,326	0,345	0,348	0,323	0,317	0,292	0,293	0,285	0,197	0,188	0,148		62	125	158
TNG-VP	0,536	0,494	0,507	0,436	0,413	0,338	0,351	0,359	0,33	0,323	0,301	0,3	0,294	0,217	0,206	0,18	0,092		113	124
LIT	0,567	0,524	0,53	0,466	0,441	0,375	0,389	0,394	0,363	0,36	0,335	0,333	0,333	0,251	0,242	0,215	0,149	0,152		50
PLM	0,625	0,558	0,545	0,488	0,448	0,401	0,411	0,431	0,384	0,393	0,363	0,356	0,361	0,326	0,304	0,331	0,315	0,312	0,352	

Poblaciones: TAL (Taltal), AVV (Quebrada Agua Verde), MAL (Mina Algarrobo), CHV (Valle de Los Choros), NSE (Norte de La Serena), ELQ (Valle del Elqui), AND (Andacollo), CAR (Las Cardas), PBL (Peña Blanca), POS (Puerto Oscuro), QLN (Quelón), COY (Coyuntagua), PDG (Pichidangui), PUT (Valle de Putaendo), CHI (Las Chilcas), FCO (río San Francisco), CPL (Valle de Cachapoal), TNG-VP (Valle de Tinguiririca-Villa Prat), LIT (Litueche), PLM (Pichilemu).

3.4. DISCUSIÓN

3.4.1. Estructura genética y divergencia

El desequilibrio de ligamiento a escala genómica en *Leucostele* fue generalmente mínimo, aunque elevado en Pichilemu (*L. bolligeriana*), Andacollo (*L. pectinifera*), Quebrada Agua Verde (*L. deserticola*; con la salvedad del tamaño muestral pequeño) y Mina Algarrobo (*L. chilensis* subsp. *panhoplites*), lo que sugiere selección localizada o ligamiento físico (Flint-García *et al.*, 2003; Hamblin *et al.*, 2011). Estos patrones sugieren que la divergencia genómica está influida no solo por factores demográficos, sino también por fuerzas selectivas que actúan sobre loci específicos. Alternativamente, un desequilibrio de ligamiento elevado también puede originarse por mezcla reciente entre linajes divergentes. Sin embargo, no se encontró ninguna asociación entre \bar{r}_d y la entropía de mezcla. Desviaciones significativas del equilibrio Hardy-Weinberg, déficits heterocigotos y altos coeficientes de endogamia (F_{IS}) en Pichidanguí (*L. litoralis*), Valle de Cachapoal y Las Chilcas (*L. chilensis* subsp. *australis*), Las Cardas (*L. chilensis* subsp. *panhoplites*) y Valle del Elqui (*L. chilensis* subsp. *borealis*) apuntan a un apareamiento no aleatorio o a una subestructura interna dentro del sitio (efecto Wahlund; De Meeûs, 2018; Jara-Arancio *et al.*, 2022), mientras que una F_{IS} cercana a cero en Taltal (*L. deserticola*) indica una condición cercana a la panmixia. Estos resultados resaltan aún más el papel de factores locales, como la densidad poblacional y las estrategias reproductivas, en la configuración de la diversidad genética. Señales de efecto fundador o cuellos de botella demográficos emergen en los bordes del rango y en sitios aislados (Pichilemu, Mina Algarrobo, Quebrada Agua Verde y posiblemente Andacollo) donde el elevado desequilibrio de ligamiento coincide con una reducción de la riqueza alélica (Merklinger *et al.*, 2020). Esto sugiere que estas poblaciones aisladas pueden haber experimentado deriva genética y presentar un menor potencial adaptativo. En general, *Leucostele* muestra una gran heterogeneidad espacial en comparación con otros cactus del Desierto de Atacama y Chile central (Meriño *et al.*, 2024), donde las poblaciones cercanas muestran diferencias significativas en diversidad y estructura, lo que sugiere una historia demográfica más compleja en comparación con *Eriosyce* sect. *Neoporteria*, que presenta una estructura genética más homogénea a lo largo de su área de distribución.

A escala de paisaje, la divergencia genética sigue un claro gradiente latitudinal. La mayor diferenciación se da en el sector hiperárido Taltal-La Serena, donde el relieve escarpado y la aridez extrema probablemente han fragmentado las poblaciones, mientras que el corredor Valle del Elqui-Pichidanguí muestra una cohesión más fuerte intercalada con puntos calientes de mezcla (Pichidanguí, Puerto Oscuro). Este patrón latitudinal apoya la hipótesis de que las barreras geográficas y climáticas han desempeñado un papel significativo en la configuración del paisaje genético de *Leucostele*. Los bajos valores F_{ST} entre sitios cercanos dentro de los

grupos refleja una alta cohesión genética impulsada por la proximidad espacial y por ambientes climáticos compartidos (Sousa & Hey, 2013; Meriño *et al.*, 2024).

Una diferenciación más fuerte en el norte hiperárido en relación con el corredor central, con estructura intermedia más al sur, es coherente con asociaciones similares entre gradientes de aridez, complejidad topográfica y estructura genética en la flora del sistema Atacama-Chile central, donde los filtros abióticos limitan la dispersión y acentúan la divergencia de linajes. Signos comparables de fragmentación histórica y conectividad reducida bajo condiciones de aridez extrema han sido documentados en cactus (Ossa *et al.*, 2019; Meriño *et al.*, 2024) y otros grupos, como *Nolana* (Ossa *et al.*, 2013) y *Jubaea* (Jara-Arancio *et al.*, 2022). Patrones análogos han surgido en otras plantas sujetas al mismo contexto geomorfoclimático, incluidos el endemismo a pequeña escala y dinámicas de rango impulsadas por la heterogeneidad ambiental en linajes como *Nolana* (Dillon *et al.*, 2009) y *Phycella* (García *et al.*, 2025), así como una divergencia latitudinal consistente con los cambios de humedad del Pleistoceno en linajes como *Eulychnia* (Larridon *et al.*, 2018; Merklinger *et al.*, 2021) y *Cristaria* (Böhnert *et al.*, 2022). En conjunto, estos paralelismos indican que los procesos que moldean la variación genética en *Leucostele* forman parte de un mecanismo biogeográfico más amplio mediante el cual paisajes accidentados y gradientes de aridez pronunciados generan mosaicos espaciales de cohesión genética y discontinuidad a lo largo de la flora regional.

El análisis espacial de la estructura poblacional recuperó diez clústeres distribuidos latitudinalmente; cinco clústeres eran congruentes entre TESS3 y DAPC: I (Taltal; *Leucostele deserticola*), II (Quebrada Agua Verde + Mina Algarrobo; *L. deserticola* + *L. chiloensis* subsp. *panhoplites*), III (Valle de Los Choros + Norte de La Serena; *L. deserticola* + *L. nigripilis*), IV (Valle del Elqui + Andacollo + Las Cardas; *L. chiloensis* subsp. *borealis* + *L. pectinifera* + *L. chiloensis* subsp. *panhoplites*) y X (Pichilemu; *L. bolligeriana*), lo que indica una estructura robusta y discreta. La falta de concordancia para los clústeres V-IX probablemente refleja diferencias metodológicas, ya que TESS3 aprovecha la continuidad espacial y tiende a preservar la ascendencia contigua (Caye *et al.*, 2016), mientras que el DAPC maximiza la varianza entre grupos y a menudo colapsa clinas suaves de frecuencia alelada generadas por aislamiento por distancia, contacto secundario o covariación entre ambiente y espacio (Jombart *et al.*, 2010). Por ejemplo, el DAPC divide el clúster V al agrupar Puerto Oscuro (*L. skottsbergii*) con Pichidangui (*L. litoralis*) del cluster VI y dejar Peña Blanca (*L. undulosa*) por separado, un patrón consistente con una zona de contacto en el límite V-VI, donde el flujo génico o las transiciones clinales difuminan los bordes que TESS3 resuelve espacialmente.

3.4.2. Mezcla y contacto secundario

Ocho poblaciones mostraron alta pertenencia a los grupos (TESS3 >0.75), incluyendo Taltal (*L. deserticola*), Valle de Tinguiririca-Villa Prat (*L. chiloensis* subsp. *australis*), Quebrada

Agua Verde (*L. deserticola*), Mina Algarrobo (*L. chilensis* subsp. *panhoplites*), Coyuntagua (*L. faundezii*), Valle de Putaendo (*L. chilensis* subsp. *chilensis*), Las Chilcas (*L. chilensis* subsp. *australis*) y el Valle de Cachapoal (*L. chilensis* subsp. *australis*). Este patrón indica una ascendencia predominante de fuentes únicas y una introgresión reciente limitada, en consonancia con el aislamiento espacial y el relieve accidentado como factores que favorecen unidades evolutivas discretas y adaptación local, tal como se ha observado en otros cactus chilenos y plantas de zonas áridas, donde las barreras geográficas y las condiciones hiperáridas limitan el flujo génico y promueven la estructuración genética (Guerrero *et al.*, 2013; Böhnert *et al.*, 2022, 2025). Este hallazgo pone de relieve el papel de la rugosidad del terreno en la creación de “islas” evolutivas de divergencia genética, contribuyendo a la formación de poblaciones adaptadas localmente. En cambio, las poblaciones con asignaciones más bajas probablemente marcan zonas de contacto secundario con flujo génico continuo, potencialmente mantenidas por corredores históricos o dispersión reciente (Guerrero *et al.*, 2019; Dellinger *et al.*, 2022). Interacciones comparables entre complejidad topográfica, diferenciación y conectividad han sido sugeridas para los lirios andinos del sur (García *et al.*, 2025). Estos patrones concuerdan con procesos históricos de aislamiento y expansión vinculados a oscilaciones climáticas del Pleistoceno en el centro-norte de Chile, un centro reconocido de diversificación vegetal (Rundel *et al.*, 2016), con firmas análogas reportadas para cactus globosos y otra flora de Atacama-Chile central (Bull-Hereñu *et al.*, 2005; Meriño *et al.*, 2024), así como para cactus en otras regiones áridas neotropicales (Nason *et al.*, 2002; Bonatelli *et al.*, 2014; Gutiérrez-Flores, 2015; Franco *et al.*, 2017).

Uno de los casos más notables es *Leucostele litoralis* en Pichidangui, que muestra mezcla genética de múltiples clústeres vecinos, lo que indica un núcleo de conectividad donde convergen distintos linajes. La pertenencia mixta de Pichidangui, junto con la de los sitios adyacentes, respalda un escenario de hibridación o introgresión recurrente entre *L. litoralis*, *L. chilensis* subsp. *eburneus*, *L. faundezii* y taxones cercanos, lo que ayuda a explicar la persistente ambigüedad taxonómica, al tiempo que destaca esta localidad como un reservorio clave de diversidad genética (Plissock *et al.*, 2014). Este caso ejemplifica la complejidad de la especiación en esta región, donde la hibridación y el flujo génico difuminan los límites taxonómicos. Su posición en la interfaz entre el norte y el centro de Chile, junto con un relieve costero relativamente suave, coincide con la evidencia de intercambio génico interespecífico observado en el sector Pichidangui-Los Molles para cactus globosos (Guerrero *et al.*, 2025). Desde una perspectiva más amplia, los puntos calientes de mezcla en sectores topográficamente más suaves coinciden con el papel de la isothermalidad y la variabilidad térmica como moduladores de diversificación en Cactaceae, maximizando la diversificación en valores intermedios (Thompson *et al.*, 2024).

En general, el modelado espacial revela consistentemente una mayor entropía ancestral en poblaciones topográficamente más suaves y espacialmente cercanas, lo que implica un flujo génico facilitado, mientras que los ambientes más accidentados o aislados muestran menor entropía y una ascendencia más discreta, indicativo de una mezcla limitada (Bradburd *et al.*, 2016; Bagley *et al.*, 2020). Aunque el enfoque de modelos espaciales mixtos tiene en cuenta eficazmente la autocorrelación espacial, no incorpora explícitamente superficies de resistencia. Por lo tanto, futuros análisis utilizando enfoques de teoría de circuitos o enfoques de rutas de costo mínimo podrían proporcionar una evaluación más directa del aislamiento por resistencia en este sistema. Sin embargo, la divergencia aumentada en entornos más áridos y accidentados y la conectividad localizada en corredores más suaves que documentamos en *Leucostele* coincide con los factores de diversificación identificados para Cactaceae (Thompson *et al.*, 2024), donde altas tasas de especiación emergen en climas moderadamente variables y sobre sustratos de tamaño de grano intermedio. Este marco ofrece una interpretación mecanicista de los gradientes latitudinales y costa-interior observados aquí, sugiriendo que regímenes abióticos moderados, en lugar de extremos, pueden promover la división de linajes en *Leucostele* (Thompson *et al.*, 2024).

Varios taxones morfológicamente distintos pertenecen al mismo grupo genético, por ejemplo *L. deserticola* con *L. chiloensis* subsp. *panhoplites* (grupo II), *L. deserticola* con *L. nigripilis* (grupo III), *L. chiloensis* subsp. *borealis* con *L.* subsp. *panhoplites* y *L. pectinifera* (grupo IV), y *L. litoralis* con *L. chiloensis* subsp. *eburneus* y *L. faundezii* (grupo VI). Estas discrepancias entre morfología y ascendencia sugieren además que procesos evolutivos como la hibridación y la introgresión están moldeando el paisaje genético de *Leucostele*, creando complejos mosaicos genéticos. Esta discrepancia entre morfología y ascendencia es consistente con una especiación incipiente, contacto secundario e introgresión entre linajes previamente aislados, como se ha reportado en otros grupos de plantas chilenas. En *Schizanthus*, dicha incongruencia se ha relacionado con hibridación esporádica entre morfotipos florales divergentes (Pérez *et al.*, 2006), mientras que en *Phycella* refleja discordancia citonuclear impulsada por el flujo génico posterior a la divergencia (García *et al.*, 2025), y en *Nolana* la rápida diversificación con evolución reticulada ha producido desajustes morfológicos-genéticos similares (Dillon *et al.*, 2009).

Una fuerte barrera al flujo génico cerca de 32°30' S, inferida por Ossa *et al.* (2019), pudo haber aislado durante mucho tiempo a *L. chiloensis* subsp. *chiloensis* (incluida *L. chiloensis* subsp. *australis*) de otros linajes. Esta barrera probablemente representa un punto crítico de divergencia, en el que factores ecológicos y climáticos han contribuido a la diferenciación de los linajes del norte y del sur. Los gradientes climáticos superpuestos a lo largo de los ejes costa-interior y latitudinal probablemente impulsan desplazamientos paralelos o convergentes en los rasgos vegetativos (por ejemplo, arquitectura columnar, costillas, densidad de espinas,

propiedades epidérmicas, estrategias de uso del agua) bajo distintos niveles de aridez. Además, un mosaico espacial de polinizadores acompaña a los pronunciados desplazamientos latitudinales en el sistema de polinización de *Leucostele*. Las poblaciones del norte presentan antesis estrictamente diurna, autoincompatibilidad y un síndrome de polinización diurna de insectos (Ossa & Medel, 2011), mientras que las poblaciones del sur muestran antesis mixta nocturno-diurna con mayor eficiencia nocturna (Walter, 2010). Esta diversidad en las estrategias de polinización puede facilitar aún más el intercambio genético entre poblaciones y contribuir a la mezcla observada. Este mosaico puede remodelar rasgos florales (exposición, longitud del tubo, forma del perianto, aroma y tiempo de la antesis), produciendo similitud donde los ensamblajes de visitantes son compartidos y divergencia donde estos cambian. Además, polinizadores altamente móviles, como los esfingidos, pueden transportar polen entre poblaciones, ayudando a explicar la mezcla entre *L. chilensis* subsp. *chilensis* (dos poblaciones) y *L. chilensis* subsp. *australis* (cuatro poblaciones).

Los puntos calientes de mezcla detectados en transiciones de relieve y a lo largo de corredores costeros relativamente suaves indican que la conectividad entre linajes no se distribuye homogéneamente en el espacio, sino que se concentra en sectores donde la permeabilidad del paisaje facilita el contacto secundario. Este patrón sugiere que, aunque el aislamiento geográfico a gran escala ha favorecido la divergencia entre poblaciones, ciertos corredores a mesoescala han permitido episodios recurrentes de intercambio génico, contribuyendo a difuminar los límites taxonómicos en localidades específicas. Así, las zonas de contacto de *Leucostele* no solo representan focos locales de mezcla, sino también expresiones de una dinámica biogeográfica más amplia en el hotspot de Atacama-Chile central, donde las oscilaciones climáticas y la interacción entre corredores y barreras topográficas han promovido conectividad episódica e introgresión. Este escenario es congruente con lo observado en otros grupos vegetales de la región, en los que la heterogeneidad ambiental y la dinámica histórica del paisaje han favorecido zonas recurrentes de contacto secundario y flujo génico posterior a la divergencia (Pérez *et al.*, 2006; Dillon *et al.*, 2009; García *et al.*, 2025).

3.4.3. Implicaciones para la conservación

El Desierto de Atacama y Chile central son reconocidos por su extraordinario endemismo vegetal (Arroyo *et al.*, 2004), y las Cactaceae combinan tanto una alta riqueza de especies como una profunda complejidad taxonómica (Duarte *et al.*, 2014). El análisis genómico generalizado de este estudio revela una diversidad sustancial y espacialmente estructurada en *Leucostele*, subrayando el papel de la topografía accidentada en la generación y mantenimiento de este endemismo. Estos hallazgos aportan información importante sobre cómo los rasgos del paisaje modelan la diversidad genética y destacan el papel de la topografía en el mantenimiento de los procesos evolutivos en ambientes áridos. Otros estudios sobre linajes emblemáticos en la zona también han revelado que este punto caliente alberga no solo niveles excepcionales de

endemismo estrecho, sino también una diversificación continua impulsada por cambios en el bioma (Jara-Arancio *et al.*, 2014; García *et al.*, 2025), interacciones bióticas (Pérez *et al.*, 2006), oscilaciones climáticas (Merklinger *et al.*, 2020; Böhnert *et al.*, 2022; Meriño *et al.*, 2024) y la heterogeneidad ambiental a pequeña escala (Dillon *et al.*, 2009).

Desde una perspectiva de conservación, muchas poblaciones de *Leucostele* representan unidades evolutivas discretas cuya vulnerabilidad se ve incrementada por las amenazas generalizadas a los hábitats xerofíticos en todo el Desierto de Atacama y Chile central. Además, a escala continental, proyecciones recientes indican que aproximadamente el 60 % de las especies de cactus sufrirán reducciones en áreas climáticamente adecuadas (Pillet *et al.*, 2022). Por tanto, diseñar estrategias de conservación efectivas requerirá redes a pequeña escala y espacialmente explícitas que integren datos genómicos con realidades sobre el terreno, que abarquen desde incendios antropogénicos y la conversión de tierras silvestres a agricultura, hasta expansión urbana, infraestructuras energéticas y actividades mineras (Urbina *et al.*, 2021; Villalobo-Lopez *et al.*, 2024). Al comprender el papel de los factores topográficos y ambientales en la configuración de la diversidad genética, estos conocimientos guiarán futuros esfuerzos de conservación y ayudarán a priorizar las regiones que albergan las poblaciones genéticamente distintivas y vulnerables. Más allá de su importancia regional, estos conocimientos sobre la evolución de *Leucostele* proporcionan un modelo ampliamente aplicable para comprender la especiación y la resiliencia en taxones que habitan regiones áridas de topografía heterogénea y ambientes en rápida transformación a nivel mundial.

3.5. CONCLUSIONES

La interacción entre el aislamiento geográfico y la heterogeneidad topográfica ha desempeñado un papel fundamental en la configuración de la estructura genética de *Leucostele* a lo largo del gradiente mediterráneo hiperárido del desierto de Atacama y Chile central. La identificación de diez grupos genéticos diferenciados latitudinalmente, junto con un patrón robusto de aislamiento por distancia, subraya la influencia de barreras físicas y la extrema aridez en la restricción del flujo génico, fomentando así la divergencia genómica y la formación de unidades evolutivas discretas. Sin embargo, la detección de poblaciones con alta entropía ancestral, especialmente en áreas de menor rugosidad y proximidad espacial, sugiere que estos límites genéticos no son rígidos sino permeables, y que el contacto secundario y la introgresión continúan influyendo en la diversidad genética dentro del género. La discordancia observada entre los grupos genéticos y las delimitaciones morfológicas destaca la ocurrencia de especiación incipiente, hibridación recurrente y evolución reticulada, que colectivamente han contribuido a la complejidad taxonómica y a la dinámica evolutiva de *Leucostele*. Estos hallazgos aportan importantes perspectivas sobre los procesos que impulsan la biodiversidad en ecosistemas áridos y subrayan el papel de la topografía y el clima en la configuración de

patrones evolutivos en una de las regiones más biológicamente diversas y amenazadas del mundo.

3.6. REFERENCIAS

- Agapow PM, Burt A. 2001. Indices of multilocus linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Notes* 1: 101-102. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8278.2000.00014.x>
- Albesiano S. 2012. A new taxonomic treatment of the genus *Trichocereus* (Cactaceae) in Chile. *Haseltonia* 18: 116-139. <https://doi.org/10.2985/026.018.0114>
- Armesto JJ, Martínez JA. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *The Journal of Ecology* 66(3): 881-889. <https://doi.org/10.2307/2259301>
- Arroyo MTK, Marquet P, Marticorena C, Simonetti J, Cavieres L, Squeo FA, Rozzi R. 2004. Chilean winter rainfall - Valdivian forest. In: Mittermeier RA, Robles P, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier C, Lamoreux J, Da Fonseca GAB, eds. Hotspots: Earth's Biological Richest and most Endangered Terrestrial Ecoregions. México D.F.: CEMEX, 99-103.
- Bagley JC, Heming NM, Gutiérrez EE, Devisetty UK, Mock KE, Eckert AJ, Strauss SH. 2020. Genotyping-by-sequencing and ecological niche modeling illuminate phylogeography, admixture, and Pleistocene range dynamics in quaking aspen (*Populus tremuloides*). *Ecology and Evolution* 10(11): 4609-4629. <https://doi.org/10.1002/ece3.6214>
- Berdugo M, Delgado-Baquerizo M, Soliveres S, Hernández-Clemente R, Zhao Y, Gaitán JJ, Gross N, Saiz H, Maire V, Lehmann A, Rillig MC, Solé RV, Maestre FT. 2020. Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science* 367: 787-790. <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>
- Birks HJB. 2019. Contributions of Quaternary botany to modern ecology and biogeography. *Plant Ecology and Diversity* 12: 189-385. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1646831>
- Böhnert T, Luebert F, Merklinger FF, Harpke D, Stoll A, Schneider JV, Blattner FR, Quandt D, Weigend M. 2022. Plant migration under long-lasting hyperaridity - phylogenomics unravels recent biogeographic history in one of the oldest deserts on Earth. *New Phytologist* 234: 1863-1875. <https://doi.org/10.1111/nph.18082>

- Böhnert T, Merklinger FF, Sarnes E, Sarnes N, Kiesling R, Weigend M, Luebert F. 2025. Diversification history and conservation status of the South American cactus genus *Austrocactus*. *Taxon* 74: 94-112. <https://doi.org/10.1002/tax.13311>
- Bonatelli IA, Perez MF, Peterson AT, Taylor NP, Zappi DC, Machado MC, Koch I, Pires AHC, Moraes EM. 2014. Interglacial microrefugia and diversification of a cactus species complex: phylogeography and palaeodistributional reconstructions for *Pilosocereus aurisetus* and allies. *Molecular Ecology* 23: 3044-3063. <https://doi.org/10.1111/mec.12780>
- Bradburd GS, Ralph PL, Coop GM. 2016. A spatial framework for understanding population structure and admixture. *PLoS Genetics* 12(1): e1005703. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005703>
- Bull-Hereñu K, Martínez EA, Squeo FA. 2005. Structure and genetic diversity in *Colliguaja odorifera* Mol. (Euphorbiaceae), a shrub subjected to Pleisto-Holocenic natural perturbations in a mediterranean South American region. *Journal of Biogeography* 32: 1129-1138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01209.x>
- Carrasco-Puga G, Díaz FP, Soto DC, Hernández-Castro C, Contreras-López O, Maldonado A, Latorre C, Gutiérrez RA. 2021. Revealing hidden plant diversity in arid environments. *Ecography* 44: 98-111. <https://doi.org/10.1111/ecog.05100>
- Caye K, Deist TM, Martins H, Michel O, François O. 2016. TESS3: fast inference of spatial population structure and genome scans for selection. *Molecular Ecology Resources* 16: 540-548. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12471>
- Cornejo-Romero A, Vargas-Mendoza CF, Valverde P, Rendón-Aguilar B. 2013. Estructura genética y filogeografía en cactáceas. *Cactus y Suculentas de México* 58: 4-28.
- Dray S, Dufour AB. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22(4): 1-20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- De Meeûs T. 2018. Revisiting F_{IS} , F_{ST} , Wahlund effects, and null alleles. *Journal of Heredity* 109(4): 446-456. <https://doi.org/10.1093/jhered/esx106>
- Dellinger AS, Paun O, Baar J, Temsch EM, Fernández-Fernández D, Schönenberger J. 2022. Population structure in neotropical plants: integrating pollination biology, topography

and climatic niches. *Molecular Ecology* 31: 2264-2280. <https://doi.org/10.1111/mec.16403>

Díaz FP, Latorre C, Maldonado A, Quade J, Betancourt JL. 2012. Rodent middens reveal episodic, long-distance plant colonizations across the hyperarid Atacama Desert over the last 34 000 years. *Journal of Biogeography* 39: 510-525. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02617.x>

Dillon MO, Tu T, Xie L, Quipuscoa 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. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00040.x>

Duarte M, Guerrero PC, Carvallo G, Bustamante, RO. 2014. Conservation network design for endemic cacti under taxonomic uncertainty. *Biological Conservation* 176: 236-242. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.05.028>

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

Flint-Garcia SA., Thornsberry JM, Buckler IV ES. 2003. Structure of linkage disequilibrium in plants. *Annual Review of Plant Biology* 54(1): 357-374. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.031902.134907>

Franco FF, Silva GAR, Moraes EM, Taylor N, Zappi DC, Jojima CL, Machado MC. 2017. Plio-Pleistocene diversification of *Cereus* (Cactaceae, Cereaceae) and closely allied genera. *Botanical Journal of the Linnean Society* 183: 199-210. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/bow010>

Frichot E, François O. 2015. LEA: an R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 925-929. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12382>

García N, Fuentes-Castillo T, Román MJ, Folk RA. 2025. Revealing Speciation Mechanisms Across Endemic Southern Andean Lilies (*Phycella*, *Hippeastreae*, Amaryllidaceae) in the Chilean Biodiversity Hotspot. *Molecular Ecology* e70050. <https://doi.org/10.1111/mec.70050>

- Garreaud RD., Vuille M, Compagnucci R, Marengo J. 2009. Present-day south american climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281(3-4): 180-195. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.10.032>
- Garreaud RD, Molina A, Farias M. 2010. Andean uplift, ocean cooling and Atacama hyperaridity: a climate modeling perspective. *Earth and Planetary Science Letters* 292: 39--50. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2010.01.017>
- Gruber B, Unmack PJ, Berry OF, Georges A. 2018. DartR: An R package to facilitate analysis of SNP data generated from reduced representation genome sequencing. *Molecular Ecology Resources* 18(3): 691-699. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12745>
- Guerrero PC, Durán AP, Walter HE. 2011. Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama Desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments* 75: 991-997. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.036>
- Guerrero PC, Rosas M, Arroyo MT, Wiens JJ. 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. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308721110>
- Guerrero PC, Antinao CA, Vergara-Meriño B, Villagra CA, Carvallo GO. 2019. Bees may drive the reproduction of four sympatric cacti in a vanishing coastal mediterranean-type ecosystem. *PeerJ* 7: e7865-e7817. <https://doi.org/10.7717/peerj.7865>
- Guerrero PC, Walter HE. 2019. Nomenclatural novelties and a new species in Chilean Cactaceae. *Phytotaxa* 392(1): 89-92. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.392.1.11>
- Guerrero PC, Martínez-Harms J, Arroyo MTK, Eaton D, Meriño BM, Varas-Myrik A, Villalobos-Barrantes HM, Carvallo GO. 2025. Pollination niche shifts in sympatric globular cacti *Eriosyce*: Consequences on reproductive isolation and species formation. *Plant Diversity* 47(3): 440-453. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2025.03.001>
- Gutiérrez-Flores C. 2015. Filogeografía y estructura genética poblacional del cardón *Pachycereus pringlei* en el Noroeste de México. PhD Thesis, Centro de Investigaciones Biológicas del Norte, México.
- Hamblin MT, Buckler ES, Jannink JL 2011. Population genetics of genomics-based crop improvement methods. *Trends in Genetics* 27(3): 98-106. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2010.12.003>

- Heusser CJ, Heusser LE, Lowell TV. 1999. Paleoecology of the southern Chilean Lake District - Isla Grande de Chiloé during middle-Late Llanquihue glaciation and deglaciation. *Geografiska Annaler Series A Physical Geography* 81A: 231-284. <https://doi.org/10.1111/j.0435-3676.1999.00058.x>
- Hernández-Hernández T, Brown JW, Schlumpberger BO, Eguiarte LE, Magallón S. 2014. Beyond aridification: Multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytologist* 202: 1382-1397. <https://doi.org/10.1111/nph.12752>
- Hewitt GM. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 58: 247-276. <https://doi.org/10.1006/bjpl.1996.0035>
- Hewitt GM. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hinojosa F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile* 32: 95-115. <https://doi.org/10.4067/S0716-02082005000100006>
- Hunt D. 2016. CITES Cactaceae Checklist. 3ra ed. Milborne Port: Remous Limited.
- Hunt D, Taylor N, Charles G. 2006. The New Cactus Lexicon. Milborne Port: DH Books.
- Jakobsson M., Rosenberg NA. 2007. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* 23(14): 1801-1806. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm233>
- Jara-Arancio P, Arroyo MT, Guerrero PC, Hinojosa LF, Arancio G, Méndez MA. 2014. Phylogenetic perspectives on biome shifts in *Leucocoryne* (Alliaceae) in relation to climatic niche evolution in western South America. *Journal of Biogeography* 41(2): 328-338. <https://doi.org/10.1111/jbi.12186>
- Jara-Arancio P, da Silva C, Carmona-Ortiz MR, Bustamante RO, Schmidt PM, da Silva SC, Peña-Gómez FT, González LA, Fleury M. 2022. Genetic diversity and population structure of *Jubaea chilensis*, an endemic and monotype genus from Chile, based on SNP markers. *Plants* 11(15): e1959. <https://doi.org/10.3390/plants11151959>

- Jombart T. 2008. Adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403-1405. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
- Jombart T, Devillard S, Balloux F. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics* 11(1): e94. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-11-94>
- Kaiser J, Schefuß E, Lamy F, Mohtadi M, Hebbeln D. 2008. Glacial to Holocene changes in sea surface temperature and coastal vegetation in north central Chile: high versus low latitude forcing. *Quaternary Science Reviews* 27: 2064-2075. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.08.025>
- Keenan K, McGinnity P, Cross TF, Crozier WW, Prodöhl PA. 2013. diveRcity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution* 4(8): 782-788. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
- Kiesling R, Oakley L, Metzging D, Muruaga N, Albesiano S, Korotkova N, Huaylla L, Quispe N. 2014. Cactaceae. In: Jørgensen PM, Nee MH, Beck SG, eds. Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 443-471.
- Kiesling R, Larocca J, Faúndez L, Metzging D, Albesiano S. 2008. Cactaceae. In: Zuloaga FO, Morrone O, Belgrano MJ, eds.. 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 107: 1715-1830.
- Korotkova N, Aquino D, Arias S, Eggli U, Franck A, Gómez-Hinostrosa C, Guerrero PC, Hernández HM, Kohlbecker A, Köhler M, Luther K, Majure LC, Müller A, Metzging D, Nyffeler R, Sánchez D, Schlumpberger B, Berendsohn WG. 2021. Cactaceae at Caryophyllales.org - a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia* 51: 251-270. <https://doi.org/10.3372/wi.51.51208>
- Luebert F, Pliscoff PA. 2017. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. 2da ed. Santiago: Editorial Universitaria.
- Larridon I, Walter HE, Rosas M, Vandomme V, Guerrero PC. 2018. Evolutionary trends in the columnar cactus genus *Eulychnia* (Cactaceae) based on molecular phylogenetics, morphology, distribution, and habitat. *Systematics and Biodiversity* 16: 643-657. <https://doi.org/10.1080/14772000.2018.1473898>

- Maestre FT, Benito BM, Berdugo M, Concostrina-Zubiri L, Delgado-Baquerizo M, Eldridge DJ, Guirado E, Gross N, Kéfi S, Le Bagousse-Pinguet Y, Ochoa-Hueso R, Soliveres S. 2021. Biogeography of global drylands. *New Phytologist* 231: 540-558. <https://doi.org/10.1111/nph.17395>
- Martínez-Noguez JJ, León De La Luz JL, Delgadillo Rodríguez J, García-De León FJ. 2020. Phylogeography and genetic structure of an iconic tree of the Sonoran Desert, the cirio (*Fouquieria columnaris*), based on chloroplast DNA. *Biological Journal of the Linnean Society* 130: 433-446. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa065>
- Médail F, Diadema K. 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean basin. *Journal of Biogeography* 36: 1333-1345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02051.x>
- Mijangos JL, Gruber B, Berry O, Pacioni C., Georges A. 2022. dartR v2: An accessible genetic analysis platform for conservation, ecology and agriculture. *Methods in Ecology and Evolution* 13(10): 2150-2158. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13918>
- Merklinger FF, Zheng Y, Luebert F, Harpke D, Böhnert T, Stoll A, Koch MA, Blattner FR, Wiehe T, Quandt D. 2020. Population genomics of *Tillandsia landbeckii* reveals unbalanced genetic diversity and founder effects in the Atacama Desert. *Global and Planetary Change* 184: e103076. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.103076>
- Merklinger FF, 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: 184-199. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1608>
- Meriño BM, Villalobos-Barrantes HM, Guerrero PC. 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): 651-662. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae087>
- Nason JD, Hamrick JL, Fleming TH. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution* 56: 2214-2226. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00146.x>
- Ossa CG, Medel R. 2011. Notes on the floral biology and pollination syndrome of *Echinopsis chiloensis* (Cactaceae) in a population of semiarid Chile. *Gayana Botánica* 68: 213-218. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432011000200012>

- Ossa PG, Pérez F, Armesto JJ. 2013. Phylogeography of two closely related species of *Nolana* from the coastal Atacama Desert of Chile: post-glacial population expansions in response to climate fluctuations. *Journal of Biogeography* 40: 2191-2203. <https://doi.org/10.1111/jbi.12152>
- Ossa CG, Montenegro P, Larridon I, Pérez F. 2019. Response of xerophytic plants to glacial cycles in southern South America. *Annals of Botany* 124: 15-26. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy235>
- Paradis E. 2010. Pegas: an R package for population genetics with an integrated-modular approach. *Bioinformatics* 26: 419-420. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp696>
- Pérez F, Arroyo MTK, Medel R, Hershkovitz MA. 2006. Ancestral reconstruction of flower morphology and pollination systems in *Schizanthus* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 93(7): 1029-1038. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.7.1029>
- Pillet M, Goettsch B, Merow C, Maitner B, Feng X, Roehrdanz PR & Enquist BJ. 2022. Elevated extinction risk of cacti under climate change. *Nature plants* 8(4) 366-372. <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01130-0>
- Pliscoff P, Luebert F, Hilger HH, 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. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.06.003>
- Poch P, Poulin E, Pérez MF, Peralta G, Hinojosa LF. 2024. Spatial patterns of congruence or mismatch between taxonomic, functional, and phylogenetic diversity and endemism of perennial flora along the aridity gradient of Chile. *Frontiers in Plant Science* 15: e1418673. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1418673>
- POWO. 2026. Plants of the World Online. Kew Royal Botanic Gardens. <https://powo.science.kew.org>
- Riley SJ, DeGloria SD, Elliot R. 1999. Index that quantifies topographic heterogeneity. *Intermountain Journal of Science* 5(1-4): 23-27.
- Rousset F. 2008. Genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8: 103-106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>

- Rousset F, Ferdy JB. 2014. Testing environmental and genetic effects in the presence of spatial autocorrelation. *Ecography* 37(8): 781-790. <https://doi.org/10.1111/ecog.00566>
- Rundel PW, Arroyo MTK, Cowling RM, Keeley JE, Lamont BB, Vargas P. 2016. Mediterranean biomes: evolution of their vegetation, floras, and climate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47: 383-407. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032330>
- Sansaloni C, Petroli C, Jaccoud D, Carling J, Detering F, Grattapaglia D, Kilian A. 2011. Diversity Arrays Technology (DArT) and next-generation sequencing combined: genome-wide, high throughput, highly informative genotyping for molecular breeding of *Eucalyptus*. *BMC Proceedings* 5(Suppl. 7): P54. <https://doi.org/10.1186/1753-6561-5-S7-P54>
- Schlumpberger BO. 2012. New combinations in the *Echinopsis* alliance. *Cactaceae Systematic Initiatives* 28: 29-31.
- Schlumpberger BO, Renner SS. 2012. Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (Cactaceae): polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. *American Journal of Botany* 99: 1335-1349. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100288>
- Sherwin WB. 2010. Entropy and information approaches to genetic diversity and its expression: genomic geography. *Entropy* 12(7): 1765-1798. <https://doi.org/10.3390/e12071765>
- Shi H, Tian H, Lange S, Yang J, Pan S, Fu B, Reyer CPO. 2021. Terrestrial biodiversity threatened by increasing global aridity velocity under high-level warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 118: e2015552118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2015552118>
- Sousa V, Hey J. 2013. Understanding the origin of species with genome-scale data: modelling gene flow. *Nature Reviews Genetics* 14: 404-414. <https://doi.org/10.1038/nrg3446>
- Steane DA, Potts BM, McLean E, Prober SM, Stock WD, Vaillancourt RE, Byrne M. 2014. Genome-wide scans detect adaptation to aridity in a widespread forest tree species. *Molecular Ecology* 23: 2500-2513. <https://doi.org/10.1111/mec.12751>
- Tarasov PE, Volkova VS, Webb T, Bykova GV, Dorofeyuk NI, Kvavadze EV, Osipova IM, Panova NK, Sevastyanov DV. 2000. Last glacial maximum biomes reconstructed from

pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia. *Journal of Biogeography* 27: 609-620. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00429.x>

Taylor N. 2012. Cacti and their habitats. *Cactaceae Systematic Initiatives* 28: 30-32.

Thompson JB, Hernández-Hernández T, Keeling G, Vásquez-Cruz M & Priest NK. 2024. Identifying the multiple drivers of cactus diversification. *Nature Communications* 15(1): e-7282. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-51666-2>

Urbina MA, Guerrero PC, Jerez V, Lisón F, Luna-Jorquera G, Matus-Olivares C, Ortiz JC, Pavez G, Pérez-Alvarez MJ, Riquelme-Bugueño R, Santos-Carvalho M, Sepúlveda M, Victoriano PF, Gomez-Uchida D. 2021. Extractivist policies hurt Chile's ecosystems. *Science* 373: 1208-1209. <https://doi.org/10.1126/science.abm0157>

Villalobo-Lopez A, Peña CM, Varas-Myrik A, Pillet M, Jahnsen P, Pliscoff P, Goettsch B, Guerrero PC. 2024. Effects of trade and poaching pressure on extinction risk for cacti in the Atacama Desert. *Conservation Biology* 38(5): e14353. <https://doi.org/10.1111/cobi.14353>

Walter HE. 2010. Floral biology of *Echinopsis chiloensis* ssp. *chiloensis* (Cactaceae): evidence for a mixed pollination syndrome. *Flora* 205: 757-763. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.12.038>

Walter HE, Guerrero PC. 2022. Towards a unified taxonomic catalogue for the Chilean cacti: assembling molecular systematics and classical taxonomy. *Phytotaxa* 550(2): 79-98. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.550.2.1>

Waples RS & Gaggiotti O. 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* 15(6): 1419-1439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02890.x>

Weir BS, Cockerham CC. 1984. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution* 38(6): 1358-1370. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1984.tb05657.x>

Wickham H. 2016. Ggplot2: elegant graphics for data análisis. Cham: Springer International Publishing.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN GENERAL

La historia evolutiva de *Leucosteles* fue abordada aquí desde una perspectiva integradora, combinando evidencia filogenómica, temporal, biogeográfica y poblacional para reconstruir su origen, diversificación espacio-temporal y estructuración genómica. Se propuso que *Leucosteles* constituye un linaje de origen andino, cuya colonización posterior de la región desértica-mediterránea de Chile habría determinado la mayor parte de su diversificación, favorecida por la interacción entre aislamiento geográfico y rugosidad topográfica. A partir de ello, se plantearon dos predicciones: (1) que la reconstrucción filogenética y biogeográfica mostraría una transición hacia el Desierto de Atacama-Chile central seguida por una diversificación en dicha región, y (2) que la distancia geográfica y la heterogeneidad topográfica restringirían el flujo génico entre poblaciones, aunque sin excluir por completo la posibilidad de mezcla genética en sectores de conectividad parcial o contacto secundario.

4.1. Origen del linaje y reorganización espacial temprana

Leucosteles constituye un linaje monofilético y evolutivamente independiente dentro de Trichocereinae, hermano de *Harrisia* y claramente diferenciado de *Trichocereus* s.str. Esta resolución filogenética aporta una base sólida para estabilizar la delimitación genérica del grupo y contribuye a resolver parte de la inestabilidad sistemática históricamente asociada a la alianza *Echinopsis*, donde la elevada homoplasia morfológica y la convergencia adaptativa han dificultado por décadas la identificación de grupos naturales. De esta forma, la evidencia filogenómica demostró que *Leucosteles* debe interpretarse como una entidad evolutiva bien delimitada dentro de la radiación andino-árida de Cactaceae.

La datación del árbol indica que la edad corona de *Leucosteles* se sitúa alrededor de 3.03 Ma, en el Plioceno tardío, y que el linaje más tempranamente divergente corresponde a *L. atacamensis*. Este patrón sugiere que la fase basal del género no estuvo asociada directamente al núcleo desértico-mediterráneo de Chile, sino a un contexto andino más amplio. En efecto, la reconstrucción biogeográfica muestra que tanto el ancestro común de *Harrisia-Leucosteles* como el ancestro común de *Leucosteles* se reconstruyen principalmente en un rango compuesto por la Puna oriental y el Monte-Yungas, señalando una fase basal andino-oriental previa a la reorganización espacial posterior del género. En consecuencia, el origen profundo de *Leucosteles* no parece haber ocurrido dentro del Desierto de Atacama, sino en un contexto

andino ya ecológicamente compatible con condiciones secas, desde el cual se volvió posible la ocupación posterior de nuevos escenarios áridos en el lado occidental andino.

Lo anterior concuerda que los Andes del sur de Bolivia, el noreste de Chile y el noroeste de Argentina constituyen el centro de origen y diversificación de la subtribu *Trichocereinae* y la alianza *Echinopsis*. En ese sentido, la historia temprana de *Leucostele* se inserta en un patrón más amplio de radiación de cactáceas en sistemas áridos y andinos del occidente sudamericano. Más que representar una excepción, el género parece expresar una trayectoria biogeográfica coherente con la historia temprana de otros linajes de cactus, en los que la persistencia en ambientes áridos andinos antecede a la ocupación y diversificación posterior en regiones occidentales más secas, más fragmentadas y topográficamente más complejas.

Desde esta perspectiva, el origen andino-oriental del género no debilita la hipótesis inicial que suponía un origen en los Andes de Chile, Bolivia y Argentina, sino que la precisa. Los resultados sugieren una secuencia en la que *Leucostele* primero persistió en un contexto andino-oriental ecológicamente preadaptado, y solo después experimentó una transición hacia el Desierto de Atacama, área que pasó a dominar gran parte de los nodos internos del árbol. Así, el norte árido de Chile no habría sido el área de origen del género, sino donde ocurrió su diversificación más intensa. Ello es coherente con la hipótesis de Axelrod, según la cual la expansión hacia nuevos escenarios áridos puede favorecer la diversificación de linajes previamente adaptados a condiciones secas. Así, la ocupación del Desierto de Atacama por *Leucostele* no implicó la aparición de novo de adaptaciones a la aridez en tal región, sino la llegada de un linaje ya compatible con condiciones xerofíticas a un paisaje donde la heterogeneidad espacial ofrecía nuevas oportunidades de aislamiento y divergencia.

4.2. Diversificación en el Desierto de Atacama y expansión posterior hacia Chile central

La reconstrucción de áreas ancestrales muestra que, tras la fase basal andino-oriental, el Desierto de Atacama pasa a dominar gran parte de los nodos internos del género, lo que apoya claramente la primera predicción de esta tesis. Tanto el núcleo de *Leucostele* como el Clado Menor I, el Clado Menor II y el Clado Mayor presentan ancestros reconstruidos principalmente en esta región, lo que indica que la principal diversificación del género no ocurrió repartida homogéneamente entre las áreas andinas orientales y occidentales, sino en el norte árido de Chile.

En cuanto al componente temporal de esta diversificación, la edad corona del género se sitúa en el Plioceno tardío, pero la mayor parte de su diversificación interna se concentra en el Pleistoceno temprano, precisamente en un período en que el Desierto de Atacama ya funcionaba como un sistema árido de larga duración, ecológicamente heterogéneo y espacialmente compartimentalizado. Por ello, la transición hacia el Desierto de Atacama no

representó simplemente una expansión de rango, sino la ocupación de un escenario particularmente favorable para la subdivisión de poblaciones y la divergencia de linajes. Por tanto, la reconstrucción de múltiples nodos internos del género en esta región sugiere que la principal diversificación de *Leucostele* estuvo ligada a la ocupación exitosa de este paisaje.

Al respecto, el mapeo estocástico biogeográfico (BSM) muestra que la diversificación espacial del género estuvo dominada por procesos cladogenéticos, particularmente por especiación dentro de áreas y por eventos fundador, mientras que las expansiones anagenéticas fueron comparativamente menores. Además, la simpatria se concentró principalmente dentro del Desierto de Atacama, lo que sugiere una diversificación reiterada dentro del mismo dominio árido, más que por simples movimientos de rango a lo largo de ramas. Ello es consistente con la primera predicción enunciada, la cual planteó que la ocupación del Desierto de Atacama habría expuesto a *Leucostele* a un paisaje espacialmente más heterogéneo que el de su fase basal andino-oriental. La combinación entre aridez de larga duración, discontinuidad del hábitat y complejidad topográfica habría incrementado las oportunidades de fragmentación local, restringiendo el flujo entre poblaciones y favoreciendo la formación de linajes divergentes. Así, la diversificación del género en Atacama puede entenderse resultado de la colonización exitosa de un paisaje propicio para la compartimentalización espacial, de modo que esta región no solo constituyó un área colonizada, sino el principal núcleo de persistencia, aislamiento regional y especiación de *Leucostele*, donde la propia estructura del territorio actuó como motor de diversificación.

Sin embargo, la diversificación espacial de *Leucostele* no quedó restringida al núcleo atacameño. A partir de ese centro de diversificación se produjeron varias expansiones derivadas hacia Chile central-norte, Chile central-sur y, en menor medida, hacia áreas andinas orientales. El árbol muestra desplazamientos hacia Chile central-norte dentro del Clado Menor II, en el linaje que conduce a *L. litoralis* y en parte del Subclado A, mientras que el Subclado B exhibe una señal más austral asociada a Chile central-sur. A su vez, *L. terscheckii* representa una expansión secundaria hacia el Monte-Yungas. De este modo, la diversificación en Atacama fue seguida por una fase derivada de expansión periférica y diferenciación regional en nuevas porciones del gradiente árido-semiárido-mediterráneo.

Adicionalmente, los resultados del BSM muestran que el eje D→E constituyó la principal ruta de colonización fundadora, acompañado por rutas secundarias hacia F y C, así como por expansiones anagenéticas entre D, E y F. Esto indica que la historia biogeográfica del género combinó un núcleo de diversificación norteña con una etapa posterior de desplazamientos hacia ambientes más meridionales y estacionalmente distintos. Por tanto, la expansión hacia Chile central no parece haber sido solo la prolongación geográfica del rango ancestral, sino la ocupación de nuevas condiciones ecológicas dentro del gradiente occidental sudamericano,

donde distintos linajes volvieron a experimentar aislamiento regional y diferenciación adicional.

4.3. Divergencia y mezcla genómica en el Desierto de Atacama-Chile central

La estructura espacial del paisaje desempeñó un papel decisivo en la configuración de la divergencia genómica contemporánea de *Leucostele* en el Desierto de Atacama y Chile central. En sistemas áridos y montañosos, la divergencia no depende solo de la distancia lineal entre poblaciones, sino también de la forma en que el relieve y la heterogeneidad ambiental fragmentan el espacio y modifican la conectividad efectiva.

En primer lugar, el análisis espacial de la estructura poblacional recuperó diez grupos genéticos diferenciados latitudinalmente, lo que evidencia una compartimentalización marcada del género a lo largo del gradiente del Desierto de Atacama a Chile central. En segundo lugar, la prueba de Mantel mostró una correlación positiva y significativa entre diferenciación genética y distancia geográfica, revelando un fuerte patrón de aislamiento por distancia. En tercer lugar, los modelos espaciales indicaron que la entropía de mezcla disminuye significativamente con el aumento de la rugosidad topográfica y del aislamiento geográfico. En conjunto, estos resultados muestran que tanto la distancia como la complejidad del relieve han sido determinantes en la estructuración genómica de *Leucostele*. Las poblaciones distribuidas en paisajes más rugosos y espacialmente más aislados tienden a mostrar ascendencias más discretas y menor evidencia de mezcla, mientras que las localizadas en sectores más suaves o mejor conectados exhiben mayor incertidumbre ancestral. De modo que la rugosidad del paisaje incrementa la separación efectiva entre poblaciones más allá de la distancia geográfica. La topografía no opera aquí como un fondo pasivo, sino como un componente activo de la historia evolutiva del género: al compartimentalizar el espacio, restringe el flujo génico y favorece la persistencia de unidades genéticas discretas. En este sentido, la segunda predicción queda ampliamente respaldada, ya que la divergencia genómica de *Leucostele* se encuentra claramente estructurada por la interacción entre distancia y heterogeneidad topográfica.

No obstante, el paisaje no actúa de manera uniforme sobre toda la distribución del género. Los resultados revelan un mosaico espacial en el que coexisten sectores de fuerte divergencia, corredores de cohesión relativa y focos localizados de mezcla genética. La diferenciación fue mayor en el extremo norte hiperárido, especialmente en Taltal y sectores asociados, donde la combinación entre aridez extrema y relieve abrupto probablemente intensificó la fragmentación poblacional. En contraste, el corredor comprendido entre el Valle del Elqui y Pichidangui mostró una cohesión genética relativamente mayor, aunque interrumpida por sitios de mezcla e incertidumbre ancestral elevada. Así, la estructura genética de *Leucostele* no puede

interpretarse como una simple clina latitudinal, sino como un mosaico donde barreras y corredores se distribuyen desigualmente en el paisaje.

Uno de los resultados más relevantes de la evidencia poblacional fue mostrar que la historia de *Leucostele* no se ajusta a un modelo de separación rígida y permanente entre linajes. Aunque la estructura genética del género es fuerte, doce poblaciones mostraron mezcla genética sustancial y varias presentaron entropía ancestral elevada. Este patrón indica que los límites genéticos son, al menos en parte, permeables y que la divergencia no ocurrió bajo aislamiento absoluto, sino bajo un régimen de flujo génico restringido: suficientemente limitado como para generar grupos genéticos discretos, pero no siempre como para impedir la reconexión entre algunos de ellos.

Dentro de este contexto, Pichidangui constituye el caso más evidente de esta conectividad e introgresión, ya que la población de *L. litoralis* mostró mezcla con múltiples grupos vecinos y se configura como un foco de convergencia entre linajes de distintos sectores del rango. La situación de Puerto Oscuro, junto con otras poblaciones ubicadas en transiciones entre clústeres contiguos, apunta en la misma dirección. En conjunto, estos casos sugieren que la reconexión genética no se distribuye homogéneamente, sino que tiende a concentrarse en sectores donde la rugosidad del terreno es menor y el paisaje ofrece mayor permeabilidad, generando zonas de contacto entre linajes previamente diferenciados.

Esta lectura espacial más fina conecta de manera directa la evidencia genómica poblacional con la interpretación macroevolutiva y biogeográfica. El sistema que a gran escala actuó como núcleo de diversificación regional en el Desierto de Atacama aparece como un paisaje irregular a escala poblacional, donde la distribución desigual de barreras y corredores condicionó simultáneamente la divergencia, la persistencia y la reconexión parcial de los linajes. En otras palabras, la principal diversificación del género ocurrió en un escenario que no promovió una fragmentación uniforme, sino una estructura espacial compleja, capaz de generar tanto discontinuidad como conectividad localizada.

Además, las oscilaciones climáticas del Pleistoceno y del Holoceno, al modificar repetidamente la extensión relativa de ambientes áridos y méxicos en el norte y centro de Chile, probablemente contribuyeron a reconfigurar periódicamente la conectividad entre poblaciones. En *Leucostele*, este marco sugiere una dinámica de aislamiento incompleto, en la que episodios alternantes de contracción, persistencia, expansión y contacto secundario habrían modulado la interacción entre fragmentación y permeabilidad del paisaje a lo largo del tiempo.

4.4. Cumplimiento de la hipótesis

La primera predicción, de escala macroevolutiva, queda apoyada. La evidencia filogenómica y biogeográfica no muestra múltiples divergencias profundas concentradas en el sistema andino, sino una fase basal andino-oriental seguida por una transición temprana hacia el Desierto de Atacama, donde se concentra la diversificación principal del género. Esto confirma que la región desértica-mediterránea del norte y centro de Chile actuó como principal escenario de diversificación interna de *Leucostele*, aunque no como su espacio de origen profundo.

La segunda predicción, de escala poblacional, también queda apoyada. La presencia de diez grupos genéticos, el patrón robusto de aislamiento por distancia y la disminución de la entropía ancestral en sectores más rugosos e aislados muestran que la distancia geográfica y la heterogeneidad topográfica restringen el flujo génico y favorecen la divergencia entre poblaciones. Sin embargo, esta predicción requiere una precisión adicional: el sistema no corresponde a un escenario de aislamiento absoluto, pues ciertas poblaciones situadas en corredores relativamente permeables muestran mezcla genética e incertidumbre ancestral elevadas. Así, el aislamiento genético en *Leucostele* fue real y evolutivamente relevante, pero espacialmente incompleto.

En consecuencia, la hipótesis general puede considerarse respaldada, aunque en una formulación más precisa que la planteada inicialmente. *Leucostele* es un linaje de origen andino profundo cuya colonización posterior del Desierto de Atacama desencadenó su principal diversificación en la región desértica-mediterránea de Chile. En esa región, la interacción entre aislamiento geográfico y rugosidad topográfica favoreció la divergencia entre poblaciones y la formación de linajes, aunque bajo una dinámica espacial permeable, donde la reconexión parcial y la mezcla genética también formaron parte de la historia evolutiva del género.

4.5. Implicaciones taxonómicas

La resolución filogenómica obtenida para *Leucostele* aporta una base sólida para la delimitación taxonómica al interior de *Leucostele*, la cual resulta mucho más compleja que la reconocida en las circunscripciones previas. Mientras *Leucostele* se recupera claramente como un linaje monofilético, algunos taxones concretos, como *L. atacamensis* y *L. deserticola*, también muestran coherencia interna y monofilia, reforzando su validez como entidades evolutivas independientes. En contraste, la diversidad tradicionalmente reunida bajo *L. chilensis* no forma una sola entidad evolutiva cohesiva. Las distintas subespecies y poblaciones de este complejo aparecen distribuidas en distintas posiciones del árbol, a menudo más cercanas a otros taxones que entre sí. Esto indica que la visión de *L. chilensis* como una especie ampliamente polimorfa resulta inconsistente con la historia filogenética del género y que una reinterpretación taxonómica más fraccionada y mejor ajustada a la evidencia evolutiva resulta necesaria.

La evidencia genómica poblacional refuerza aún más esta complejidad al mostrar una clara discordancia entre morfología y estructura genómica. Varios taxones morfológicamente distintos comparten grupo genético, mientras que otros morfológicamente similares no se agrupan juntos ni filogenómica ni poblacionalmente. Este patrón sugiere que la complejidad taxonómica de *Leucosteles* obedece a una historia evolutiva marcada por especiación reciente, introgresión, posible convergencia morfológica y crípsis. En consecuencia, la incertidumbre taxonómica del género debe interpretarse como la expresión de una evolución espacialmente estructurada y parcialmente reticulada. La morfología, por sí sola, no basta para delimitar sus entidades, pero tampoco la estructura poblacional aislada puede reemplazar a la filogenia. Según este contexto, aquí se presenta una propuesta basada en la integración de la distinción morfológica referida por autores previos y los resultados de esta tesis, es decir, la historia filogenética, la estructura genómica y el potencial de introgresión entre linajes (Figura 4.1).

4.6. Implicaciones generales

Finalmente, la historia de *Leucosteles* no responde ni a una expansión lineal desde un único centro ni a un escenario de aislamiento permanente entre linajes, sino que corresponde a una secuencia más compleja de persistencia, colonización, diversificación regional, divergencia y reconexión parcial. Así, el género emerge como un modelo particularmente informativo para comprender cómo un mismo paisaje puede actuar, a diferentes escalas, como espacio de diversificación regional, barrera al flujo génico y corredor episódico de reconexión. Este marco empírico resulta valioso para interpretar la diversificación de otros linajes xerofíticos del hotspot Atacama-Chile central y de sistemas áridos comparables, donde la historia evolutiva no depende de un único mecanismo, sino de la interacción entre procesos espaciales y temporales múltiples.

Desde una perspectiva de conservación, muchas poblaciones de *Leucosteles* representan unidades evolutivas discretas con alto valor, mientras que zonas de mezcla constituyen reservorios importantes de diversidad genética e historia evolutiva compartida. Por ello, la conservación del género no debería basarse exclusivamente en taxones morfológicos tradicionales, sino integrar estructura genómica, historia filogenética, localización espacial y vulnerabilidad territorial. En un contexto de creciente transformación del hábitat y cambio climático, esta visión resulta especialmente relevante para la flora xerofítica del Desierto de Atacama y Chile central, donde la pérdida de poblaciones aisladas o de zonas de contacto podría implicar también la pérdida de procesos evolutivos aún activos.

Relaciones filogenéticas	TESS3	Hunt & al. (2006) Hunt (2016)	Albesiano (2012, 2015)	Schlumpberger (2021)	Walter & Guerrero (2022)	Propuesta de esta Tesis (2026)
<i>L. atacamensis</i> subsp. <i>atacamensis</i>	–	<i>E. atacamensis</i> subsp. <i>atacamensis</i>	<i>T. atacamensis</i>	<i>L. atacamensis</i> subsp. <i>atacamensis</i>	<i>L. atacamensis</i>	<i>L. atacamensis</i> subsp. <i>atacamensis</i>
<i>L. atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i>	–	<i>E. atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i>		<i>L. atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i>	–	<i>L. atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i>
<i>L. deserticola</i>	I, II y III	<i>E. deserticola</i>	<i>T. deserticola</i>	<i>L. deserticola</i>	<i>L. nigripilis</i>	<i>L. deserticola</i>
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>panhoplites</i>	II y IV	<i>E. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>	<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>panhoplites</i>	<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>panhoplites</i>	<i>L. chiloensis</i>	<i>L. panhoplites</i> , stat. nov.
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>borealis</i>	IV		<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>	<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>		<i>L. quisco</i> , comb. nov. (= <i>L. chiloensis</i> subsp. <i>borealis</i>)
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>eburneus</i>	VII		<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>eburneus</i>	<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>eburneus</i>		<i>L. eburneus</i> , stat. nov.
<i>L. faundezii</i>	VI		–	<i>T. faundezii</i>		<i>L. faundezii</i>
<i>L. undulosa</i>	V	<i>E. chiloensis</i> subsp. <i>skottsbergii</i>	<i>T. undulosa</i>	<i>L. undulosa</i>	<i>L. skottsbergii</i>	<i>L. skottsbergii</i>
<i>L. skottsbergii</i>	V		<i>T. skottsbergii</i>	<i>L. skottsbergii</i>		<i>L. skottsbergii</i>
<i>L. terscheckii</i>	–		<i>E. terscheckii</i>	<i>T. terscheckii</i>		<i>L. terscheckii</i>
<i>L. nigripilis</i>	III	<i>E. coquimbana</i>	<i>T. nigripilis</i>	<i>L. nigripilis</i>	<i>L. nigripilis</i>	<i>L. nigripilis</i>
<i>L. pectinifera</i>	IV	–	<i>T. pectinifera</i>	<i>L. pectinifera</i>		<i>L. pectinifera</i>
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i> (PUT)	VII	<i>E. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>	<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>	<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>	<i>L. chiloensis</i>	<i>L. sp. nov.</i>
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>australis</i> (CHI)	VII		<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>australis</i>	<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>australis</i>		<i>L. chiloensis</i>
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>australis</i> (VP)	VIII y VIII					
<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i> (FCO)	VII		<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>	<i>L. chiloensis</i> subsp. <i>chiloensis</i>		
<i>L. bolligeriana</i>	X	<i>E. chiloensis</i> subsp. <i>litoralis</i>	<i>T. bolligeriana</i>	<i>L. bolligeriana</i>	<i>L. bolligeriana</i>	<i>L. bolligeriana</i>
<i>L. litoralis</i>	VI		<i>T. chiloensis</i> subsp. <i>litoralis</i>	<i>L. litoralis</i>	<i>L. litoralis</i>	<i>L. litoralis</i>
? – <i>L. werdermanniana</i>	–	<i>E. werdermanniana</i>	<i>T. werdermanniana</i>	<i>L. werdermanniana</i>	–	<i>L. werdermanniana</i>
? – <i>L. tunariensis</i>	–	<i>E. tunariensis</i>	<i>T. tunariensis</i>	<i>L. tunariensis</i>	–	<i>L. tunariensis</i>

Figura 4.1. Propuesta de delimitación taxonómica al interior de *Leucostele* según la integración de los resultados de esta tesis (reconstrucción filogenética y estructura genética espacial mediante TESS3), en comparación con las delimitaciones planteadas por Hunt et al. (2006) y (Hunt 2016; bajo *Echinopsis*), Albesiano (2012, 2015, bajo *Trichocereus*), Schlumpberger (2021) y Walter & Guerrero (2022). Se señalan en negritas aquellos taxones que, tal como delimitados en los diferentes tratamientos, resultan polifiléticos según la filogenia reconstruida.