Universidad de Concepción

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Filogenómica de las especies de *Deschampsia* (Poaceae) del Cono Sur de Sudamérica

Seminario de Título presentado a la
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Para optar al título de Bióloga

Micaela Isabel Conejeros Palma

Concepción, Abril de 2024

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

Prof. Guía

Dr. Pablo Guerrero _____

Prof. Evaluadores

Dr. Angie Diaz _____

Dr. Ricardo Segovia _____

Prof. Coordinador Seminario de Título

Dr. Víctor Hernández Santander _____

Concepción, Abril de 2024

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que contribuyeron de alguna manera al desarrollo de esta Tesis. En primer lugar, agradezco al Dr. Pablo Guerrero por su guía, orientación y apoyo constante a lo largo de este proyecto.

Agradezco a mis compañeros de laboratorio por su apoyo durante todo el tiempo que compartimos juntos. A lo largo de este proceso, pasamos juntos tanto el estrés académico como alegrías y logros. Su presencia y colaboración han hecho que cada día en el laboratorio sea más llevadero y gratificante. Estoy profundamente agradecida por su amistad y por ser parte de un equipo tan maravilloso.

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a mi familia, especialmente a mis padres, Humberto e Isabel, por su amor incondicional, su constante apoyo y su infinita paciencia a lo largo de este viaje académico. También agradezco a mis hermanos, Alan y Aaron, por el cariño y la felicidad que entregan a mi vida día a día.

Agradezco a mis amigos más cercanos, quienes han sido fundamentales en mi vida. A César y a todos los demás, les agradezco de corazón su amistad, su apoyo constante y por estar siempre ahí en los buenos y malos momentos.

Por último, pero no menos importante, deseo expresar mi agradecimiento a los proyectos IEB BASAL: FB210006 y MILENIO BASE: ICN2021_002 entidades que financiaron este proyecto de investigación, cuyo apoyo fue fundamental para su realización.

¡GRACIAS!

Micaela

INDICE

AGRADECIMIENTOS 3

INDICE DE FIGURAS 5

INDICE DE TABLAS 6

RESUMEN 7

ABSTRACT 8

INTRODUCCIÓN 9

HIPÓTESIS 16

Hipótesis de trabajo: *16*

OBJETIVOS 17

Objetivo general: *17*

Objetivos específicos *17*

METODOLOGÍA 18

RESULTADOS 25

DISCUSIÓN 29

CONCLUSIÓN 33

BIBLIOGRAFIA 34

INDICE DE FIGURAS

Figura 1: Mapa de distribución global del género *Deschampsia*, realizado con los datos disponibles en GBIF (2023). A. Distribución del género, sin mostrar la especie *D. cespitosa*; B. Distribución del género incluyendo *D. cespitosa*..... 10

Figura 2: Morfología de *Deschampsia antarctica*: a. cariopsis en vista escutelar; b. lemma palea en vista lateral; c. antecio basal con arista; d. antecios con aristas; e. glumas superior e inferior en vista lateral; f. panícula; g. hábito de la planta..... 12

Figura 3: Muestras herborizadas de *Deschampsia*: A. Individuos de *D. antarctica* provenientes Herbario (P); B. Individuos de *D. caespitosa* provenientes del Herbario (CONC)..... 19

Figura 4: Calidad de la secuenciación de los primeros 90 genes de un total de 353 del set "Angiosperm353", representados en un Heatmap. Los colores representan el porcentaje de recuperación de cada gen. 26

Figura 5: Filogenia de especies de *Deschampsia* en el Cono Sur de América, obtenida mediante inferencia bayesiana de secuencias de Target Sequencing con sondas Angiosperm 353. La clave de colores del mapa se refleja en las ramas de la filogenia, indicando el origen geográfico de cada individuo analizado..... 28

INDICE DE TABLAS

Tabla 1 Muestras de *Deschampsia* seleccionadas para el estudio filogenético, indicando el nombre de la especie, código asociado, herbario de origen, el año de colecta, ubicación geográfica y el URL correspondiente. 20

Tabla 2: Muestras de la familia Poaceae, utilizadas para pruebas de calibración y estandarización de protocolos, con el nombre de la especie y el año de colecta. 22

RESUMEN

El género *Deschampsia* P. Beauv es un linaje de gramíneas que se encuentra en regiones frías y templadas de todos los continentes. Comprende al menos 50 especies, de las cuales 15 se encuentran en Sudamérica, particularmente en el sur de los Andes de Chile y Argentina, considerado un importante centro de diversidad ya que corresponde al 30% de las especies del género. Las diferencias en la delimitación de *Deschampsia* se deben a su similitud morfológica. Este estudio tiene como objetivo inferir las relaciones filogenéticas de las especies dentro del género *Deschampsia* en el Cono sur de Sudamérica.

Esta investigación se realizó utilizando muestras de herbario de la Universidad de Concepción (CONC) y del Herbario Nacional de Paris (P). Estudiamos un total de 30 muestras, que corresponden a 22 especies, las cuales representan el 44% del total de especies del género, y un 86,67% de las especies del Cono Sur. Se planteó la hipótesis de que las especies endémicas de *Deschampsia* de la región del Cono Sur formarían un grupo monofilético. Utilizamos la técnica Target Sequencing y el set de sondas Angiosperm353, que permite secuenciar 353 genes previamente identificados con un alto valor filogenético informativo en Angiospermas. La herramienta de análisis genómico obtuvo una taza de éxito del 83.3%, incluyendo muestras antiguas, una de ellas de más de 100 años. Realizamos una reconstrucción filogenética bayesiana para inferir las relaciones evolutivas entre especies. Nuestros resultados muestran un árbol de consenso bien resuelto con altas probabilidades posteriores en los nodos, contrariamente a nuestras expectativas, las especies de *Deschampsia* presentes en la región no constituyen un grupo monofilético. El clado con mayor número de especies del Cono Sur incluye *D. elegantula, D. setacea, D. patula, D. cordillerarum, D. danthonioides* y *D. pulchra*. Sin embargo, otras especies se situaron en clados diferentes. Nuestros resultados sugieren la influencia de factores históricos y geográficos en la diversificación del género en esta región, lo que abre nuevas vías de investigación sobre los procesos evolutivos y dispersión a larga distancia como factores claves en la evolución del género.

Palabras claves: Poaceae, Biogeografía, Filogenia, Sistemática, Sudamérica.

ABSTRACT

The genus *Deschampsia* P. Beauv is a lineage of grasses found in cold and temperate regions of all continents. It comprises at least 50 species, of which 15 are found in South America, particularly in the southern Andes of Chile and Argentina, where it is considered an important center of diversity, accounting for 30% of the species in the genus. Differences in the delimitation of *Deschampsia* are due to their morphological similarity. This study aims to infer the phylogenetic relationships of species within the genus *Deschampsia* in the Southern Cone of South America.

This research was carried out using herbarium specimens from the University of Concepción (CONC) and the National Herbarium of Paris (P). We studied a total of 30 samples, corresponding to 22 species, which represent 44% of the total number of species of the genus, and 86.67% of the species of the Southern Cone. We hypothesised that the endemic *Deschampsia* species of the Southern Cone region would form a monophyletic group. We used the Target Sequencing technique and the Angiosperm353 probe set, which allows the sequencing of 353 previously identified genes with a high phylogenetic informative value in Angiosperms. The genomic analysis tool obtained a success rate of 83.3%, including old samples, one of them more than 100 years old. We performed a Bayesian phylogenetic reconstruction to infer evolutionary relationships between species. Our results show a well-resolved consensus tree with high posterior probabilities at the nodes. Contrary to our expectations, the *Deschampsia* species present in the region do not constitute a monophyletic group. The clade with the highest number of species from the Southern Cone includes *D. elegantula, D. setacea, D. patula, D. cordillerarum, D. danthonioides* and *D. pulchra*. However, other species were placed in different clades. Our results suggest the influence of historical and geographical factors on the diversification of the genus in this region, which opens new avenues of research on evolutionary processes and long-distance dispersal as key factors in the evolution of the genus.

Keywords: Poaceae, Biogeography, Phylogeny, South America, Systematics.

INTRODUCCIÓN

El género *Deschampsia* P. Beauv fue descrito por Palisot de Beauvois (1812), agrupando varias especies afines a *Aira cespitosa* de Carlos Linneo (Parodi, 1949) descritas como gramíneas de estación fría. Es un género de herbáceas cosmopolita que crece en regiones frías y templadas en ambos hemisferios (González et al., 2021; Saarela et al., 2015) y se encuentra principalmente en humedales, praderas y pastizales de montaña, mientras que en áreas tropicales está restringida a regiones de alta montaña (Chiapella & Probatova, 2003). Algunas especies de *Deschampsia* son altamente tolerantes a condiciones ambientales estresantes y variables, habitando ambientes polares extremos, prosperan en condiciones heladas, secas y de alta irradiación de luz (Alberdi et al., 2002; Chwedorzewska, 2006) esta tolerancia les permite colonizar terrenos que están deshabitados por otras plantas. Investigaciones como las realizadas por Nkongolo et al. (2001) y Komárková et al. (2018) han destacado adaptaciones, como la alta resistencia a la congelación, alta resistencia al estrés lumínico y alta capacidad fotosintética a baja temperatura. Esta capacidad adaptativa la vemos reflejada en especies como *D. antarctica*, la única hierba que se encuentra naturalmente en la Antártica (Fasanella et al., 2017) o en *D. cespitosa* una especie muy extendida en el planeta, en particular en el hemisferio norte (Chiapella et al., 2021) estas adaptaciones y la amplia distribución del género resaltan su importancia en términos de ecología y la biodiversidad.

Este género presenta una amplia distribución geográfica (Fig.1) que ha sido definida como disyunta, debido a que se ha descrito en diferentes regiones geográficas del planeta como Norteamérica, Sudamérica, Australia y Nueva Zelanda, África Central y Europa central e incluso

la Antártica (Chiapella, 2000; Chiapella & Probatova, 2003; Chiapella & Zuloaga, 2010; Parodi, 1949) considerándose el sur de los andes de Chile y Argentina un importante centro de biodiversidad del género (Rodríguez & Marticorena, 2022), destacándose como un foco de abundancia y variedad de especies de *Deschampsia*, siendo un punto de relevancia para la evolución y adaptación para el géner*o.*

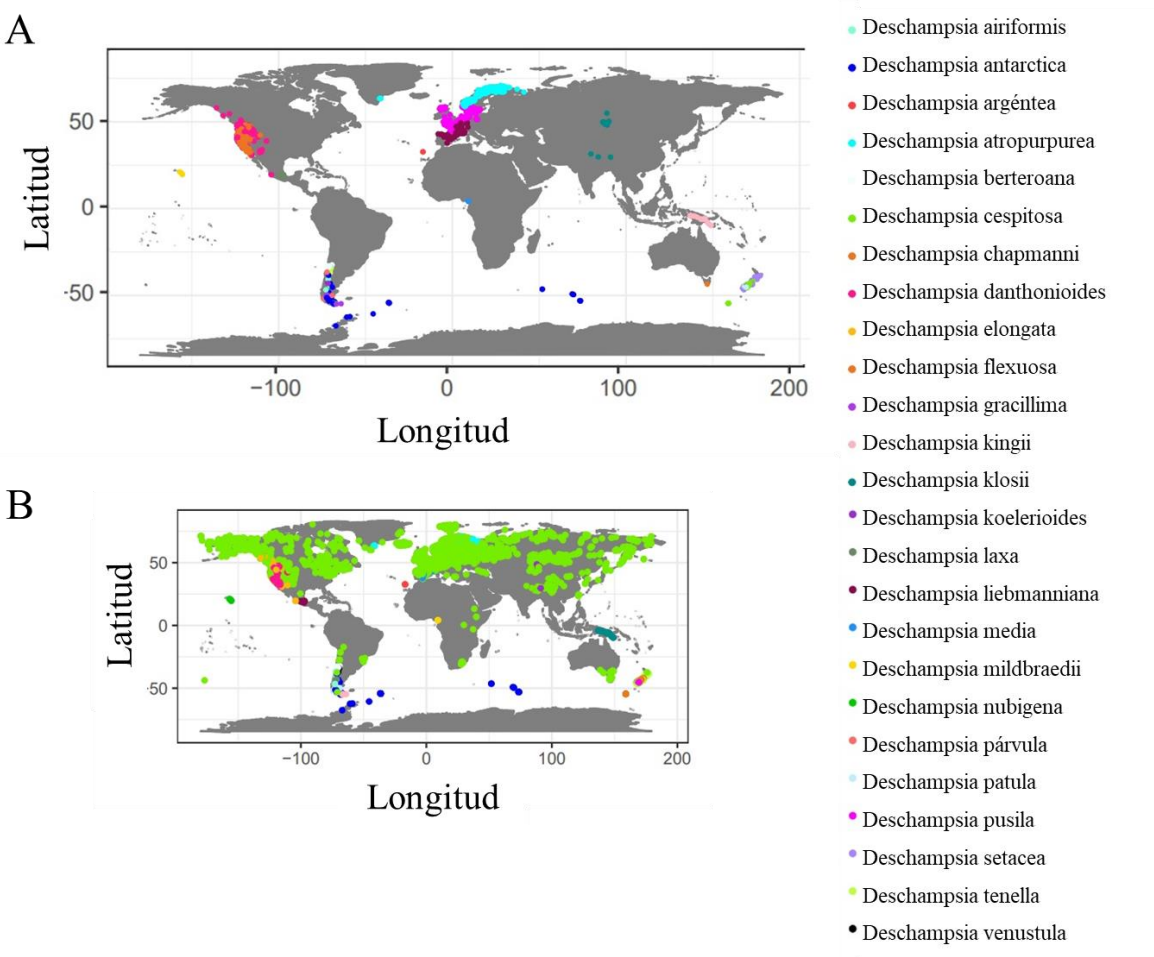

Figura 1: Mapa de distribución global del género *Deschampsia*, realizado con los datos disponibles en GBIF (2023). A. Distribución del género, sin mostrar la especie *D. cespitosa*; B. Distribución del género incluyendo *D. cespitosa*.

Deschampsia consta de al menos 50 especies (WFO, 2023) distribuidas en ambos hemisferios, incluyendo 15 especies presentes en América del Sur y la Antártica, distribuidas principalmente en el sur de Argentina y Chile a lo largo de los Andes. Sin embargo, este número puede aumentar si consideramos especies sinonimias o subespecies, especialmente del complejo de *D. cespitosa* (L.) P. Beauv. de Asia y el Pacífico Norte (Chiapella & Probatova, 2003).

El género se compone de especies morfológicamente difíciles de separar, la Figura 2, corresponde a una representación visual concreta de las características morfológicas clave del género *Deschampsia.* Caracterizada principalmente por tener inflorescencias paniculadas (Fig.2 f), espiguillas bifloras (Fig.2 d), raquillas pubescentes prolongadas más allá del flósculo superior, glumas tan largas como las espiguillas (Fig.2 e) y lemmas de 4 dientes con una arista insertada en diferentes puntos de la lemma (Fig.2 b y c) (Chiapella & Zuloaga, 2010; González et al., 2021) esta descripción supone una delimitación diagnóstica ambigua, generando conflictos y confusión en la taxonomía y sistemática del grupo. Los principales desacuerdos sobre la delimitación de *Deschampsia* están relacionados con la diversidad morfológica, la superposición de caracteres de diagnosis, la alta variación fenotípica y la probable ocurrencia de hibridación (Chiapella & Probatova, 2003; Chiapella et al., 2011; Tzvelev et al., 2015) lo que dificulta la comprensión precisa de la diversidad y las relaciones filogenéticas dentro del género.

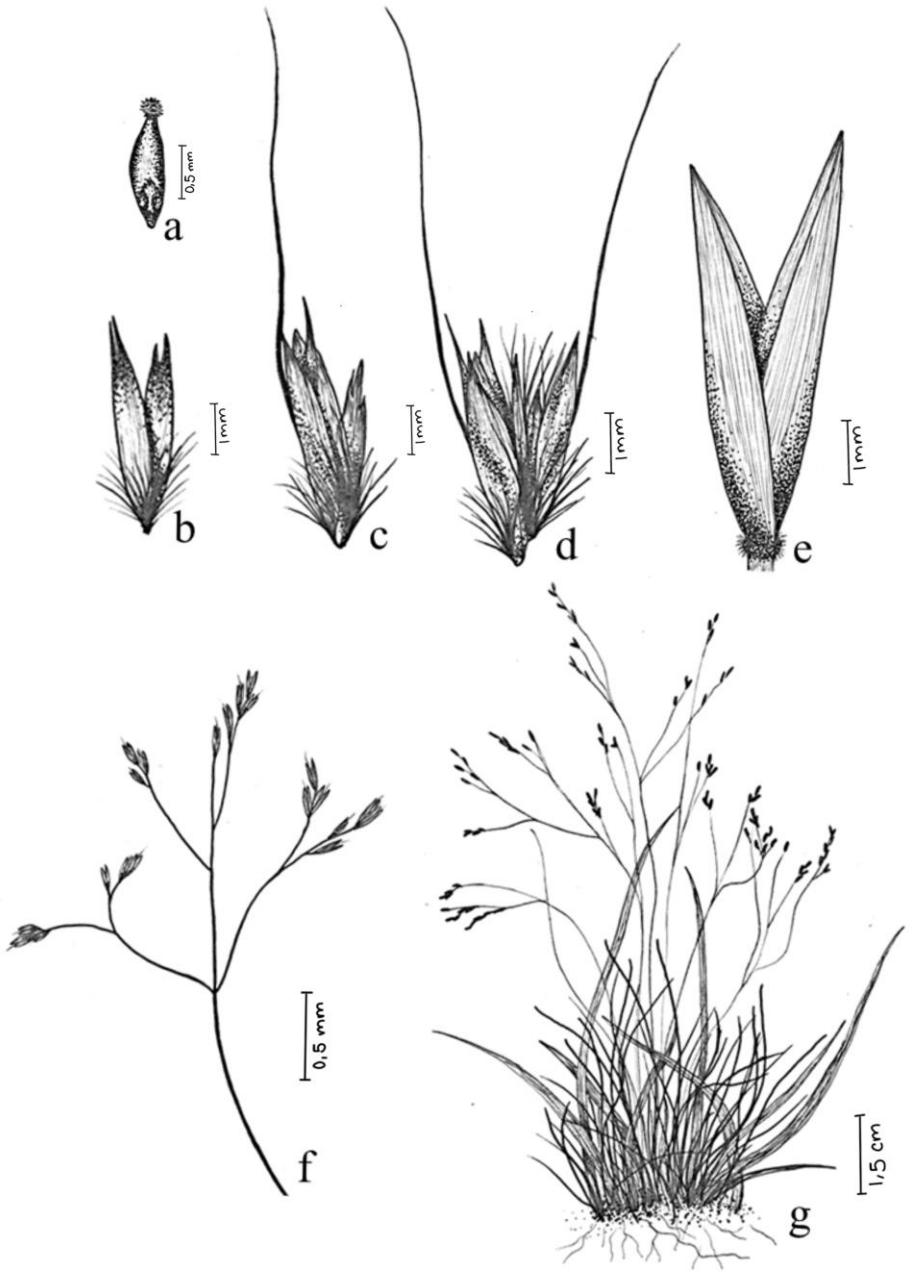

Figura 2: Morfología de *Deschampsia antarctica*: a. cariopsis en vista escutelar; b. lemma palea en vista lateral; c. antecio basal con arista; d. antecios con aristas; e. glumas superior e inferior en vista lateral; f. panícula; g. hábito de la planta.

Diversos estudios han evidenciado este problema, mostrando como la posición sistemática del género y las relaciones filogenéticas entre especies han cambiado con el tiempo. Por ejemplo, el estudio realizado por Clayton & Renvoize (1986) con base en las características morfológicas ubica a *Deschampsia* en la tribu Aveneae, los resultados obtenidos por Davis & Soreng (1993) sugieren un origen parafilético para *Deschampsia*, un estudio posterior realizado por Soreng et al. (2015) el cual está basado en un análisis utilizando marcadores de ADN lo ubican en la a tribu Poeae. Chiapella (2000) demuestra que la clasificación taxonómica de *Deschampsia* en Europa central, sigue siendo desconcertante, presentando desafíos para su clasificación precisa y sugieren que el punto de vista morfológico por sí mismo no es suficiente para diferenciar las especies entre los taxones, también se sugiere que la inclusión de la distribución geográfica es fundamental para distinguir los taxones intraespecíficos de estos complejos taxonómicos. Otro ejemplo es el estudio realizado por Chiapella (2007) el cual revela que los problemas de delimitación de las especies del género han llevado a menudo a su inclusión como subgénero de *Aira*, y así varias especies ahora aceptadas como pertenecientes a *Deschampsia* fueron colocadas bajo otros géneros. En el continente americano, el género *Deschampsia* ha sido objeto de estudio por investigadores como Chiapella et al. (2011) quienes han observado que el género presenta una transición morfológica gradual y áreas de distribución que se superponen y se ha concluido que los datos moleculares tienen una mayor probabilidad de proporcionar filogenias precisas en comparación con los datos morfológicos.

La distribución del género *Deschampsia* en el Cono Sur de América sugiere que eventos históricos han llevado a la fragmentación y separación de las poblaciones en distintas áreas

geográficas, los cambios climáticos, los procesos geológicos, barreras geográficas y el fenómeno de dispersión de larga distancia (Trivi de Mandri et al., 2006) podrían haber contribuido a esta distribución. La problemática con la sistemática de las especies de *Deschampsia* en el Cono Sur de Sudamérica radica en la falta de consenso filogenético y sistemático en las especies debido a la carencia de datos moleculares completos y representativos. Esta situación dificulta la clasificación y comprensión de las relaciones entre las distintas especies de *Deschampsia* en la región, lo que a su vez obstaculiza la investigación y la comprensión de la distribución y evolución de estas plantas en los ecosistemas locales. La información limitada disponible, como se señala en Chiapella (2007) concluye que hay especies de difícil circunscripción como lo son, *D. kingii* y *D. laxa*; *D. antarctica*, *D. parvula*, *D. patula* y *D. venustula*; y *D. cespitosa*, *D. cordillerarum* y *D. mendocina*. En la región también se encuentran dos géneros monoespecíficos segregados de *Deschampsia*: *Avenella flexuosa* (L.) Drejer y *Vahlodea atropurpurea* (Wahlenb.) Fr., especies en las cuales no se han realizado estudios moleculares en poblaciones sudamericanas (Chiapella & Zuloaga, 2010) el tratamiento de las poblaciones del sur como un taxón separado no está justificado, lo que agrega complejidad a la delimitación y clasificación de las especies relacionadas con *Deschampsia* en la región del Cono Sur de Sudamérica.

La técnica molecular Target Sequencing es utilizada para secuencias especificas en el genoma, el set de sondas “Angiosperm 353” (Johnson et al., 2019) es un conjunto de sondas diseñado para analizar 353 secuencias de genes nucleares específicas que se consideran altamente informativas para inferir relaciones filogenéticas en diferentes especies de plantas con flor, lo que permite entender mejor sus relaciones de parentesco y evolución (Antonelli et al.,2021; Shah

et al.,2021). La técnica Target Sequencing y el set de sondas “Angiosperm 353” ha demostrado ser exitosa en la recuperación de cientos de genes de muestras de herbario, a pesar de los desafíos de almacenamiento y técnicas de preservación.

Este trabajo busca inferir las relaciones filogenéticas de las especies del género utilizando muestras provenientes de herbario, centrándonos geográficamente en el Cono Sur del continente americano, ya que esta región se destaca como un hotspot de diversidad para el género *Deschampsia*, el cual ha sido objeto de debates debido a los desafíos relacionados con la delimitación de especies y problemas de nomenclatura. La falta de datos moleculares representativos de las especies de *Deschampsia* dificulta la construcción de árboles filogenéticos precisos que puedan revelar la historia evolutiva del género en la región. Al inferir las relaciones filogenéticas dentro género, podremos obtener una mejor comprensión sobre sus relaciones evolutivas, su diversidad en la región y su relación con otras especies del género en diferentes partes del mundo.

HIPÓTESIS

Hipótesis de trabajo:

Debido al aislamiento geográfico de las especies endémicas de *Deschampsia* en el Cono Sur de Sudamérica, en comparación con las especies distribuidas en otros continentes, estas formarían un grupo monofilético distintivo y separado del resto de las especies del género.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Inferir las relaciones filogenéticas de las especies de *Deschampsia* endémicas del cono sur de Sudamérica.

Objetivos específicos

1. Secuenciar especies del género *Deschampsia* de todos los continentes, destacando especialmente aquellas del Cono Sur de Sudamérica.
2. Evaluar las relaciones filogenéticas de las especies de *Deschampsia* en la región del Cono Sur de América, considerando también las relaciones con las especies de otras regiones.

METODOLOGÍA

Se seleccionaron muestras del género *Deschampsia* provenientes de los herbarios de la Universidad de Concepción (CONC) (https://www.herbariodigital.cl) (Fig.3A) y del Herbario Nacional de Paris (P) (https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/search) (Fig.3B) basándonos en la disponibilidad de ejemplares y en la representatividad de especies en el género. Se obtuvo un total de 30 muestras de tejido foliar, es decir, trozos de hojas bien conservados, de distintas especies abarcando un variado rango de antigüedad, además se seleccionaron basándonos en su clasificación taxonómica de The World Flora Online (https://www.worldfloraonline.org/), y se obtuvo un total de 22 especies (Tabla 1), las cuales incluyeron tanto especímenes al cono sur de América como especímenes de regiones geográficamente alejadas. Estas muestras se sometieron a un proceso de congelamiento con nitrógeno líquido para evitar una mayor degradación en los componentes genéticos, y se realizó una molienda con el objetivo de obtener un polvo fino y homogéneo, buscando obtener un mínimo de 10mg de material. Las muestras fueron almacenadas en tubos Eppendorf de 2mL a una temperatura de -80 °C. Posteriormente fueron enviadas a Rapid-Genomics (https://rapid-genomics.com/).

Además de las muestras de interés, se utilizaron 45 muestras del Herbario de Concepción (CONC) pertenecientes a la familia Poaceae (Tabla 2) abarcando un rango de antigüedad similar a las muestras seleccionadas de *Deschampsia*, para realizar pruebas de estandarización y la calibración de los protocolos de extracción y secuenciación, esto debido a que las muestras de herbario antiguas pueden presentar degradación en su material genético, afectando la calidad de la secuenciación y los posteriores análisis.

Figura 3: Muestras herborizadas de *Deschampsia*: A. Individuos de *D. antarctica* provenientes Herbario (P); B. Individuos de *D. caespitosa* provenientes del Herbario (CONC).

Tabla 1 Muestras de *Deschampsia* seleccionadas para el estudio filogenético, indicando el nombre de la especie, código asociado, herbario de origen, el año de colecta, ubicación geográfica y el URL correspondiente.

ESPECIE	CODIGO	HERB.	AÑO	MACROZONA GEOGRAFICA	LOCALIZACION	URL
Deschampsia caespitosa	P02359973	(P)	1993	África	Bioko Guinea Ecuatorial	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p02359973
Avenella flexuosa	P01942133	(P)	1978		República Democrática del Congo	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p01942133
Vahlodea atropurpurea	178364	(CONC)	2003	Cono sur de Sudamérica	Chile, Región de Aysén	Sin información
Vahlodea atropurpurea *	178481	(CONC)	2008		Chile, Región del Maule	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6217/
Deschampsia caespitosa	178482	(CONC)	2008		Chile, Región del Maule	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6704/
Deschampsia cordillerarum	187356	(CONC)	2013		Chile, Región de Valdivia	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6741/
Deschampsia danthonioides	54128	(CONC)	1963		Chile, Región de Coquimbo	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6463/
Deschampsia elegantula	144147	(CONC)	1949		Chile, Región de Magallanes y la Antártica chilena	Sin información
Deschampsia elongata	172608	(CONC)	2007		Chile, Región de Aysén	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6747/
Deschampsia kingii	178319	(CONC)	2003		Chile, Región de Aysén	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6472/
Deschampsia laxa	179288	(CONC)	2013		Chile, Región de Los Lagos	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6512/
Deschampsia monandra	70255	(CONC)	1954		Chile, Región Metropolitana	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6557/
Deschampsia parvula	157153	(CONC)	2003		Chile, Región de Aysén	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6563/
Deschampsia patula	157083	(CONC)	2000		Chile, Región de Magallanes y la Antártica Chilena	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6582/
Deschampsia pulchra	184199	(CONC)	2009		Chile, Región Metropolitana	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6736/
Deschampsia setacea	184419	(CONC)	2010		Chile, Región de Valdivia	https://www.herbariodigital.cl/images/zoom/6590/

Avenella flexuosa	P00970531	(P)	1968	Eurasia	Rusia	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p00970531
Deschampsia sukatschewii	P02332061	(P)	1979		Rusia	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p02332061
Deschampsia discolor	P03346222	(P)	1991	Europa occidental	Francia	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p03346222
Deschampsia caespitosa	P02320821	(P)	1958	Oceanía.	Australia	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p02320821
Deschampsia brevifolia	P03346176	(P)	1994	Océano Atlántico, región ártica	Groenlandia	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p03346176
Deschampsia antarctica	P00790833	(P)	1973	Océano indico, al sur de África	Archipiélago de Crozet. Ile de la Possession	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p00790833
Deschampsia antarctica	P02433239	(P)	2012		Archipiélago de Crozet	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p02433239
Deschampsia antarctica	P00293070	(P)	1984	Océano indico, sureste de África	Archipiélago Kerguelen	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p00293070
Deschampsia antarctica	P02432570	(P)	2011		Archipiélago Kerguelen	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p02432570
Deschampsia sp	P04343595	(P)	1984		Archipiélago Kerguelen	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p04343595
Deschampsia australis	P03482273	(P)	1909	Océano Pacifico central, Oceanía	Hawaii: Mannakea	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p03482273
Deschampsia nubigena	P02359989	(P)	1938		Hawaii: Waikii, Maikoloa,	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p02359989
Deschampsia pallens	P02359987	(P)	1945		Hawaii: Maui	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p02359987
Deschampsia klossii	P03482184	(P)	1998	Sudeste asiático	Indonesia	https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/p03482184

Tabla 2: Muestras de la familia Poaceae, utilizadas para pruebas de calibración y estandarización de protocolos, con el nombre de la especie y el año de colecta.

Especie	**Año**
Agrostis capillaris	1975
Agrostis castellana	1977
Agrostis leptotricha	1976
Anthoxanthum redolens	1971
Avena barbata	1975
Avenella flexuosa	1972
Briza maxima	1972
Briza minor	1975
Bromus catharticus	1979
Bromus berteroanus	1972
Bromus hordeaceus	1974
Chusquea culeou	1975
Chusquea quila	1970
Cortaderia pilosa	1973
Cynosurus echinatus	1978
Dactylis glomerata	1978
Distichlis scoparia	1972
Distichlis spicata	1973
Festuca acanthophylla	1970
Festuca cirrosa	1973
Festuca gracillima	1970
Festuca pirógena	1978
Holcus lanatus	1975
Imperata condensata	1977
Lagurus ovatus	1976
Lamarckia aurea	1972
Lolium multiflorum	1975
Melica commersonii	1971
Melica violacea	1977
Muhlenbergia asperifolia	1970
Nassella chilensis	1974
Nassella gigantea	1977
Nassella laevissima	1975
Nassella pungens	1973
Nicoraepoa robusta	1971
Pappostipa chrysophylla	1973
Pappostipa frigida	1974
Pappostipa speciosa	1974

Paspalum dasypleurum	1978
Phleum alpinum	1971
Piptochaetium montevidense	1974
Piptochaetium stipoides	1972
Polypogon viridis	1972
Rytidosperma pictum var pictum	1973
Sorghum halepense	1976

Se realizó una revisión detallada de la taxonomía de la especie previamente identificada como *D. antarctica* código 178481 (CONC) debido a un error de clasificación inicial, se determinó que dicha especie en realidad corresponde a *V. atropurpurea*.

Las extracciones de ADN fueron realizadas por Rapid-Genomics, empleando procedimientos estándar de la empresa que incluyen protocolos automatizados para asegurar un ADN de alta pureza y alto rendimiento, garantizando así la fiabilidad de los resultados del estudio.

Se utilizó la técnica Target Sequencing (Capture Seq), que permite la secuenciación eficiente y precisa de regiones genómicas específicas. Este método emplea la hibridación dirigida de sondas para secuenciar y ensamblar selectivamente los loci compartidos. La hibridación implica el emparejamiento de las sondas con sus secuencias complementarias en el ADN, lo que permite la unión selectiva a las regiones genómicas específicas de interés. Una vez completada la hibridación, se elimina el ADN unido de forma no específica, es decir, el ADN que no corresponde a las regiones de interés. Con el fin de enfocarnos en regiones genéticas de relevancia para el objeto de estudio, utilizamos el set de sondas "Angiosperm353" (Johnson et al., 2019) compuesto por secuencias de ADN diseñadas para identificar y secuenciar genes de alto valor filogenético en plantas con flor, es decir, angiospermas. Estas sondas son utilizadas como señuelos para capturar selectivamente las secuencias de interés en las diferentes especies estudiadas (Slimp et al., 2021).

Las secuencias obtenidas fueron procesadas usando FastQC (Andrews, 2010) para analizar la calidad de los datos de secuenciación de ADN, generando una serie de gráficos y estadísticas que permitieron evaluar diferentes aspectos de la calidad de los datos, como la distribución de la calidad de las bases, la presencia de secuencias duplicadas y la longitud de las secuencias, entre otros. Posterior a esto las lecturas fueron sometidas a un proceso de filtrado utilizando Trimmomatic (Bolger et al., 2014) esto para eliminar secuencias adaptadoras y lecturas de baja calidad. Se utilizó secuencias de referencias de Angiosperm353 específico para *Poaceae* que está contenido en "mega353 target file", utilizando las recomendaciones de seleccionar estratégicamente el rango filogenético de interés para filtrar el archivo (McLay et al., 2021) utilizando HybPiper (Johnson et al., 2016) posteriormente, se realizó la alineación de las secuencias de los genes identificados utilizando MAFFT (Katoh et al., 2002) para comparar y encontrar similitudes entre ellas.

Se realizó inferencia bayesiana para investigar las relaciones filogenéticas dentro del género *Deschampsia*. Para ello, se utilizó el software MrBayes 3.2 Ronquist et al. (2012) utilizando el modelo de evolución GTR y el análisis de Markov Chain Monte Carlo (MCMC) esto de acuerdo con las recomendaciones del manual del programa MrBayes. Ajustándolo para un total de 10 millones de generaciones, tomando muestras cada 1000 iteraciones, asegurando la convergencia con la desviación estándar por debajo de 0.05. El árbol se visualizó y edito utilizando el software Figtree v1.4.4 (disponible en http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/). El árbol obtenido se enraizó a la muestra de *Avenella flexuosa* proveniente del Congo.

RESULTADOS

En el estudio, se logró secuenciar con éxito 25 de las 30 muestras seleccionadas, lo que representa una tasa de éxito del 83.3%, el porcentaje de fallo en la secuenciación de las muestras seleccionadas fue del 16.7%, lo que corresponde a un total de 5 muestras.

De las 25 muestras correctamente secuenciadas, 21 muestras corresponden al género *Deschampsia*, lo que representa el 84% del total. Por otro lado, 2 muestras corresponden a la especie *Avenella flexuosa*, lo que constituye el 8%, y otras 2 corresponden *Vahlodea atropurpurea*, representando el 8% restante. Dentro de estas 25 especies secuenciadas, 13 de ellas son especies provenientes del Cono Sur de Sudamérica, lo que representa un 52% de las muestras analizadas. El porcentaje de especies del género secuenciadas es del 38%, lo que equivale a 19 especies del total de 50 descritas para el género.

Muestras de *Deschampsia* con problemas en la secuenciación: D. antarctica (P00293070), *D. antarctica* (P02432570), *D. antarctica* (P00790833), *D. kingii* (178319) y *D. klossii* (P03482184).

Muestras de secuenciadas con éxito provenientes del Cono Sur de Sudamérica: *D. antarctica*, *V. atropurpurea, D. caespitosa, D. cordillerarum, D. danthonioides, D. elegantula, D. elongata*, *D. laxa, D. monandra, D. parvula, D. patula*, *D. pulchra* y *D. setacea*

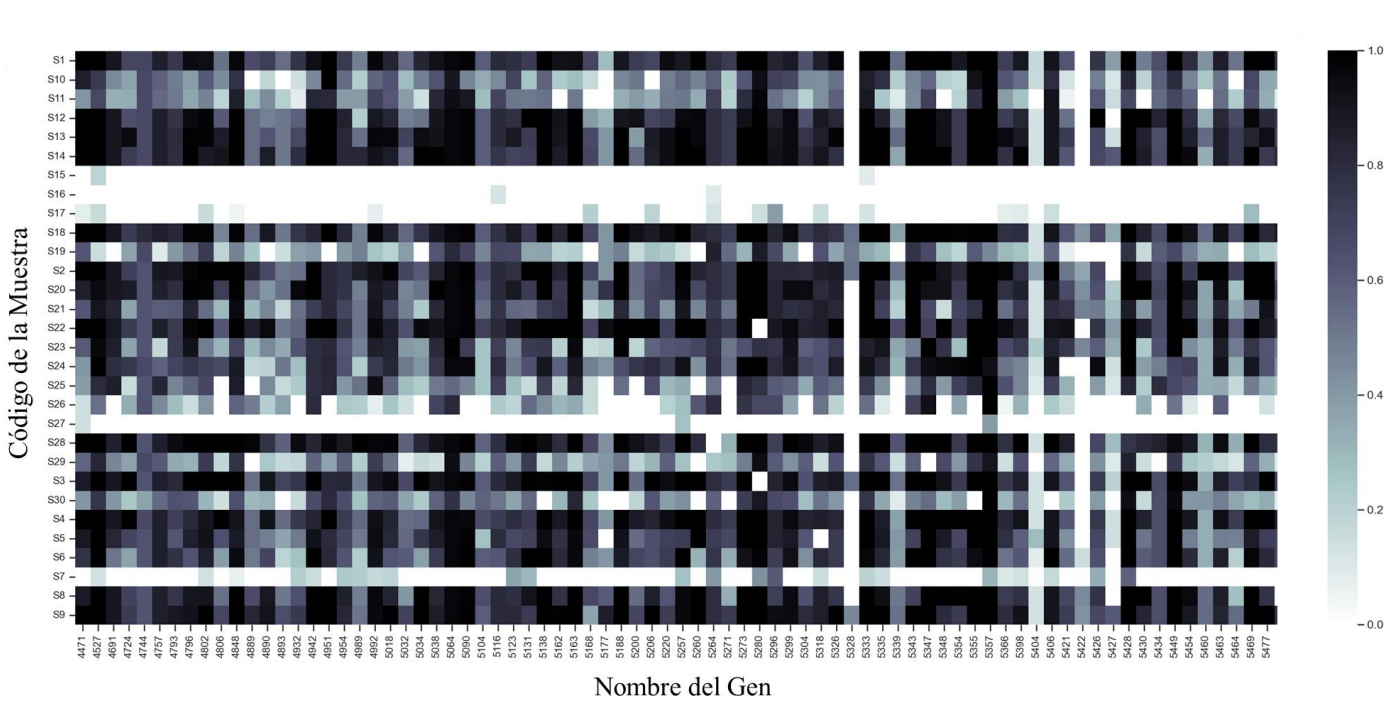

Figura 4: Calidad de la secuenciación de los primeros 90 genes de un total de 353 del set "Angiosperm353", representados en un Heatmap. Los colores representan el porcentaje de recuperación de cada gen.

Los resultados de este análisis se presentaron en un árbol de consenso, con un valor de 1.0 a posteriori en los nodos, abarcando el 90.91% de los nodos (Fig.3). Se identificaron clados que agrupan a las especies según sus relaciones evolutivas y similitudes genéticas. El clado A se agrupan con valores a posteriori de 1.0, *D. elegantula, D. setacea, D. patula, D. cordillerarum, D danthonioides* y *D. pulchra,* todas estas especies chilenas, y una muestra de *D. flexuosa* de Rusia. El clado B incluye a *D. australis* de Hawaii y *D. sp* del archipiélago de Kerguelen como especies hermanas y se agrupan con *D. monandra*, una especie chilena. Este grupo de se posiciona como grupo hermano de *D. caespitosa*, de Guinea Ecuatorial, se destaca el alto valor de 1.0 a posteriori de los nodos en este clado. En el Clado C, se agrupan ambas especies de *V.*

atropurpurea con valores a posteri de 1.0. Los clados A, B y C comparten un ancestro común con una muestra proveniente de Australia, específicamente en *D. caespitosa* (*), valor del nodo de 0.64.

En el clado D, se agruparon dos especies hermanas, *D. caespitosa* una muestra de Chile y *D. pallens* una muestra de Hawaii, con un alto valor en el nodo que respalda su relación filogenética cercana (1.0) . Estas especies comparten un ancestro común con una especie rusa, *D. sukatschewii,* valor a posteriori 0.64. En el clado E, se encuentran dos muestras provenientes de Chile, *D. parvula* y *D. elongata*, su valor en el nodo es 0.64.

Los clados A, B, C, D y E comparten un ancestro común con *D. nubigena* proveniente de Hawaii (**), esta relación ancestro- descendencia tiene un alto valor a posteriori en el nodo de 1.0. En el clado F, tenemos dos especies *D. laxa* y *D. antarctica*, proveniente de Chile y el archipiélago de Crozet, se destaca una vez más un fuerte respaldo en el nodo (1.0). Todos los clados mencionados comparten un ancestro común con *D. brevifolia* una especie de Groenlandia. A su vez todas las especies comparten un ancestro con *D. discolor*, una especie proveniente de Francia, respaldándose nuevamente por un alto valor a posteriori del nodo.

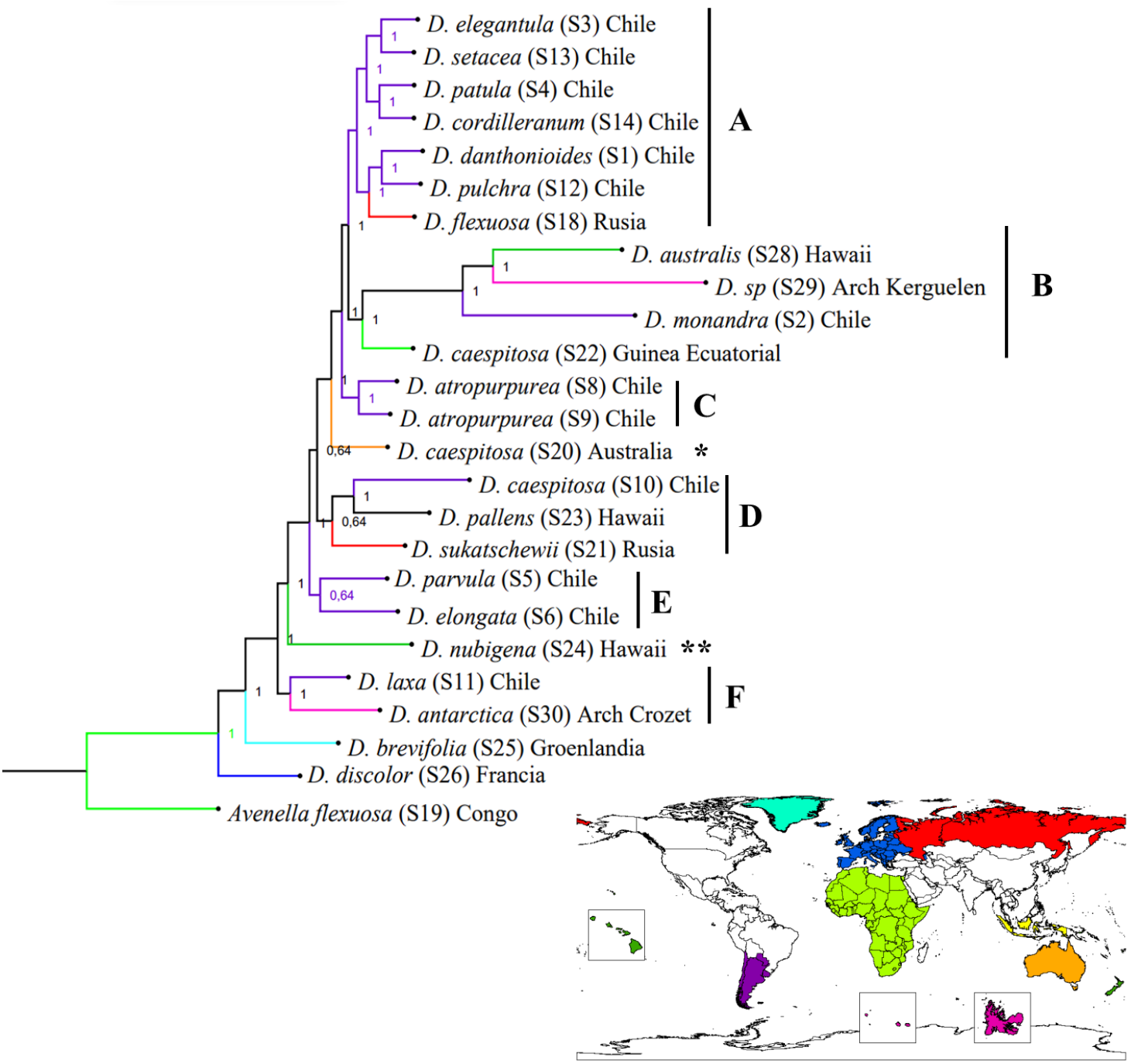

Figura 5: Filogenia de especies de *Deschampsia* en el Cono Sur de América, obtenida mediante inferencia bayesiana de secuencias de Target Sequencing con sondas Angiosperm 353. La clave de colores del mapa se refleja en las ramas de la filogenia, indicando el origen geográfico de cada individuo analizado

DISCUSIÓN

Los resultados muestran relaciones evolutivas entre especies de *Deschampsia* de distintas regiones geográficas. En el árbol filogenético se identificaron clados que agrupan especies endémicas del cono sur de Sudamérica con especies de otras regiones geográficas como Hawaii, Rusia y Guinea Ecuatorial. Contrariamente a la hipótesis, no se observó un grupo monofilético distintivo y separado del resto de las especies del género.

El análisis reveló estrechas relaciones genéticas entre especies de diferentes regiones geográficas con alto apoyo en los nodos (1,0) en el 90.91% de las ramas del árbol. Por ejemplo, se observó la presencia de *D. flexuosa* de Rusia, una especie no endémica, formando un clado con especies chilenas como *D. elegantula*, *D. setacea*, *D. patula*, *D. cordillerarum*, *D. danthonioides* y *D. pulchra*. Además, se observó que muestras de Hawaii y del archipiélago de Kerguelen comparten un ancestro común con una especie chilena. Por otro lado, las muestras de *V. atropurpurea* mostraron un ancestro común con una muestra de *D. caespitosa* de Australia. En el análisis filogenético también se identificaron especies hermanas como *D. pallens* de Hawaii y *D. caespitosa*, colectada en Chile, pero de distribución cosmopolita. Estos hallazgos no apoyan la expectativa de la formación de un grupo monofilético conformado solo por las especies endémicas del Cono sur de Sudamérica. Sugieren la posibilidad de dispersión de especies a través de los distintos continentes.

En este estudio utilizamos muestras afines a *Deschampsia* de la región del Cono Sur de Sudamérica, *Avenella flexuosa* y *Vahlodea atropurpurea*, ambas previamente excluidas del género (Chiapella, 2007). Nuestros resultados incluyen a ambas especies dentro de clados con

un alto valor a posteriori en los nodos (1.0) razón por la cual en este trabajo se decidió reincorporar ambas especies al género *Deschampsia*. En el clado A, encontramos a *D. flexuosa* dentro del clado más amplio de especias chilenas y en el clado C, tenemos *D. atropurpurea* compartiendo un ancestro con una muestra de *D. caespitosa* de Australia. Estos resultados concuerdan con lo propuesto en el trabajo de Chiapella & Zuloaga (2010) quienes reconocen la falta de estudios moleculares en poblaciones sudamericanas de *Avenella flexuosa* y *Vahlodea atropurpurea*, y como esto ha dificultado a establecer las relaciones genéticas y taxonómicas con grupos afines. Por otro lado, un estudio filogenético realizado por González et al. (2021) enfocado metodológicamente en citogenética destaca que el complemento cromosómico heteromórfico de *Deschampsia* el cual notablemente diferente *Avenella* y *Vahlodea*, que tienen un solo tipo de morfología cromosómica, respaldando su exclusión del género.

En los resultados, se observan conflictos en la delimitación de especies ya que se evidencia la presencia de especies que se repiten en diferentes clados del árbol filogenético. Por ejemplo, especies como *D. caespitosa* está presente en los clados B y D, e incluso compartiendo un ancestro común con las especies del clado C, este conflicto puede deberse al carácter cosmopolita de la especie, la cual a su vez a sido objeto de estudio por presentar complejos taxonómicos, eso respaldado por diversos estudios entre ellos Chiapella (2000), Chiapella & Probatova (2003) y Chiapella et al. (2011) estudian el complejo de *D. cespitosa* en distintos continentes y concluyen que la falta de estructuración genética deja preguntas sin respuesta relacionadas con *Deschampsia*.

Otro problema que se presenta en diversos estudios es la identificación errónea de un individuo. En nuestro caso, se corrigió la clasificación de una especie previamente etiquetada como *D. antarctica* debido a un error inicial, determinándose que en realidad corresponde a *D. atropurpurea*. Todos estos conflictos relacionados con la morfología en la delimitación de especies y las relaciones filogenéticas dentro del género han sido evidentes en estudios anteriores, como los presentados por Chiapella (2007) en el cual se discute cómo el género se compone de especies morfológicamente difíciles de separar y que pueden haber sido propensas a la hibridación y la poliploidización, Chiapella & Zuloaga (2010) indican que las especies del género muestran un alto grado de similitud morfológica, lo que requiere estudios para aclarar sus verdaderas relaciones, aunque las especies son distinguibles, la presencia de formas intermedias indica una estrecha relación que, de confirmarse, podría resultar en cambios en su estatus taxonómico. González et al. (2021) reiteran que las especies del género rara vez difieren discretamente en rasgos morfológicos, mostrando una variación continua y superposición de caracteres clave, añadiendo que esto podría estar relacionado con un proceso de diferenciación reciente o eventos de hibridación local. Los estudios han mostrado desacuerdos en la clasificación taxonómica y sistemática dentro del género, destacando la necesidad de integrar datos moleculares para una comprensión más precisa de la diversidad y las relaciones evolutivas dentro del género.

Los resultados del estudio demuestran que se consiguió secuenciar con éxito el 83,3% de las muestras seleccionadas, incluyendo muestras de más de 100 años. El uso de la técnica Target Sequencing complementada con el set de sondas “Angiosperm 353” ofrecen una herramienta poderosa para estudiar las muestras de herbario ya debido a las dificultades causadas por la

baja cantidad y calidad altamente degradada del ADN, estas son subestimadas en su potencial para investigaciones genómicas. El estudio realizado por Brewer et al. (2019) y Slimp et al. (2021) destacan la utilización de esta metodología para obtener datos de secuencias de genes nucleares de especímenes de herbario.

Los resultados obtenidos sugieren la posibilidad de dispersión de especies a través de diferentes continentes, implicando la ocurrencia de múltiples eventos de colonización y adaptación dentro del género *Deschampsia* en el Cono Sur de Sudamérica. Como indican los estudios de Bert (1983) la importancia de la dispersión intercontinental a larga distancia en la biogeografía de las plantas es excepcional, incluso algunas distribuciones disyuntas de plantas pueden explicarse por el transporte mediado por el agua o el viento (Carlquist, 1983; Mummenhoff & Franzke, 2007). La presencia de especies en islas como Hawaii, el Archipiélago de Kerguelen y el Archipiélago de Crozet, indica que la dispersión de semillas a larga distancia es esencial para la colonización de islas, como se confirma en el estudio de Cain et al. (2000). El estudio de Winkworth et al. (2002) nos presenta que, en el hemisferio sur, las aves migratorias transoceánicas (como albatros, petreles y pardelas) viajan regularmente entre masas continentales y pueden transportar semillas interna o externamente desde Sudáfrica y Sudamérica hasta Australia/Nueva Zelanda, lo que apoya el patrón filogenético observado. Otros ejemplos de este fenómeno son la dispersión intercontinental (de California a Chile) de semillas de *Lepidium* (Brassicaceae), descrita en los estudios de Mummenhoff et al. (1992) y Norton et al. (1997), y la probable evolución de *Microseris pygmaea* (Asteraceae) en Chile tras una dispersión a larga distancia desde el oeste de Norteamérica, propuesta por (Carlquist, 1983).

CONCLUSIÓN

Contrario a la hipótesis, donde se esperaba que las especies de *Deschampsia* en el Cono Sur de Sudamérica formarían un grupo monofilético, los resultados mostraron una estructura filogenética más compleja. Los resultados obtenidos de este análisis se presentaron en un árbol de consenso excepcionalmente resuelto, respaldado por altos valores a posteriori en los nodos sugiriendo un origen polifilético de las especies presentes en el Cono Sur de Sudamérica.

La proximidad filogenética entre *Deschampsia, Avenella* y *Vahlodea* indica la necesidad de revisar y refinar las clasificaciones taxonómicas existentes, ya que las relaciones cercanas entre las especies podrían no haber sido completamente apreciadas previamente. Nuestros resultados respaldan la reintegración de *A. flexuosa* y *V. atropurpurea* dentro del género *Deschampsia*. Este descubrimiento sugiere la existencia de subgrupos taxonómicos que podrían requerir una revisión exhaustiva para una caracterización taxonómica más precisa, abriendo la posibilidad de reevaluación de la posición taxonómica.

La presencia de múltiples linajes evolutivos sugiere múltiples eventos de dispersión a larga distancia y múltiples eventos de colonización que influyeron en la diversificación de *Deschampsia* en el Cono Sur de Sudamérica. Estos eventos son principales para la colonización de nuevos ambientes, el aumento de diversidad, el flujo génico y la evolución, y son relativamente comunes en las angiospermas, siendo un proceso clave en su distribución geográfica y evolución.

BIBLIOGRAFIA

Alberdi, M., L.A. Bravo., A. Gutiérrez., M. Gidekel & L.J. Corcuera. (2002). Ecophysiology of Antarctic vascular plants. Physiologia Plantarum, 115: (4), 479-486.

Andrews, S. (2010). FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. In: Cambridge, United Kingdom.

Antonelli, A., Clarkson, J. J., Kainulainen, K., Maurin, O., Brewer, G. E., Davis, A. P., Epitawalage, N., Goyder, D. J., Livshultz, T., & Persson, C. (2021). Settling a family feud: a high-level phylogenomic framework for the Gentianales based on 353 nuclear genes and partial plastomes. American Journal of Botany, 108(7), 1143-1165.

Beauvois, A. (1812). Essai d'une nouvelle agrostographie; ou nouveaux genres des graminées, avec figures représentant les caractères de tous les genres. (No Title).

Berg, R. (1983). Plant distribution as seen from plant dispersal: general principles and basic modes of plant dispersal. Dispersal and distribution, 1983, 13-36.

Brewer, G. E., Clarkson, J. J., Maurin, O., Zuntini, A. R., Barber, V., Bellot, S., Biggs, N., Cowan, R. S., Dodsworth, S., & Edwards, S. L. (2019). Factors affecting targeted sequencing of 353 nuclear genes from herbarium specimens spanning the diversity of angiosperms. Frontiers in plant science, 10, 477275.

Bolger, A. M., Lohse, M., & Usadel, B. (2014). Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. Bioinformatics, 30(15), 2114-2120

Cain, M. L., Milligan, B. G., & Strand, A. E. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. American Journal of Botany, 87(9), 1217-1227.

Carlquist, S. (1983). Intercontinental dispersal. Dispersal and distribution, 37-47.

Chiapella, J. (2000). The Deschampsia cespitosa complex in central and northern Europe: a morphological analysis. Botanical Journal of the Linnean Society, 134: (4), 495-512.

Chiapella, J. & N.S. Probatova. (2003). The Deschampsia cespitosa complex (Poaceae: Aveneae) with special reference to Russia. Botanical Journal of the Linnean Society, 142: (2), 213-228.

Chiapella, J. (2007). A molecular phylogenetic study of Deschampsia (Poaceae: Aveneae) inferred from nuclear ITS and plastid trnL sequence data: support for the recognition of Avenella and Vahlodea. Taxon, 56: (1), 55-64.

Chiapella, J. & F.O. Zuloaga. (2010). A Revision of Deschampsia, Avenella, and Vahlodea (Poaceae, Poeae, Airinae) in South America1. Annals of the Missouri Botanical Garden, 97: (2), 141-162.

Chiapella, J. O., V.L. DeBoer., G.C. Amico & J. C. Kuhl. (2011). A morphological and molecular study in the Deschampsia cespitosa complex (Poaceae; Poeae; Airinae) in northern North America. American Journal of Botany, 98: (8), 1366-1380.

Chiapella, J. O., Z.-Q. Xue & J. Greimler. (2021). The genus Deschampsia and the epithet “alpina”. PhytoKeys, 181, 95.

Chwedorzewska, K. J. (2006). Preliminary genetic study on species from genus Deschampsia from Antarctic (King George I.) and Arctic (Spitsbergen).

Clayton, W. D. & S.A. Renvoize. (1986). Genera graminum. Grasses of the world. Genera graminum. Grasses of the World., 13.

Edwards, J. (1972). Studies in Colobanthus quitensis (Kunth) Bartl. and Deschampsia antarctica Desv.: V. Distribution, ecology and vegetative performance on Signy Island. British Antarctic Survey Bulletin, 28, 11-28.

Fasanella, M., A. C. Premoli., J. D. Urdampilleta., M. L. González. & J.O. Chiapella. (2017). How did a grass reach Antarctica? The Patagonian connection of Deschampsia antarctica (Poaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 185: (4), 511-524.

GBIF.org (24 agosto 2023) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ca5ke9

González, M. L., J. O. Chiapella. & J. D. Urdampilleta. (2021). The Antarctic and South American species of Deschampsia: phylogenetic relationships and cytogenetic differentiation. Systematics and Biodiversity, 19: (5), 453-470.

IEB, CONC & ULS (2024) Herbario Digital. Publicado en Internet; https://www.herbariodigital.cl. Acceso en: 05 mar 2024

Johnson, M. G., Gardner, E. M., Liu, Y., Medina, R., Goffinet, B., Shaw, A. J., Zerega, N. J., & Wickett, N. J. (2016). HybPiper: Extracting coding sequence and introns for phylogenetics from high-throughput sequencing reads using target enrichment. Applications in Plant Sciences, 4(7), 1600016.

Johnson, M. G., L. Pokorny., S. Dodsworth., L. R. Botigue., R. S. Cowan., A. Devault., W. L. Eiserhardt., N. Epitawalage., F. Forest., J. T. Kim., J. H. Leebens-Mack., I.J. Leitch., O. Maurin., D. E. Soltis., P. S. Soltis., G. K. S. Wong., W. J. Baker. & N. J. Wickett, N. J. (2019). A Universal Probe Set for Targeted Sequencing of 353 Nuclear Genes from Any Flowering Plant Designed Using k-Medoids Clustering. Systematic Biology, 68: (4), 594-606. [https://doi.org/10.1093/sysbio/syy086]. Revisado: 23 marzo 2023

Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K. i., & Miyata, T. (2002). MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. Nucleic acids research, 30(14), 3059-3066.

Komárková, V., S. Poncet. & J. Poncet. (2018). Two Native Antarctic Vascular Plants, Deschampsia Antarctica and Colobanthus Quitensis: A New Southernmost Locality and Other Localities in The Antarctic Peninsula Area. Arctic and Alpine Research, 17: (4), 401-416. [https://doi.org/10.1080/00040851.1985.12004047]. Revisado: 16 mayo 2023.

McLay, T. G., Birch, J. L., Gunn, B. F., Ning, W., Tate, J. A., Nauheimer, L., Joyce, E. M., Simpson, L., Schmidt-Lebuhn, A. N., & Baker, W. J. (2021). New targets acquired: Improving locus recovery from the Angiosperms353 probe set. Applications in Plant Sciences, 9(7).

Mummenhoff, K., & Franzke, A. (2007). Gone with the bird: late tertiary and quaternary intercontinental long-distance dispersal and allopolyploidization in plants. Systematics and Biodiversity, 5(3), 255-260.

Mummenhoff, K., Hurka, H., & Bandelt, H.-J. (1992). Systematics of Australian Lepidium species (Brassicaceae) and implications for their origin: evidence from IEF analysis of Rubisco. Plant Systematics and Evolution, 183, 99-112.

Norton, D., Delange, P., Garnock-Jones, P., & Given, D. (1997). The role of seabirds and seals in the survival of coastal plants: lessons from New Zealand Lepidium (Brassicaceae). Biodiversity & Conservation, 6, 765-785.

Nkongolo, K., A. Deck. & P. Michael. (2001). Molecular and cytological analyses of Deschampsia cespitosa populations from Northern Ontario (Canada). Genome, 44: (5), 818-825.

Parnikoza, I. Y., Maidanuk, D., & Kozeretska, I. (2007). Are Deschampsia antarctica Desv. and Colobanthus quitensis (Kunth) Bartl. migratory relicts? Cytology and Genetics, 41(4), 226-229.

Parodi, L. R. (1949). Las gramíneas sudamericanas del género Deschampsia. Darwiniana, 8: (4), 415-475.

Raven, P. H. & D. I. Axelrod. (1974). Angiosperm biogeography and past continental movements. Annals of the Missouri Botanical Garden, 61: (3), 539-673.

Rodríguez, R. & A. Marticorena. (2022). FLORA DE CHILE (Vol. 6 (1) Poaceae (A-H)).

Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Systematic Biology, 61(3), 539-542.

Saarela, J. M., W. P. Wysocki., C. F. Barrett., R. J. Soreng., J. I. Davis., L. G. Clark., S. A. Kelchner., J. C. Pires., P. P. Edger. & D. R. Mayfield. (2015). Plastid phylogenomics of the cool-season grass subfamily: clarification of relationships among early-diverging tribes. AoB Plants, 7.

Shah, T., Schneider, J. V., Zizka, G., Maurin, O., Baker, W., Forest, F., Brewer, G. E., Savolainen, V., Darbyshire, I., & Larridon, I. (2021). Joining forces in Ochnaceae phylogenomics: a tale of two targeted sequencing probe kits. American Journal of Botany, 108(7), 1201-1216.

Slimp, M., L. D. Williams., H. Hale. & M. G. Johnson. (2021). On the potential of Angiosperms353 for population genomic studies. Applications in Plant Sciences, 9: (7).

Soreng, R. J., & J. I. Davis. (1998). Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. The Botanical Review, 64, 1-85.

Soreng, R. J., P. M. Peterson., K. Romaschenko., G. Davidse., F. O. Zuloaga., E. J. Judziewicz., T. S. Filgueiras., J. I. Davis. & O. Morrone. (2015). A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). Journal of Systematics and Evolution, 53: (2), 117-137.

Stebbins, G. L. (1975). The role of polyploid complexes in the evolution of North American grasslands. Taxon, 24: (1), 91-106.

Trivi de Mandri, M. E., L. S. Burry, & H. L. D'Antoni. (2006). Dispersión-depositación del polen actual en Tierra del Fuego, Argentina. Revista mexicana de biodiversidad, 77(1), 89-95

Tzvelev, N. N., N. S. Probatova. & J. Chiapella. (2015). New taxa of Deschampsia P. Beauv. (Poaceae) from Russia. Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation, 4: (1), 53-58.

WFO. (2023). World Flora Online Published on the Internet. [http://www.worldfloraonline.org]. Revisado: 20 abril 2023

Winkworth, R. C., Wagstaff, S. J., Glenny, D., & Lockhart, P. J. (2002). Plant dispersal news from New Zealand. Trends in ecology & evolution, 17(11), 514-520