



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Programa de Magister en Ciencias con Mención en Botánica

OSCILACIONES CLIMÁTICAS Y EL CONSERVATISMO DE NICHO CLIMATICO PROMUEVEN LA ESPECIACIÓN ALOPÁTRICA EN CACTUS GLOBOSOS POLINIZADOS POR PICAFLORES.

Tesis para optar al grado académico de Magister en Ciencias con Mención en



Botánica.

BEATRIZ VERGARA MERIÑO

Profesor Guía: Pablo Guerrero Martin

Agosto de 2021

Concepción, Chile

ESTE SEMINARIO DE TÍTULO HA SIDO DESARROLLADO EN EL LABORATORIO DE BIOGEOGRAFÍA, MACROEVOLUCIÓN Y SISTEMÁTICA (BIOMAS) DEL DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA, FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS, UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN.

Prof. Guía

Dr. Pablo Guerrero Martin

Prof. Evaluadores

Dr. Eduardo Ruiz Ponce

Dr. Pedro Victoriano Sepúlveda

Prof. Coordinador

Dra. Fabiola Cruces López



AGRADECIMIENTOS

Esta tesis, sin duda, no pude haberla finalizado sin el cariño, la comprensión y el apañe de muchas personas bacanas.

Agradecimientos enormes a mi familia, sobre todo por su apoyo incondicional durante mi formación como persona y como científica. A mis amigos y amigas, que me han acompañado y nos hemos reído de la vida. Agradezco a todas aquellas personas que conocí durante mi trayectoria en el programa, y en donde avanzamos en el conocimiento. En cuanto a mi formación como bióloga y magister, agradezco a mi tutor Pablo Guerrero, por confiar en mis competencias como investigadora y permitirme ser parte de su equipo de investigación. Agradezco al equipo del Laboratorio de Biogeografía, Macroevolución y Sistemática, con quienes compartí excelentes aventuras en el norte y en donde avanzamos en conjunto en el estudio de las plantas. Muchas gracias Heidy, Marcelo, Claudia, Karina y Daniela, esta investigación fue finalizada gracias a la excelente colaboración de ustedes.

Finalmente, esta tesis fue financiada por FONDECYT REGULAR 1160583.

CONTENIDO

Resumen.....	7
Introducción.....	9
Hipótesis.....	13
Objetivos.....	13
Objetivo General	13
Objetivos Específicos.....	13
Materiales y Métodos	15
Muestreo taxonómico	15
Diseño y amplificación de microsatélites	15
Estructuración y divergencia entre taxones hermanos	16
Modelos de distribución de especies	18
Resultados	20
Diversidad, estructura y diferenciación genética	20
Modelos de distribución de especies y diferenciación geográfica-ambiental.....	22
Discusión.....	24
Referencias.....	32

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1 Información de los taxa muestreados, ubicación geográfica en grados decimales y diversidad genética para marcadores de microsatélites. N: Número de muestras (individuos), Hexp: Heterocigosidad esperada, Hobs: Heterocigosidad observada, lambda: índice de Simpson, IA: Índice de asociación., $\bar{r}d$: índice de asociación estandarizado..... 45



ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Gráficos de barra que representan la estructuración bayesiana de las especies de *Neoporteria*. Cada individuo representa una barra vertical separados por líneas blancas discontinuas que identifica a las poblaciones. Líneas negras separan a las poblaciones de cada clúster. 46
- Figura 2. Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC) que muestra las relaciones genéticas entre las distintas especies de *Neoporteria*. A: DAPC para el set de datos con todas las especies. B: Clúster norte con las especies *E. vallenarensis*, *E. villosa*, *E. wagenknechtii*, *E. simulans*, *E. heinrichiana* y *E. simulans*. C: Clúster centro que comprende a las especies *E. senilis*, *E. litoralis*, *E. chilensis*, *E. elquiensis*, *E. clavata* y *E. nigrihorrida*. C: Clúster sur con *E. castanea* y las 3 poblaciones de *E. subgibbosa*. 47
- Figura 3. Distribuciones potenciales de las especies proyectadas en el presente, y hacia distintas fases del último ciclo glacial. Cada color representa a una especie y la escala de intensidad del color representa su proyección de la distribución hacia el pasado: color más intenso representa la distribución actual, mientras que la menor intensidad del color representa periodos secos y cálidos del Holoceno Medio (6k años) y el ultimo interglacial (120k años). Una intensidad de color media representa la distribución en el periodo húmedo y frío del último máximo glacial (21k años)..... 48
- Figura 4. Comparación por pares de especies para estimar el índice D (Warren et al., 2008). Se realizaron 100 repeticiones para cada par y se informa con ** todas aquellas comparaciones con significancia $P < 0.01$. Valores bajo la diagonal x representan el índice D estimado como una proyección en el biotopo y sobre la línea representa D estimado solamente en el nicho climático. 49

Resumen

Las oscilaciones climáticas, mediado por el cambio en la distribución de las especies, son consideradas como uno de los principales mecanismos de especiación en plantas. Los ciclos de aridez-humedad en el centro y norte de Chile durante el cuaternario han inducido cambios en los cinturones vegetacionales. Además, debido al conservatismo del nicho climático las oscilaciones climáticas pueden inducir expansión y contracción en los rangos de distribución promoviendo así la especiación por aislamiento geográfico. El clado de cactáceas *Eriosyce* sección *Neoporteria* (en adelante, *Neoporteria*), es endémico del centro y norte de Chile, y la mayoría de las especies poseen distribución alopátrica entre sí. En esta tesis se evaluaron las relaciones genéticas y ecológicas entre grupos de especies cercanamente relacionadas, y testeamos su asociación con cambios climáticos históricos comparando la similitud de sus nichos climáticos y la dinámica temporal de distribución potencial en los últimos 120.000 años. Se espera que grupos de especies cercanamente relacionadas de *Neoporteria* posean alta estructuración genética y alto conservatismo de nicho climático entre si, esto en coherencia con una historia cuaternaria de aislamiento geográfico generado por la dinámica de expansión y contracción en las distribuciones potenciales de especies hermanas.

Se diseñaron y amplificaron 12 pares de marcadores de microsatélites nucleares para evaluar patrones de estructuración y flujo genético 18 poblaciones correspondientes a 14 especies. Para comprender la influencia los ciclos de humedad-sequía se construyeron modelos de distribución potencial (SDM) para todas las especies, y se proyectaron al último interglacial (120k años), última máximo glacial (21k años) y Holoceno Medio (6k años). Además, se realizó la prueba de identidad de

nicho climático que estima la similitud de los nichos climáticos entre dos especies para evaluar si sus nichos climáticos son conservados.

Las especies de *Neoporteria* se agruparon en tres clústeres genéticos que están separados latitudinalmente (“norte”, “centro” y “sur”). Los pares de especies de cada clúster poseen bajos y no significativos niveles de diferenciación genética (F_{st} : 0.20 P: 0.320). Los SDMs evidenciaron distribuciones actuales estrechas, mientras que las proyecciones hacia el pasado estuvieron marcadas por movimientos de contracción en el último máximo glacial y expansión en último interglacial y Holoceno Medio. Las pruebas de identidad de nicho climático para las especies de los tres clústeres genéticos evidencian un conservatismo de nicho moderado en los clústers del norte y centro, y cambio de nicho climático entre las especies del clúster sur. Los movimientos de contracción y expansión en la distribución de las especies hermanas, mediado por el conservatismo de nicho climático habrían favorecido el aislamiento geográfico y especiación en *Neoporteria*, sin embargo, procesos evolutivos como la clasificación incompleta del linaje o eventos persistentes de flujo genético podrían disminuir la divergencia genética entre especies hermanas.

Palabras claves: *Neoporteria*, *Eriosyce*, Cactaceae, endemismo, SSR, Chile central.

INTRODUCCIÓN

La influencia de la dinámica climática en la distribución de las especies puede ser estudiado en base a la dualidad del nicho – biotopo (Colwell et al., 2009), puesto que permite analizar las distribuciones potenciales para una especie en relación a gradientes ambientales (o variables abióticas) según su nicho climático (Soberón, 2007; Colwell et al., 2009). Además, permite investigar especiación críptica, reciente y clasificación incompleta de linajes (Wiens, 2006; Raxworthy et al., 2007; Donoghue and Edwards, 2014a).

En la trayectoria evolutiva del nicho de un linaje, las adaptaciones de un ancestro común a un conjunto particular de condiciones climáticas pueden conservarse en las especies descendientes (Wiens and Donoghue, 2004). Bajo esta hipótesis de conservatismo filogenético de nicho climático (Wiens and Donoghue, 2004; Wiens and Graham, 2005), especies filogenéticamente cercanas tienden a ser ecológicamente similares ocupando hábitats similares, por lo que variación en la distribución de las especies en el tiempo acoplado a oscilaciones climáticas podrán aislar a poblaciones e inducir la formación de nuevas especies por aislamiento geográfico (Wiens, 2004; Evans et al., 2014; Kerkhoff et al., 2014). Alternativamente, especies cercanamente relacionadas pueden cambiar sus nichos climáticos mediado por oscilaciones y gradientes climáticos (Wiens and Donoghue, 2004; Soberón, 2007; Losos, 2008; Hua and Wiens, 2010; Wiens et al., 2010), y en donde la evolución de nicho diferencia adaptativamente los nichos climáticos del estado ancestral (Evans et al., 2009; Donoghue and Edwards, 2014b). De esta forma, la existencia de patrones asociados al conservatismo y evolución de nicho climático emerge para explicar fenómenos de

diferenciación genética y geográfica bajo distintas escalas espacio-temporales (Wiens and Graham, 2005).

Las oscilaciones climáticas en el Cuaternario han desempeñado un papel importante en la historia biogeográfica de muchos linajes (Ribas et al., 2018; Birks, 2019). Temperaturas globales más frías durante los fases glaciales (21k años), seguidos de aumentos en las temperaturas en fases interglaciales (120k años) y el holoceno medio (6k años) han inducido expansiones y contracciones de la vegetación en ambientes áridos y semiáridos (Jackson et al., 2011). Por ejemplo, la influencia de cambios climáticos pasados y geológicos tuvieron un papel importante en la historia filogeográfica del muérdago del desierto *Phoradendron californicum* Nutt. (Santalaceae) (Lira-Noriega et al., 2015), y eventos de contracción y expansión producto del cambio climático reciente desencadenaron la divergencia de las especies del género *Fouquieria Kellogg ex Curran* (Fouquieriaceae) (Martínez-Noguez et al., 2020).

Dentro de las angiospermas, la familia Cactaceae es una familia de plantas suculentas de origen Neotropical, y es bastante conocida por jugar un rol ecológico dominante en ambientes áridos y semiáridos (Hershkovitz and Zimmer, 1997). Las estimaciones más recientes plantean que el origen de esta familia fue hace alrededor de 35-30 Ma, en el Eoceno tardío – Oligoceno. Sin embargo, el estallido en la diversificación se produjo a partir del Mioceno tardío – Pleistoceno temprano, en un periodo de cambio climático que desencadenó en una ampliación de zonas áridas (Arakaki et al., 2011; Franco et al., 2017a; Guerrero et al., 2019c).

En Chile, Cactaceae es una familia diversa con cerca de 120 taxa (Rodríguez et al., 2018) y que presentan un alto nivel de endemismo producto de la historia evolutiva

en común (Guerrero et al., 2011a). Además, son un elemento florístico relevante en el Desierto de Atacama y en la región mediterránea de Chile central, y muchas especies poseen problemas de conservación producto de actividades humanas (Goettsch et al., 2015). Todas de las especies endémicas se distribuyen entre los 18° y 36°S, y la mayor riqueza de especies se encuentra en elevaciones bajas (<1000 msnm) y latitudes medias (entre 25 y 30°S) (Guerrero et al., 2011b). El género *Eriocyce* Phil. pertenece a la tribu Notocactaeae (Cactoideae, Cactaceae), y comprende unos 80 taxa los cuales se distribuyen en Argentina, Perú y Chile (Kattermann et al., 1994; Guerrero et al 2019). *Eriocyce sensu lato* ha sido clasificado en 7 secciones: *Eriocyce sensu stricto*, Campamulatae, Pyrrhocactus, Horridocactus, Chileosyce, Neoporteria y Grupo VII, constituyendo el grupo más diverso de cactáceas en Chile. *Eriocyce* diverge de su ancestro común más reciente en el Plioceno, pero gran parte de la diversidad actual surge recién a finales del Pleistoceno (Hernández-Hernández et al., 2014).

La sección Neoporteria es un grupo de 15 especies endémicas de las laderas occidentales bajas de los Andes occidentales, y áreas costeras entre las latitudes 27° y 36°S. Neoporteria se distribuyen alopátricamente en el litoral y en los valles transversales desde el norte de Huasco hasta Concepción (Guerrero et al., 2011a), ocupando áreas con elevada influencia oceánica en el sur del desierto de Atacama y las zonas mediterráneas de Chile (Pliscoff et al., 2014). Además, se distribuyen en la zona de transición hiper-áridas-semiáridas del norte-centro de Chile, una región históricamente inestable con continuos cambios climáticos durante el Holoceno y Pleistoceno (Latorre et al., 2002, 2007). Todo esto hace suponer que Neoporteria es un modelo adecuado para investigar la influencia de las oscilaciones climática cuaternarias en la especiación alopátrica.

Reconstrucciones paleoclimáticas de la parte sur del desierto costero de Atacama y Chile central (Kaiser et al., 2008), sugieren varios movimientos de vegetación en el Pleistoceno como consecuencia del cambio latitudinal del cinturón de vientos del oeste y el Anticiclón del Pacífico. Durante el último máximo glacial, el cinturón de los vientos del oeste se desplazó hacia el norte, permitiendo la entrada de más lluvias invernales en el centro-norte de Chile que en la actualidad, lo que a su vez promovió la expansión hacia el norte la distribución de especies del bosque templado (Maldonado and Villagrán, 2002; Villagrán and Hinojosa, 2005; Kaiser et al., 2008). Por ejemplo, el origen de *Nothofagus macrocarpa* (A.DC.) F.M.Vázquez & R.A.Rodr (Nothofagaceae) probablemente se deba a eventos de migración hacia menores latitudes producto del último máximo glacial y las condiciones frías y secas del sur de Chile (Mathiasen et al., 2021). De manera contraria, el clima húmedo del último máximo glacial en el centro norte de Chile ocasionaron fragmentaciones en especies de ecosistemas áridos, y que junto con las expansiones en periodos secos como el último interglacial desencadenaron en el origen de varias especies de plantas xerofíticas (Ossa et al., 2013). Debido a este dinámico escenario climático, acompañado de movimientos en la vegetación que siguen el clima idóneo, es esperable una alta estructuración genética entre especies hermanas producto del aislamiento geográfico mediado por el conservatismo de nicho climático y los ciclos de humedad-aridez del cuaternario.

HIPÓTESIS

Considerando que las fases de humedad (glacial) provocarían contracción en la distribución y la sequía de las fases interglaciares del Cuaternario generarían expansión en la vegetación xerofítica del centro norte de Chile, es esperable que esta dinámica cíclica opera como reforzamiento del aislamiento geográfico, con altos niveles de estructuración genética entre especies cercanamente relacionadas. Paralelamente, distribuciones potenciales proyectadas hacia el pasado debieran reflejar que las especies se expanden en las fases secas y contraen en fases húmedas, con altos niveles de conservatismo de nicho entre especies cercanamente relacionadas.

OBJETIVOS

Objetivo General

Evaluar un modelo de especiación alopátrica por conservatismo de nicho en *Neoporteria* basado en la influencia del clima del Cuaternario en la divergencia genética y la relación nicho – biotopo de especies cercanamente relacionadas.

Objetivos Específicos

- i) Caracterizar genéticamente poblaciones las especies de *Neoporteria* utilizando marcadores SSR e inferir patrones de estructuración y diferenciación genética entre especies hermanas.

- ii) Modelar la relación nicho climático – biotopo de las especies, y evaluar la influencia de los ciclos de cambio climático del Pleistoceno en la contracción y expansión de los taxa de Neopterera.
- iii) Evaluar patrones de similitud y diferencia de los nichos climáticos de especies cercanamente emparentadas.



MATERIALES Y MÉTODOS

MUESTREO TAXONÓMICO

El muestreo de *Eriosyce* sección Neoporteria se basó en la clasificación propuesta por Guerrero et al. (2019) y comprende a 14 unidades taxonómicas a nivel de especie y 1 infra específica. En general las especies de Neoporteria poseen rangos de distribución acotados a radios de menos de 100km a excepción de *E. litoralis* y *E. subgibbosa* que extienden sus distribuciones entre los 30 y 36° de latitud sur (Figura S1). Por lo anterior, se incluyeron en el muestreo para microsatélites una población de cada especie y adicionalmente una y dos poblaciones de *E. litoralis* y *E. subgibbosa* respectivamente. En total, se tomaron muestras de 283 individuos de *Neoporteria* que pertenecen a 14 especies y 18 poblaciones. El detalle de las poblaciones, número de muestras y localidades se detallan en la Tabla 1. La ubicación espacial de cada especie y sus poblaciones se detallan en Figura S 1. Para evitar la incertidumbre proveniente de los análisis filogenéticos y la existencia de nodos con bajo soporte, todas las comparaciones entre especies hermanas se realizaron en base a la asignación de grupos genéticos identificados por análisis de estructuración bayesiana.

DISEÑO Y AMPLIFICACIÓN DE MICROSATÉLITES

En cada población se recolectó tejido vegetal que fue almacenando en buffer salino (CTAB + NaCl) para posteriormente mantenerlos refrigerados a -20°C en laboratorio hasta la extracción de ADN. Una vez limpio el tejido, se procedió a extraer el material

genético total utilizando el kit DNAeasy Plant Mini (Qiagen, Hilden, Alemania) siguiendo las instrucciones del fabricante.

Doce loci de microsatélites (SSR) fueron diseñados seleccionando dinucleótidos provenientes de la secuenciación masiva de 4 especies de *Eriosyce sensu lato*. Cada par de partidor fue amplificado por PCR asignándole un fluoróforo específico para *reverse*. Se diluyó el ADN total de cada muestra a 0.5 ng/mL y fueron amplificados en las 283 muestras utilizando el máster mix SapphireAmp fast PCR (Takara Bio USA, Inc.). La amplificación por PCR fue realizada siguiendo el protocolo publicado para amplificación de fragmentos de microsatélites de Guerrero (datos no publicados)

Los productos PCR se procesaron en ABI PRISM 3500 XL (Applied Biosystems) utilizando Genescan LIZ 500 como control de tamaño en pares de bases. El análisis y lectura de fragmentos fue realizado en la Unidad Secuenciación y Tecnologías Ómicas de la Pontificia Universidad Católica (<https://sites.google.com/bio.puc.cl/omics/inicio>). La codificación de los fragmentos se realizó utilizando GENEIOUS Microsatellite Plugin Versión 1.4.6 (GENEIOUS PRIME V. 2020.1.2). En el análisis de fragmentos, se consideró un motivo de repetición de 2pb y se descartaron todos aquellos *peaks* de tamaño inferior a 100pb.

ESTRUCTURACIÓN Y DIVERGENCIA ENTRE TAXONES HERMANOS

En primera instancia se realizó una corrección por *missing data* eliminando individuos con >2 *loci* faltantes, para esto utilizamos la librería *Poppr* (Kamvar et al., 2014) y la función *missingno*. Para evaluar si las poblaciones presentan desequilibrio de ligamiento (LD), se estimó el índice de asociación (Index of association, I_A) (Brown et

al., 1980) y complementariamente un estimador de desequilibrio de ligamiento multilocus estandarizada \bar{r}_d (Agapow and Burt, 2001). Se esperan valores cercanos a cero si los *loci* están físicamente desvinculados bajo apareamiento aleatorio, mientras que si los valores son significativamente mayores a cero es probable que los *loci* no estén segregando de forma independiente (hipótesis nula). Para estimar I_A y \bar{r}_d utilizamos la función *ia* para la muestra total y *pair.ia* para parejas de *loci*, ambas funciones disponibles en el paquete *Poppr* con 999 permutaciones disponible en R (R Core Team, 2015). Para evaluar si las distintas poblaciones estaban bajo el equilibrio de Hardy-Weinberg se utilizó la función *hw.test* del paquete *Pegas* con 100.000 permutaciones (Paradis, 2010).

Se realizó un análisis de estructuración bayesiana en STRUCTURE v2.3.3 (Pritchard et al., 2000) para evaluar los patrones de diferenciación genética. El análisis se realizó en un rango de K de 1 a 18 y ejecutando 20 réplicas. Después de la quema de quinientas mil generaciones se realizaron un millón de generaciones MCMC. No se incluyó información *a priori* de las poblaciones y la configuración de los parámetros de los modelos de ancestría fueron dejados por defecto. Para determinar el número más probable de clústeres genéticos se utilizó el método de Evanno (Evanno et al., 2005). El análisis de las salidas de Structure, la estimación del K más probable, así como las gráficas se realizaron utilizando con librería *Pophelper* (Francis, 2017) en el software R v3.6.5.

Se realizó un análisis de varianza molecular (AMOVA) para detectar si existe diferenciación genética utilizando la función *poppr.amova* de la librería *Poppr* y se comprobó la significancia con 9999 permutaciones. Para la estimación de un estadístico de diferenciación genética F_{ST} entre las poblaciones, se utilizó el software FreeNa (Chapuis & Estoup, 2007; Chapuis et al., 2008). Además, se realizó un

análisis DAPC para inferir si existen grupos genéticos distintos, por lo que se utilizaron las funciones disponibles en la librería *adegenet* (Jombart, 2008).

Se realizó un test de Mantel para evaluar si la divergencia genética está relacionada con la distancia geográfica, utilizando la función *mantel.randtest* disponible en la librería *ade4* (Chessel et al., 2004; Dray and Dufour, 2007; Dray et al., 2007). Para este análisis se utilizaron 2 matrices de distancias distintas: una matriz de distancia genética SSR y una matriz de distancia geográfica estandarizada en Km. Adicionalmente se incluyó una matriz de distancia climática utilizando las capas bioclimáticas disponibles en Worldclim V.2 (Fick and Hijmans, 2017), para evaluar si la divergencia genética está relacionada con patrones de climáticos.

MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

Se realizaron modelos de distribución de especies (SDMs) para evaluar una dinámica de contracción y expansión de los rangos de distribución producto del conservatismo de nicho climático. Se infirió la distribución potencial de los taxa de Neoptereria a lo largo del último ciclo completo glacial-interglacial, evaluando los MDE del presente (1970-2000), Holoceno medio (HM: 6k años), Último Máximo Glacial (UMG: 21k años) y el Último Interglacial (UIG: 120k años) (Otto-bliesner et al., 2009) en base a los modelos climáticos de WorldClim V.2 a una resolución estandarizada de 30 arc/segundos (~1km). Se utilizaron los puntos de ocurrencia histórica en base a literatura y colecciones de herbario y realizamos un análisis de correlación a las 19 variables bioclimáticas para evitar la sobre parametrización. Para realizar los modelos de distribución de especies se utilizó la librería de R *biomod2* 3.3-7 (Thuiller et al., 2009), en donde se evaluaron los modelos GLM, GAM, RF, MAXENT.Phillips

disponibles en el paquete utilizando las métricas de verificación KAPPA, TSS y ROC en búsqueda del modelo con el mejor ajuste.

Para evaluar el conservatismo de nicho climático entre especies relacionados, se realizaron pruebas de similitud de nicho basados en el índice D de Schoener, estadístico obtenido mediante el test de identidad en la librería ENMTools (Warren et al., 2008, 2011) disponible en R. Valores D cercanos a 1 indican un nicho climático idéntico, mientras que valores cercanos a 0 indican disimilitud en los nichos climáticos entre el par de especies comparadas. Se realizaron 100 repeticiones aleatorias utilizando las ocurrencias de un par de especies hermanas, las que fueron separadas aleatoriamente para estimar la distribución nula.



RESULTADOS

DIVERSIDAD, ESTRUCTURA Y DIFERENCIACIÓN GENÉTICA

De los 283 individuos amplificados, 32 fueron eliminados por tener más de 2 *loci* faltantes (N total: 251). El análisis de desequilibrio de ligamiento global muestra valores significativos al utilizar el set de datos completo incluyendo todas las poblaciones y todos los loci ($I_A: 0.1$, $P < 0.001$; $\bar{r}_d: 0.01$ $P < 0.001$, Tabla 1). El análisis pareado entre loci y poblaciones indicó que la población de *E. subgibbosa* de Hualpén y *E. vallenarensis* presentan valores de $I_A > 0.6$ $P < 0.001$ $\bar{r}_d > 0.07$ $P < 0.001$ significativos que no permiten rechazar la hipótesis nula de que los doce loci de microsatélites están ligados. Sin embargo, los valores I_A y \bar{r}_d entre los mismos pares de marcadores de microsatélites y entre poblaciones fueron cercanos a cero, por lo que se decidió tratar a los doce loci como no ligados. Al estimar el estadístico χ^2 para cada población y evaluar las desviaciones del modelo nulo que establece el equilibrio de Hardy-Weinberg, se observó que varias poblaciones se desviaban significativamente de la hipótesis nula de equilibrio. Además, se detectó un déficit de heterocigotos (H_{obs} 0.40 – 0.65) en relación con lo esperado (H_{exp} : 0.64 – 0.87) y coeficientes de endogamia (F_{is}) entre 0.16 (*E. subgibbosa*) y 0.51 (*E. villosa*), aunque solo la población de *E. subgibbosa* de Hualpén presenta un valor de endogamia significativamente distinto de 0 ($F_{is} = 0.16$, $P < 0.05$).

En el análisis de estructuración bayesiana se detectaron cuatro clústeres genéticos ($K=4$ $\Delta K = 9.24$). Seis taxa se agrupan en un primer clúster norte (Figura 1: Barras rojas) mientras que el segundo clúster centro (Figura 1: Barras verdes) contiene ocho taxa distintos. Un tercer y cuarto clúster fueron identificados e incluyen a *E. castanea*

y las tres poblaciones de *E. subgibbosa*. Puesto que *E. subgibbosa* de Hualpén se diferencia completamente del resto de las poblaciones de *E. subgibbosa* y posee valores de endogamia significativa, se realizó un segundo análisis excluyendo a la población de Hualpén y en donde los resultados fueron similares a los informados anteriormente (Figura S 2).

En el análisis discriminante de componentes principales (DAPC) considerando a todos los Neopterteria, solamente los miembros del clúster sur *E. subgibbosa* y *E. castanea* se diferencian del resto (Figura 2). En el caso de *E. subgibbosa* de Hualpén se segrega por completo, mientras que las poblaciones de Bucalemu y Pichilemu se diferencian junto a *E. castanea*. Complementariamente, se realizaron DAPC para los clústeres genéticos identificados por el análisis de estructuración bayesiana, en donde se observa diferenciación genética entre los taxa pertenecientes al clúster norte (Figura 2B). En el clúster centro, se observó una alta diferenciación entre las especies, a excepción de *E. nigrihorrida* y *E. elquiensis* en donde se observa solapamiento (Figura 2C). Puesto que *E. castanea* presenta mayor similitud morfológica y en su rango de distribución con *E. subgibbosa* que con el resto de los taxa de Neopterteria y ya que el DAPC lo identifica como un taxa genéticamente más similar a *E. subgibbosa*, se decidió tratarlo como un miembro del clúster sur (Figura 2D). En este clúster, se observa además una alta divergencia entre las poblaciones de *E. subgibbosa*, donde la población de Hualpén se encuentra segregada por completo mientras que las poblaciones de Pichilemu y Bucalemu no se solapan completamente. El test de Mantel entre la distancia genética y geográfica de todas las poblaciones muestreadas mostró una correlación positiva (R_{xy} : 0.161, $P < 0.01$). Asimismo, al considerar matrices de distancia genética y climática se obtuvo una correlación positiva (R_{xy} : 0.164, $P < 0.01$). Incluso, al realizar el test de mantel separados para los

tres clústeres genéticos, se observó una baja pero significativa relación entre la distancia genética y geográfica (Norte R_{xy} :0.22 $P<0.01$; Centro R_{xy} 0.26 $P<0.01$; Sur R_{xy} 0.28 $P<0.01$).

En cuanto a la diferenciación genética entre todos pares de taxa, el F_{st} mínimo observado fue en la comparación de *E. simulans* y *E. heinrichiana* (F_{st} : 0.02, $P:0.01$), mientras que el F_{st} más alto fue en la comparación de las poblaciones de *E. subgibbosa* de Pichilemu y Hualpén (F_{st} : 0.22, $P:0.12$). Además, al estimar F_{st} para los tres clústeres genéticos, los valores de diferenciación genética fueron bajos y significativos para todos los grupos: Clúster norte: F_{st} : 0.05, $P:0.01$; Clúster centro: F_{st} : 0.04, $P:0.01$ y Cluster sur: F_{st} : 0.14, $P:0.01$.

MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES Y DIFERENCIACIÓN GEOGRÁFICA-AMBIENTAL.

Los SDMs revelan una distribución potencial de las distintas especies de Neoporteria restringida a zonas costeras y valles interiores (Figura 3). De estas, algunas especies presentan una distribución acotada a unos pocos kilómetros como *E. chilensis*, *E. simulans* y *E. vallenarensis* y otras extendidas a lo largo de cientos de kilómetros de costa como *E. subgibbosa*, y *E. nigrihorrida* y *E. heinrichiana*.

Al proyectar las distribuciones hacia el pasado se evidencian áreas de distribución mucho más extensas que las observadas en el presente, con contracción en la fase húmeda y fría (UMG 21k años) y expansión en fases secas y cálidas (UIG 120k años) (Figura S 3). Estos movimientos en las distribuciones potenciales fueron mucho más extensos en aquellos taxa de distribución amplia como *E. senilis* y *E. litoralis*, expandiendo sus áreas de distribución en las fases secas como en el HM (6k años) y

UIG (120k años). En el último máximo glacial (6k años), las distribuciones potenciales de todas las especies se fragmentaron. En algunos casos, los modelos no fueron capaces de reconstruir distribuciones potenciales pasadas, especialmente en aquellas especies con distribuciones actuales muy acotadas como *E. villosa*, *E. wagenknechtii* y *E. vallenarensis*.

En las pruebas de identidad del nicho climático, los análisis por pares entre especies hermanas revelan distintos grados de similitud (D: 0.35 – 0.80. Figura 4). En el Clúster Norte, los nichos climáticos de *E. heinrichiana* y *E. simulans* no son significativamente distintos (D: 0.70, P=0.2267), al igual que las comparaciones entre *E. vallenarensis*, *E. villosa* y *E. wagenknechtii* (D: 0.5, P=0.178). En el Clúster Centro, *E. clavata* y *E. nigrihorrida* sus nichos climáticos no son significativamente distintos (D: 0.71, P=0.049), mientras que los nichos climáticos de *E. senilis* y *E. elquiensis* son significativamente distintos, aunque con una similitud moderada (D: 0.52, P=0.009). Además, los nichos climáticos de *E. chilensis* y *E. litoralis* no son significativamente distintos (D: 0.74 P=0.128). En la prueba de identidad para el Cluster Sur, los nichos climáticos de *E. subgibbosa* y *E. castanea* son significativamente distintos (D: 0.48 P=0.009).

DISCUSIÓN

En este estudio se evaluó un modelo de especiación por conservatismo de nicho y oscilaciones climáticas, y en donde las especies xerofíticas expanden sus distribuciones en las fases secas (interglaciales) y las contraen en las fases húmedas (glaciales). En esta tesis, se planteó que esta dinámica cíclica operaría como reforzamiento del aislamiento geográfico, con altos niveles de estructuración genética y conservatismo de nicho entre especies cercanamente relacionadas. Los resultados de esta tesis apoyan parcialmente la hipótesis, se encontró en general bajos nivel de estructuración genética entre especies cercanamente relacionadas. Además, los clústeres de especies cercanamente relacionadas, norte y centro, mostraron conservatismo de nicho mientras que el clúster sur evidenció mayores niveles de cambio de nicho.

Al caracterizar genéticamente las especies, se observaron bajos valores de F_{ST} en la comparación pareada evidenciando una generalizadamente baja diferenciación genética. Los seis taxa que pertenecen al primer clúster genético norte se distribuyen desde el norte del Valle del Elqui hasta el Valle del Huasco (28°S hasta 30°S). El análisis de estructuración no detecta estructuración dentro del clúster y el índice de diferenciación genética fue bajo y no significativo. Este clúster norte es heterogéneo morfológicamente, e incluye tres especies de *Neoporteria* sensu stricto como *E. vallenarensis*, *E. villosa* y *E. wagenknechtii*, que presentan un síndrome ornitófilico, y dos especies (*E. heinrichiana* y *E. simulans*) anteriormente asignadas a la sección *Horridocactus* que poseen síndrome de polinización mielitofílico (Kattermann et al., 1994). En *E. vallenarensis*, *E. villosa* y *E. wagenknechtii* no fue posible obtener las proyecciones de sus distribuciones potenciales pasadas, situación esperable cuando

se proyectan distribuciones de especies con nichos climáticos muy estrechos (Duarte et al., 2019). En la actualidad, *E. vallenarensis* habita estrictamente en el Valle del Huasco cerca de Vallenar (Figura S 1), mientras que *E. villosa* y *E. wagenknechtii* se distribuyen en estrechas franjas costeras entre Huasco y La Serena. En las pruebas de identidad realizadas para este grupo, se observaron valores de similitud moderados y no significativos al comparar a *E. vallenarensis*, *E. villosa* y *E. wagenknechtii*, sugiriendo que sus nichos climáticos son similares y conservados.

El análisis de estructuración bayesiana no detecta estructura genética entre *E. heinrichiana* y *E. simulans*, pero el DAPC las diferencia como unidades discretas sugiriendo un bajo pero existente divergencia genética. Las distribuciones potenciales pasadas inferidas para *E. heinrichiana* y *E. simulans* apoyan la hipótesis al contraerse en la fase húmeda (UMG: 21K años) y expandirse en fases secas (UIG: 120k años; HM: 6K años), incluso solapándose en latitudes mayores. Las pruebas de similitud de nicho climático sugieren alta conservación de sus nichos climáticos apoyando la hipótesis de especiación por conservatismo de nicho y oscilaciones climáticas. En la actualidad, estas especies ocurren en depresiones en el Valle de los Choros (Figura Suplementaria 1), y solamente *E. heinrichiana* se extiende hacia la costa. Es probable que esta divergencia sea reciente y fomentada por los numerosos eventos de expansión interglacial con distribuciones solapadas y fragmentación glacial. En la actualidad, estas dos especies de distribución alopátrica son genéticamente muy similares, probablemente porque el tiempo de especiación aún es muy reciente.

El clúster genético centro, incluye ocho especies todas consideradas como Neoporteria sensu stricto, se distribuyen desde el sur del Valle del Elqui hasta el Valle del Aconcagua (-30°S a -33°S. Figura Suplementaria 1), ocupan planicies litorales y valles transversales interiores. En el análisis de estructuración bayesiana se evidencia

una débil estructuración entre los nueve taxa junto con bajos valores de diferenciación genética F_{ST} . Sin embargo, en el DAPC los taxa se diferencian completamente, a excepción de *E. nigrihorrida* y *E. elquiensis* cuyos genotipos se solapan. El nicho climático de *E. nigrihorrida* es bastante conservado y similar a las otras especies cercanamente relacionadas del clúster centro, y es una de las especies que ha tenido una amplia distribución histórica solapada con *E. senilis* y *E. litoralis*. Los nichos climáticos entre *E. senilis* y *E. elquiensis* son significativamente distintos, esto junto con la mayor cercanía genética de *E. elquiensis* con *E. nigrihorrida*, sugieren fuertemente que no son especies hermanas a pesar de haber sido consideradas como una misma especie en el pasado (Kattermann et al., 1994; Hunt et al., 2006). Los resultados de SSR y nicho climático apoyan estudios previos basados en secuencias que sugerían la naturaleza polifilética del complejo “senilis” (Guerrero et al. 2011a; Guerrero et al., 2019c), y por lo tanto la separación y asignación a rango de especies a *E. elquiensis*, *E. senilis*, y *E. coimasensis*.

Estos resultados sugieren que estas especies podrían originarse por expansiones interglaciales de especies ancestrales hacia valles interiores. Este proceso podría estar acompañado de adaptación por especialización del síndrome de polinización por picaflor al presentar las flores de mayor tamaño, más tubulares y con más néctar (Walter, 2008; Cádiz-Véliz et al., 2021). La polinización especializada hacia *Patagona gigas* Vieillot (Trochilidae) podría favorecer bajos niveles de diferenciación genética, esto por ser una especie altamente móvil (Fernández et al., 2011; Williamson and Witt, 2021) pudiendo polinizar plantas distantes, aumentando el flujo genético y reduciendo la estructuración entre especies. En general en el clúster centro, poseen proyecciones hacia el pasado que evidencian grandes expansiones cuando las condiciones climáticas en el norte de Chile eran secas y cálidas como en el último

interglacial y en el Holoceno Medio, seguidas de contracción y fragmentación cuando las condiciones eran más frías y húmedas.

En cuanto a *E. litoralis* y *E. chilensis*, la divergencia genética es moderada y no hay diferencias en sus nichos climáticos. *E. litoralis* es una especie que puede abarcar una amplia distribución en condiciones favorables como en el último interglacial y *E. chilensis* más bien es una especie con una distribución muy restringida. Probablemente la divergencia de *E. chilensis* no sea producto del aislamiento geográfico, más bien existiría una divergencia por el cambio del sistema de polinización por ornitofílico hacia uno melitofílico en respuesta al déficit de polinizadores (Guerrero et al., 2019a, 2021 In prep)

El tercer clúster genético sur, comprende a *E. subgibbosa* y *E. castanea*. Para *E. subgibbosa*, se identificaron a dos poblaciones genéticamente similares (Bucalemu y Pichilemu), y una tercera población austral (Hualpén) que se diferencia del resto de los taxa de Neopterteria. Este patrón de fuerte diferenciación puede deberse al elevado aislamiento histórico que posee la Península de Hualpén, cuya baja conectividad y disminución poblacional puede generar aumento en la endogamia (Thiele et al., 1998). El resto de las comparaciones realizadas en el clúster sur muestran bajos valores de estructuración genética (F_{ST}), pero el análisis multivariado DAPC identifica a todos los taxa como unidades discretas lo que sugiere una baja pero existente estructuración genética. A diferencia del resto de los taxa de Neopterteria, las distribuciones de *E. subgibbosa* y *E. castanea* experimentaron fases glaciales secas y frías (Hulton et al., 2002). Los nichos climáticos de ambas especies son significativamente distintos, lo que sugiere un modelo de especiación con evolución del nicho climático donde contracción y expansión llevó a un cambio en el nicho ecológico.

Neopterteria ha sido históricamente considerado un clado ornitófilo polinizado por picaflores (Trochiliformes: Trochilidae) (Kattermann et al., 1994), y se ha reportado que el picaflor grande, *P. gigas* es el principal polinizador en al menos dos especies de Neopterteria, *E. litoralis* y *E. coimasensis* (Guerrero et al., 2019a; Cádiz-Véliz et al., 2021). Walter (2008) estudió las fenologías de distintos taxa de Neopterteria y evidencia un desfase en los peaks de floración, iniciando en el norte y siendo las últimas en florecer las especies de distribución más austral (Walter 2008). Específicamente, tres especies del clúster norte (*E. vallenarensis*, *E. villosa*, y *E. wagenknechtii*) florecen desde finales del otoño hasta mediados del invierno, y se diferencian climática y genéticamente de aquellos que comienzan en primavera (*E. heinrichiana* y *E. simulans*). De estos, *E. heinrichiana* y *E. simulans* al ser polinizadas por abejas han retrasado su floración hasta la primavera, de forma similar como ocurre con otras especies de *Eriosyce* (Guerrero, et al., 2019c). Los taxa más norteños del clúster centro (*E. clavata*, *E. nigrihorrida*) comienzan el periodo de floración en pleno invierno, pudiendo extender la floración hasta finales de primavera como *E. chilensis*, *E. subgibbosa* y *E. castanea*.

Eventos de flujo genético entre especies hermanas en general suceden en ausencia de barreras geográficas (Via, 2012), pero ciertos rasgos asociados al fitness pueden ser muy favorecidos por la selección, incluso si conlleva hibridación y flujo genético (Smadja and Butlin, 2011). Compartir tiempos de floración y polinizadores tiene implicancias en la mantención del flujo de genes puesto que la selección natural en general favorece la divergencia en los periodos de floración y como consecuencia se reduce el flujo de genes (Devaux and Lande, 2009). Algunas especies de Neopterteria tienen déficit de polinizadores (Guerrero et al., 2019a), por lo que mantener el flujo

génico entre especies hermanas podría ser una alternativa para presiones de deriva y explicar así la baja diferenciación genética detectada.

La edad de origen de la sección Neoporteria es aproximadamente 1.5 Mya (Guerrero et al. 2021 In prep), lo que apoya el origen reciente y en donde la divergencia genética podría estar dada por el conservatismo de nicho climático y los distintos ciclos de humedad-aridez del cuaternario que fueron aislando a los taxa en 3 clúster genéticos. Los clústeres norte y centro experimentaron periodos glaciales húmedos, mientras que para el clúster sur fue más bien árido. En la actualidad los 3 clústeres se distribuyen en zonas bioclimáticas distintas y que conllevan distintos regímenes de precipitación y temperatura (Hajek and Di Castri, 1975; Luebert and Plischoff, 2008). Bajo distintas escalas temporales es probable que la heterogeneidad climática contribuya a la diferenciación entre y dentro de grupos (Sobel, 2014), por lo que las distintas especies de Neoporteria se pueden encontrar en distintos estados temporales de divergencia. La estructuración en norte, centro y sur sugiere una divergencia antigua producto de los distintos eventos de cambio climático y las fragmentaciones producto de los ciclos de humedad y aridez. Dentro de cada clúster, la diferenciación genética no es tan evidente, probablemente por la mantención del flujo genético debido a nichos de polinización solapados.

Una explicación complementaria para la baja divergencia genética dentro de los clúster genéticos, puede estar dada por los tiempos de coalescencia recientes y la clasificación incompleta del linaje (Sousa and Hey, 2013). Bajo un proceso de clasificación incompleta del linaje, es esperable bajos niveles de diferenciación genética simplemente porque no ha transcurrido el tiempo suficiente para acumular diferencias (Nosil et al., 2009), lo que podría explicar la baja diferenciación genética dentro de los clústeres a pesar de que sus nichos climáticos sean distintos. La

clasificación incompleta de linajes y la mantención del flujo genético ocurrida la especiación han sido factores importantes en la historia evolutiva de muchas plantas, como en *Pinus* sección *Ponderosae* Linn. (Pinaceae) (Willyard et al., 2009), en *Linaria* sección *Supinae* Mill. (Plantaginaceae) (Blanco-Pastor et al., 2012), en el clado euroasiático de *Amaryllidaceae* Burnett (Meerow et al., 2006) y en *Senecio* sección *Senecio* Linn. (Asteraceae) (Comes and Abbott, 2001). Es necesario avanzar en estudios que den cuenta sobre la similitud en los polinizadores y las fenologías de floración y su papel en el flujo genético, así como explorar sobre aquellos mecanismos que pueden estar contribuyendo con la diferenciación genética en escalas temporales muy recientes.

Los resultados de esta tesis sugieren que la divergencia de *Neoporteria* ha ocurrido bajo un modelo de especiación alopátrica producto del conservatismo de nicho, contrayendo los rangos de distribución en fases glaciales frías y húmedas, y expandiéndolos en fases interglaciales que son más áridas. Se ha documentado sobre como las oscilaciones climáticas han tenido influencia en la especiación en otras cactáceas como *Pilosocereus* (Bonatelli et al., 2014) con resultados similares a los de este estudio, y en donde desplazamientos en los cinturones de vegetación producto de los cambios climáticos históricos moldearon y aislaron poblaciones. Así mismo, otros cactus columnares también muestran señales de expansiones interglaciales y contracciones glaciales siguiendo el patrón de especies xerofíticas, como *Cereus* (Franco et al., 2017), y algunas especies del género *Eulychnia* (Larridon et al., 2018). Al evaluar SDMs de otras especies adaptadas a la sequía como son el caso de los arbustos *Nolana crasullifolia* (Ossa et al., 2013) y *Colligua adorifera* (Bull-Hereñu et al., 2005), se ha evidenciado contracciones similares a las de *Neoporteria*, y en donde las principales expansiones ocurrieron en periodos de sequía postglacial.

De forma similar, se ha documentado que la fragmentación en periodos glaciales influye en la diferenciación de rasgos ecológicos del cactus *Echinopsis chiloensis* (Ossa et al., 2019) y expansiones interglaciales son consistentes con los patrones de estructuración genética de *Lophocereus schottii* (Nason et al., 2002).

La zona centro norte de Chile es una zona alta en neoendemismos, y es donde se concentra la mayor diversidad filogenética de la flora vascular de Chile (Scherson et al., 2017), probablemente porque esta zona alberga géneros derivados recientemente que también son especies de rango restringido (Fuentes-Castillo et al., 2019).

Lamentablemente, esta zona es altamente vulnerable debido a los cambios de uso de suelo por actividades agrícolas e inmobiliarias y los continuos ciclos de incendios que han dañado los hábitats naturales (Armesto et al., 2010). Para fomentar la preservación de linajes únicos, es necesario incluir procesos evolutivos y la distribución de la diversidad genética en la planificación de acciones de conservación (Moritz, 2002). Así mismo, es fundamental mantener la red de conexiones genéticas para mantener la diversidad adaptativa y preservar su historia evolutiva (Crandall et al., 2000). En la actualidad, muchas poblaciones de *Neoporteria* han desaparecido debido a actividades agrícolas, y otras aún persisten en localidades en donde el déficit hídrico se ha acentuado en los últimos años, por lo que es necesario avanzar en el conocimiento sobre los procesos climáticos que han producido y mantenido la diversidad en *Neoporteria*, para así aumentar la efectividad de las acciones de conservación futuras. Esta tesis enfatiza en la importancia del conservatismo del nicho climático cuando ocurren eventos de cambio climático, puesto que tiene consecuencias en el aislamiento geográfico, así como su rol modelador de la historia evolutiva en *Neoporteria*. Es necesario generar nuevo conocimiento para comprender como ocurre la especiación con flujo genético, el rol de la evolución de rasgos

asociados a la polinización, y evaluar cuales fueron los procesos que desencadenaron la evolución de un síndrome de polinización ornitófilico.

REFERENCIAS

- Agapow, P. M. and 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>.
- Arakaki, M., Christin, P.-A., Nyffeler, R. et al. (2011). Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 8379–8384. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100628108>.
- Armesto, J. J., Manuschevich, D., Mora, A. et al. (2010). From the Holocene to the Anthropocene: A historical framework for land cover change in southwestern South America in the past 15,000 years. *Land Use Policy* 27, 148–160. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2009.07.006>.
- Birks, H. J. B. (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>.
- Blanco-Pastor, J. L., Vargas, P. and Pfeil, B. E. (2012). Coalescent simulations reveal hybridization and incomplete lineage sorting in mediterranean *Linaria*. *PLoS ONE* 7, e39089. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039089>.
- Bonatelli, I. A. S., Perez, M. F., Peterson, A. T. et al. (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>.

Brown, A. H., Feldman, M. W. and Nevo, E. (1980). Multilocus Structure of Natural Populations of *HORDEUM SPONTANEUM*. *Genetics* 96, 523–36

Bull-Hereñu, K., Martínez, E. A. and Squeo, F. A. (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>.

Cádiz-Véliz, A., Verdessi, F. and Carvallo, G. O. (2021). Shrub canopy matrix decreases reproductive output of a sheltered plant via pollinator exclusion. *Basic and Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.04.013>.

Chapuis, M. P. and Estoup, A. (2007). Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24, 621–631. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl191>.

Chapuis, P. M., Lecoq, M., Michalakakis, Y. et al. (2008). Do outbreaks affect genetic population structure? A worldwide survey in *Locusta migratoria*, a pest plagued by microsatellite null alleles. *Molecular Ecology* 17, 3640–3653. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03869.x>.

Chessel, D., Dufour, A. B. and Thioulouse, J. (2004). The ade4 Package --- {I}: One-table Methods. *R News* 4, 5–10. Available at: <http://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.

Colwell, R. K., Rangel, T. F., Grinnell, J. et al. (2009). Colwell rangel Hutchinsons

duality.pdf. 106, 19651–19658

- Comes, H. P. and Abbott, R. J. (2001). Molecular phylogeography, reticulation, and lineage sorting in mediterranean *Senecio* sect. *Senecio* (Asteraceae). *Evolution* 55, 1943–1962. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01312.x>.
- Crandall, K. A., Bininda-Emonds, O. R. R., Mace, G. M. et al. (2000). Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 290–295. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01876-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01876-0).
- Devaux, C. and Lande, R. (2009). Displacement of flowering phenologies among plant species by competition for generalist pollinators. *Journal of Evolutionary Biology* 22, 1460–1470. <https://doi.org/10.1111/J.1420-9101.2009.01762.X>.
- Donoghue, M. J. and Edwards, E. J. (2014a). Biome Shifts and Niche Evolution in Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45, 547–572. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091905>.
- Donoghue, M. J. and Edwards, E. J. (2014b). Biome Shifts and Niche Evolution in Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45, 547–572. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091905>.
- Dray, S., Dufour, A.-B. and Chessel, D. (2007). The ade4 package - II: Two-table and K-table methods. *R News* 7, 47–52
- Dray, S. and Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22, 1–20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>.
- Duarte, M., Guerrero, P. C., Arroyo, M. T. K. et al. (2019). Niches and climate-change refugia in hundreds of species from one of the most arid places on Earth. *PeerJ*

2019, e7409. <https://doi.org/10.7717/peerj.7409>.

Evanno, G., Regnaut, S. and Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology* 14, 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>.

Evans, M. E. K., Smith, S. A., Flynn, R. S. et al. (2014). Anonymous nuclear markers reveal taxonomic incongruence and long-term disjunction in a cactus species complex with continental-island distribution in South America. *American Journal of Botany* 25, 1–19. <https://doi.org/10.1080/10635150701748506>.

Evans, M. E. K., Smith, S. A., Flynn, R. S. et al. (2009). Climate, Niche Evolution, and Diversification of the “Bird-Cage” Evening Primroses (*Oenothera* , Sections *Anogra* and *Kleinia*). *The American Naturalist* 173, 225–240. <https://doi.org/10.1086/595757>.

Fernández, M. J., Dudley, R. and Bozinovic, F. (2011). Comparative energetics of the giant hummingbird (*Patagona gigas*). *Physiological and Biochemical Zoology* 84, 333–340. <https://doi.org/10.1086/660084>.

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

Francis, R. M. (2017). pophelper: an R package and web app to analyse and visualize population structure. *Molecular Ecology Resources* 17, 27–32. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12509>.

Franco, F. F., Silva, G. A. R., Moraes, E. M. et al. (2017). Plio-Pleistocene diversification of *Cereus* (Cactaceae, Cereeae) and closely allied genera.

Botanical Journal of the Linnean Society 183, 199–210.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/bow010>.

Fuentes-Castillo, T., Scherson, R. A., Marquet, P. A. et al. (2019). Modelling the current and future biodiversity distribution in the Chilean Mediterranean hotspot. The role of protected areas network in a warmer future. *Diversity and Distributions* 25, 1897–1909. <https://doi.org/10.1111/ddi.12988>.

Goettsch, B., Hilton-Taylor, C., Cruz-Piñón, G. et al. (2015). High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* 1, 1–7.
<https://doi.org/10.1038/nplants.2015.142>.

Guerrero, P. C., Antinao, C. A., Vergara-Meriño, B. et al. (2019). Bees may drive the reproduction of four sympatric cacti in a vanishing coastal mediterranean-type ecosystem. *PeerJ* 2019, 1–17. <https://doi.org/10.7717/peerj.7865>.

Guerrero, P. C., Arroyo, M. T. K., Bustamante, R. O. et al. (2011). Phylogenetics and predictive distribution modeling provide insights into the geographic divergence of *Eriosyce* subgen. *Neoporteria* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 297, 113–128. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0512-5>.

Guerrero, P. C., Durán, A. P. and Walter, H. E. (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, P. C., Majure, L. C., Cornejo-Romero, A. et al. (2019). Phylogenetic Relationships and Evolutionary Trends in the Cactus Family. *Journal of Heredity* 110, 4–21. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy064>.

Guerrero, P. C., Walter, H. E., Arroyo, M. T. K. et al. (2019). Molecular phylogeny of the large South American genus *Eriosyce* (Notocactaceae, Cactaceae): Generic delimitation and proposed changes in infrageneric and species ranks. *Taxon* 68, 557–573. <https://doi.org/10.1002/tax.12066>.

Hajek, E. R. and Di Castri, F. (1975). *Bioclimatografía de Chile*.

Hernández-Hernández, T., Brown, J. W., Schlumpberger, B. O. et al. (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>.

Hershkovitz, M. A. and Zimmer, E. A. (1997). On the evolutionary origins of the cacti. *Taxon* 46, 217–232. <https://doi.org/10.2307/1224092>.

Hua, X. and Wiens, J. J. (2010). Latitudinal variation in speciation mechanisms in frogs. *Evolution* 64, 429–443. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00836.x>.

Hulton, N. R. J., Purves, R. S., McCulloch, R. D. et al. (2002). The Last Glacial Maximum and deglaciation in southern South America. *Quaternary Science Reviews* 21, 233–241. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(01\)00103-2](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00103-2).

Hunt, D., Taylor, N. and Charles, G. (2006). *The New Cactus Lexicon*. 1st ed. DH Books. Available at: https://books.google.com/books/about/The_New_Cactus_Lexicon.html?hl=es&id=C4mEcgAACAAJ [Accessed July 27, 2021].

Jackson, D., Méndez, C., Núñez, L. et al. (2011). Procesamiento de fauna extinta durante la transición Pleistoceno-Holoceno en el centro-norte de Chile. *Boletín de Arqueología PUCP*, 315–336. Available at:

<http://revistas.pucp.edu.pe/index.php/boletindearqueologia/article/view/9087>.

Jombart, T. (2008). Adegnet: A R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24, 1403–1405.

<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>.

Kaiser, J., Schefuß, E., Lamy, F. et al. (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>.

Kamvar, Z. N., Tabima, J. F. and Grünwald, N. J. (2014). Poppr: An R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction. *PeerJ* 2014, 1–14. <https://doi.org/10.7717/peerj.281>.

Kattermann, F., Liithy, J. M., Wallace, R. S. et al. (1994). Eriosyce.

Kerkhoff, A. J., Moriarty, P. E. and Weiser, M. D. (2014). The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 8125–8130. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308932111>.

Larridon, I., Walter, H. E., Rosas, M. et al. (2018). Evolutionary trends in the columnar cactus genus *Eulychnia* (Cactaceae) based on molecular phylogenetics, morphology, distribution, and habitat. *Systematics and Biodiversity* 0, 1–15. <https://doi.org/10.1080/14772000.2018.1473898>.

Latorre, C., Betancourt, J. L., Rylander, K. A. et al. (2002). Vegetation invasions into absolute desert: A 45 000 yr rodent midden record from the Calama-Salar de Atacama basins, northern Chile (lat 22°-24°S). *Bulletin of the Geological Society*

of America 114, 349–366. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(2002\)114<0349:VIIADA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(2002)114<0349:VIIADA>2.0.CO;2).

Latorre, C., Moreno, P. I., Vargas, G. et al. (2007). Late quaternary environments and palaeoclimate. In T. Moreno and W. Biggins (eds.), *Geological Society Special Publication* (309–328). <https://doi.org/10.1144/goch.12>.

Lira-Noriega, A., Toro-Núñez, O., Oaks, J. R. et al. (2015). The roles of history and ecology in chloroplast phylogeographic patterns of the bird-dispersed plant parasite phoradendron californicum (viscaceae) in the sonoran desert. *American Journal of Botany* 102, 149–164. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400277>.

Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology letters* 11, 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>.

Luebert, F. and Pliscoff, P. (2008). Los límites del clima mediterráneo en Chile. *Revista Chagual* 4, 64–69

Maldonado, A. and Villagrán, C. (2002). Paleoenvironmental Changes in the Semiarid Coast of Chile (~32°S) during the Last 6200 cal Years Inferred from a Swamp–Forest Pollen Record. *Quaternary Research* 58, 130–138. <https://doi.org/10.1006/qres.2002.2353>.

Martínez-Noguez, J. J., León De La Luz, J. L., Delgadillo Rodríguez, J. et al. (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>.

- Mathiasen, P., Venegas-González, A., Fresia, P. et al. (2021). A relic of the past: Current genetic patterns of the palaeoendemic tree *Nothofagus macrocarpa* were shaped by climatic oscillations in central Chile. *Annals of Botany* 126, 891–904. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCAA111>.
- Meerow, A. W., Francisco-Ortega, J., Kuhn, D. N. et al. (2006). Phylogenetic relationships and biogeography within the Eurasian clade of Amaryllidaceae based on plastid *ndhF* and nrDNA ITS sequences: Lineage sorting in a reticulate area? *Systematic Botany* 31, 42–60. <https://doi.org/10.1600/036364406775971787>.
- Moritz, C. (2002). Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic Biology* 51, 238–254. <https://doi.org/10.1080/10635150252899752>.
- Nason, J. D., Hamrick, J. L. and Fleming, T. H. (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>.
- Nosil, P., Harmon, L. J. and Seehausen, O. (2009). Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 145–156. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.011>.
- Ossa, C. G., Montenegro, P., Larridon, I. et al. (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, P. G., Pérez, F. and Armesto, J. J. (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>.
- Otto-bliesner, B. L., Marshall, S. J., Overpeck, J. T. et al. (2009). Simulating Arctic Climate Warmth and Icefield Retreat in the Last Interglaciation Bette. *Science* 311, 1751–1755. <https://doi.org/10.1126/science.1120808>.
- 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>.
- Pliscoff, P., Luebert, F., Hilger, H. H. et al. (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>.
- Pritchard, J. K., Stephens, M. and Donnelly, P. (2000). Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data.
- Raxworthy, C. J., Ingram, C. M., Rabibisoa, N. et al. (2007). Applications of ecological niche modeling for species delimitation: A review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* 56, 907–923. <https://doi.org/10.1080/10635150701775111>.
- Ribas, C. C., Aleixo, A., Gubili, C. et al. (2018). Biogeography and diversification of Rhegmatorhina (Aves: Thamnophilidae): Implications for the evolution of Amazonian landscapes during the Quaternary. *Journal of Biogeography* 45, 917–928. <https://doi.org/10.1111/jbi.13169>.
- Rodriguez, R., Marticorena, C., Alarcón, D. et al. (2018). Catálogo de las plantas

vasculares de Chile . 75, 1–430

Scherson, R. A., Thornhill, A. H., Urbina-Casanova, R. et al. (2017). Spatial phylogenetics of the vascular flora of Chile. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 112, 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.04.021>.

Smadja, C. M. and Butlin, R. K. (2011). A framework for comparing processes of speciation in the presence of gene flow. *Molecular Ecology* 20, 5123–5140. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2011.05350.X>.

Sobel, J. M. (2014). Ecogeographic Isolation and Speciation in the Genus *Mimulus* . *The American Naturalist* 184, 565–579. <https://doi.org/10.1086/678235>.

Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters* 10, 1115–23. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>.

Sousa, V. and 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>.

Team, R. C. (2015). The R Project for Statistical Computing The R Project for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/> 3, 1–9. Available at: <https://www.r-project.org/> [Accessed July 7, 2021].

Thiele, R., Moreno, H. and Eugenia Petit-Breuilh, M. (1998). Evolución geológico-geomorfológica cuaternaria del tramo superior del valle del río Laja. *Revista Geologica de Chile* 25, 229–253. <https://doi.org/10.4067/s0716-02081998000200007>.

Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R. et al. (2009). BIOMOD - A platform for

ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32, 369–373.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>.

Via, S. (2012). Divergence hitchhiking and the spread of genomic isolation during ecological speciation-with-gene-flow. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367, 451–460.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0260>.

Villagrán, C. and Hinojosa, L. F. (2005). ESQUEMA BIOGEOGRÁFICO DE CHILE. In J. Llorente Bousquets and J. J. Morrone (eds.), *Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines* (551–557)

Walter, H. (2008). Floral biology, phytogeography and systematics of *Eriosyce* subgenus *Neoporteria* (Cactaceae). *Bradleya* 26, 75–98. Available at: [http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Floral+biology+phytogeography+and+systematics+of+Eriosyce+subgenus+Neoporteria+\(Cactaceae\)#0%5Cnhttp://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Floral+biology,+phytogeography+and+](http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Floral+biology+phytogeography+and+systematics+of+Eriosyce+subgenus+Neoporteria+(Cactaceae)#0%5Cnhttp://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Floral+biology,+phytogeography+and+)

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

Warren, D. L., Glor, R. E. and Turelli, M. (2011). Manual ENMTools v1.3. , 1–34

Wiens, J. J. (2006). Speciation and Ecology Revisited: Phylogenetic Niche Conservatism and the Origin of Species. *Evolution* 58, 193.
<https://doi.org/10.1554/03-447>.

Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: Pylogenetic niche conservatism

and the origin of species. *Evolution* 58, 193–197. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01586.x>.

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P. et al. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters* 13, 1310–24. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>.

Wiens, J. J. and Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 639–644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>.

Wiens, J. J. and Graham, C. H. (2005). Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36, 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>.

Williamson, J. L. and Witt, C. C. (2021). Elevational niche-shift migration: Why the degree of elevational change matters for the ecology, evolution, and physiology of migratory birds. *Ornithology* 138, 1–26. <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukaa087>.

Willyard, A., Cronn, R. and Liston, A. (2009). Reticulate evolution and incomplete lineage sorting among the ponderosa pines. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52, 498–511. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.02.011>.

TABLAS Y FIGURAS

TABLAS

Tabla 1. Información de los taxa muestreados y diversidad genética para marcadores de microsatélites. N: Número de muestras (individuos), H_{exp}: Heterocigosidad esperada, H_{obs}: Heterocigosidad observada, lambda: índice de Simpson, I_A: índice de asociación., \bar{r}_d : índice de asociación estandarizado. * p<0.05 y ** p<0.01.

Espece	Población	Grupo	N	H _{exp}	H _{obs}	F _{is}	lambda	I _A	\bar{r}_d
<i>Eriosyce villosa</i>	Huasco	Norte	15	0.78	0.40	0.51	0.93	0.11	0.01
<i>Eriosyce vallenarensis</i>	Freirina	Norte	14	0.79	0.45	0.46	0.93	0.62**	0.06**
<i>Eriosyce simulans</i>	Los Choros	Norte	14	0.82	0.50	0.42	0.93	0.25	0.02
<i>Eriosyce heinrichiana</i>	El Trapiche	Norte	8	0.82	0.50	0.42	0.88	0.08	0.01
<i>Eriosyce wageknechtii</i>	Juan Soldado	Norte	13	0.86	0.48	0.47	0.92	0.28	0.03
<i>Eriosyce coimasensis</i>	Las Coimas	Norte	8	0.81	0.46	0.48	0.88	-0.17	-0.02
<i>Eriosyce clavata</i>	Quebrada Marquesa	Centro	17	0.83	0.61	0.29	0.94	0.35	0.04
<i>Eriosyce elquiensis</i>	El Tambo	Centro	13	0.78	0.56	0.31	0.92	0.10	0.01
<i>Eriosyce litoralis</i>	Totalillo	Centro	10	0.85	0.52	0.43	0.90	0.36	0.04
<i>Eriosyce nigrihorrida</i>	Fray Jorge	Centro	15	0.86	0.65	0.27	0.93	0.13	0.01
<i>Eriosyce senilis</i>	Salamanca	Centro	12	0.83	0.46	0.48	0.92	0.37	0.04
<i>Eriosyce chilensis albidiflora</i>	Pichidangui	Centro	25	0.86	0.61	0.31	0.96	0.09	0.01
<i>Eriosyce chilensis</i>	Los Molles	Centro	24	0.87	0.58	0.35	0.96	0.11	0.01
<i>Eriosyce litoralis</i>	Pullally	Centro	11	0.85	0.52	0.18	0.91	0.15	0.01
<i>Eriosyce subgibbosa</i>	Pichilemu	Sur	14	0.70	0.40	0.47	0.93	-0.03	0.00
<i>Eriosyce subgibbosa</i>	Bucalemu	Sur	15	0.75	0.44	0.44	0.93	0.05	0.00
<i>Eriosyce castanea</i>	Villa Pratt	Sur	8	0.77	0.42	0.51	0.88	0.33	0.03
<i>Eriosyce subgibbosa</i>	Hualpén	Sur	15	0.64	0.56	0.15*	0.93	0.69**	0.07**



FIGURAS

Figura 1. Gráficos de barra que representan la estructuración bayesiana de las especies de Neopterieria. Cada individuo representa una barra vertical separados por líneas blancas discontinuas que identifica a las poblaciones. Líneas negras separan a las poblaciones de cada clúster.

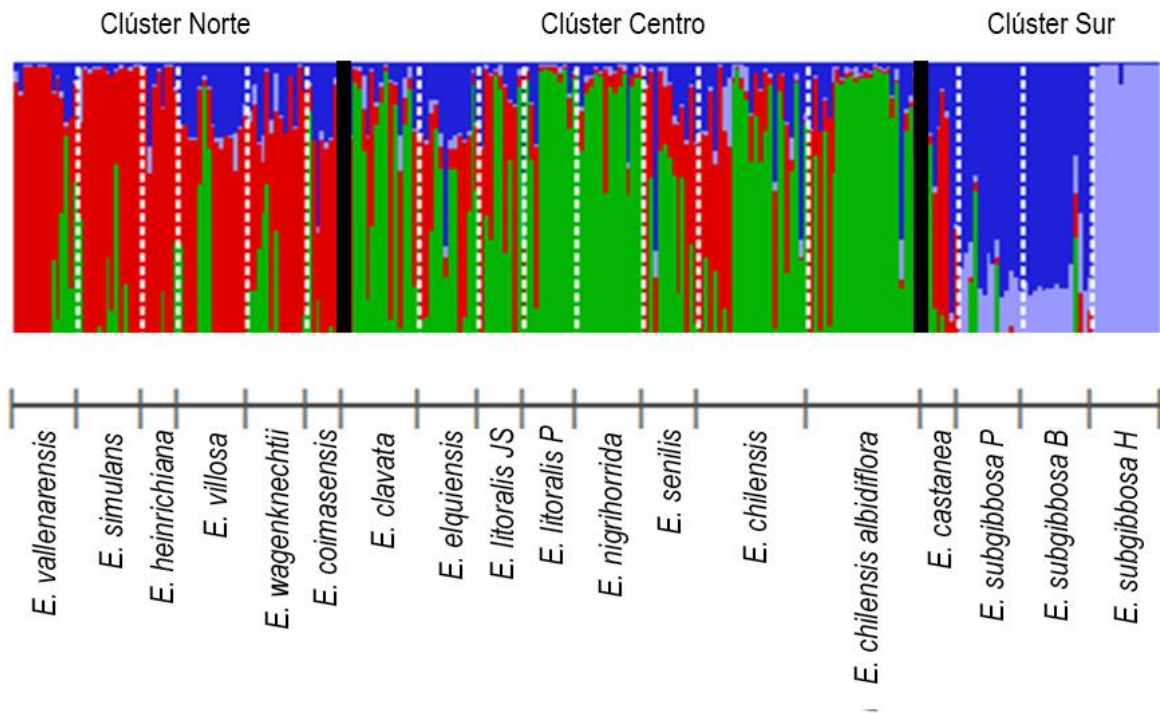


Figura 2. Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC) que muestra las relaciones genéticas entre las distintas especies de Neoptereria. A: DAPC para el set de datos con todas las especies. B: Clúster norte con las especies *E. vallenarensis*, *E. villosa*, *E. wagenknechtii*, *E. simulans*, *E. heinrichiana* y *E. simulans*. C: Clúster centro que comprende a las especies *E. senilis*, *E. litoralis*, *E. chilensis*, *E. elquiensis*, *E. clavata* y *E. nigrihorrida*. C: Clúster sur con *E. castanea* y las 3 poblaciones de *E. subgibbosa*.

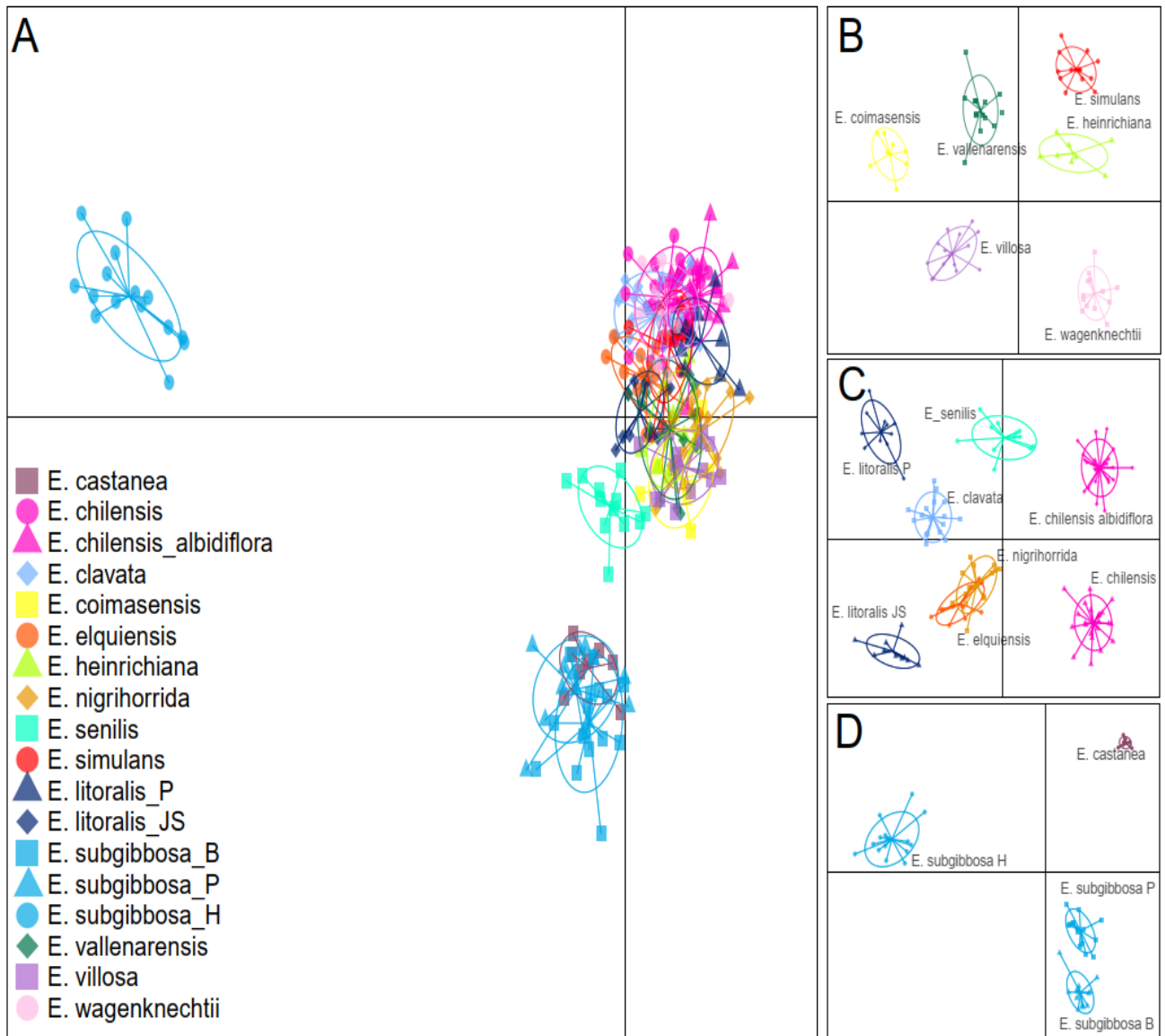


Figura 3. Distribuciones potenciales de las especies proyectadas en el presente, y hacia distintas fases del último ciclo glacial. Cada color representa a una especie y la escala de intensidad del color representa su proyección de la distribución hacia el pasado: color más intenso representa la distribución actual, mientras que la menor intensidad del color representa periodos secos y cálidos del Holoceno Medio (6k años) y el último interglacial (120k años). Una intensidad de color media representa la distribución en el periodo húmedo y frío del último máximo glacial (21k años).

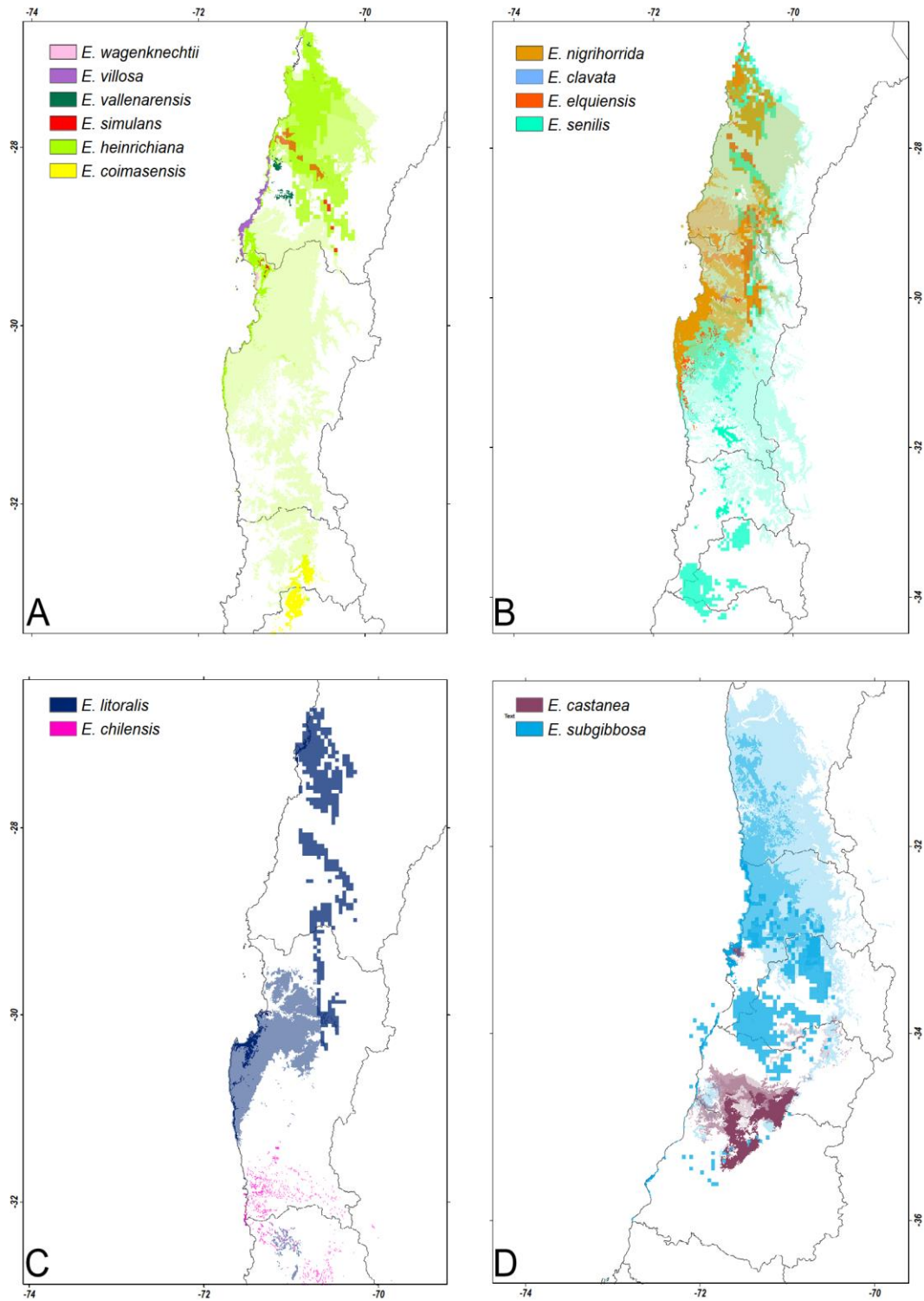
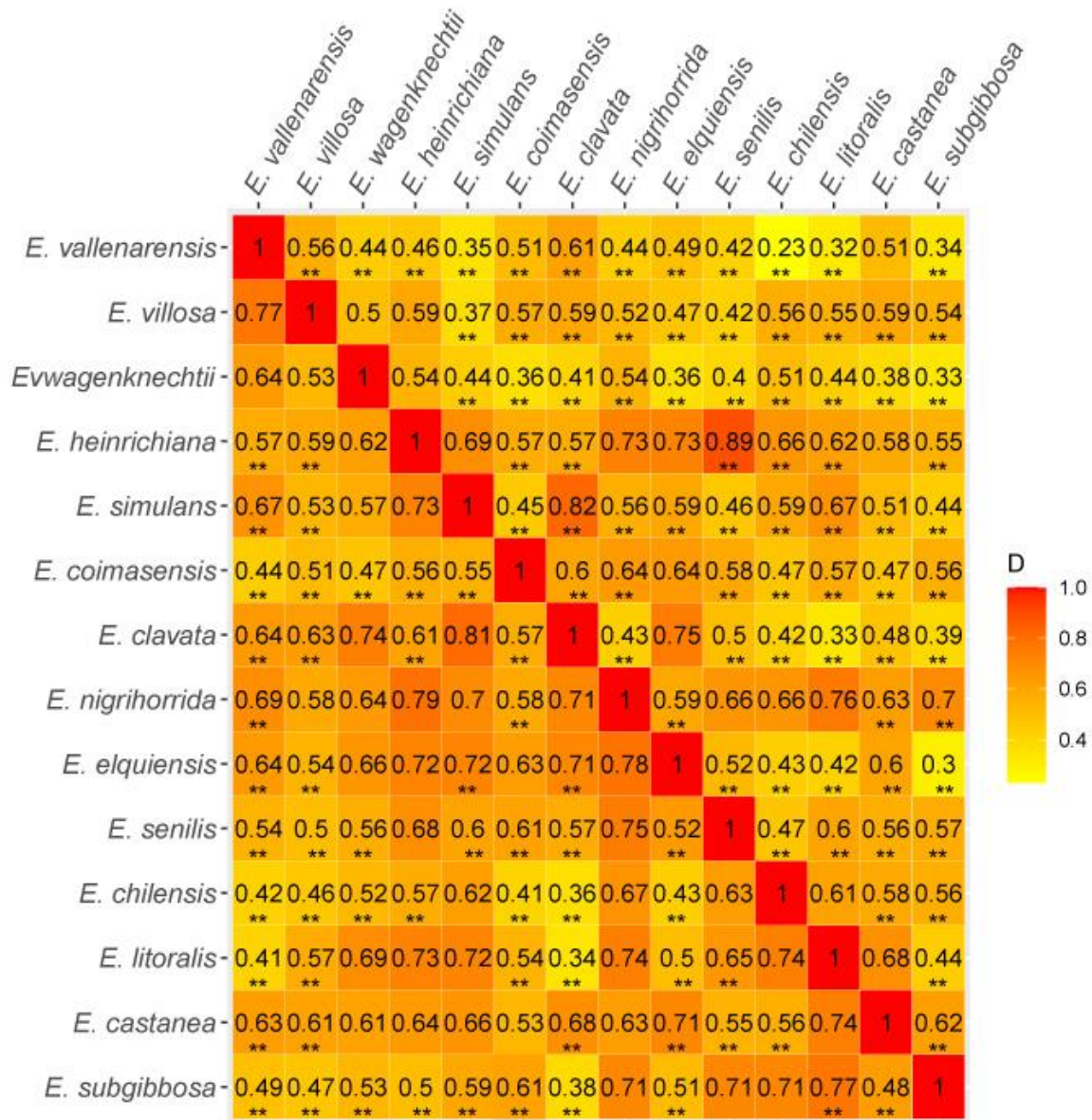


Figura 4. Comparación por pares de especies para estimar el índice D (Warren et al., 2008). Se realizaron 100 repeticiones para cada par y se informa con ** todas aquellas comparaciones con significancia $P < 0.01$. Valores bajo la diagonal x representan el índice D estimado como una proyección en el biotopo y sobre la línea representa D estimado solamente en el nicho climático.



MATERIAL SUPLEMENTARIO

Figura S 1. Distribución potencial presente de las especies de Neopterteria. Los círculos representan las localidades muestreadas para SSR y las cruces indican las localidades para SDM.

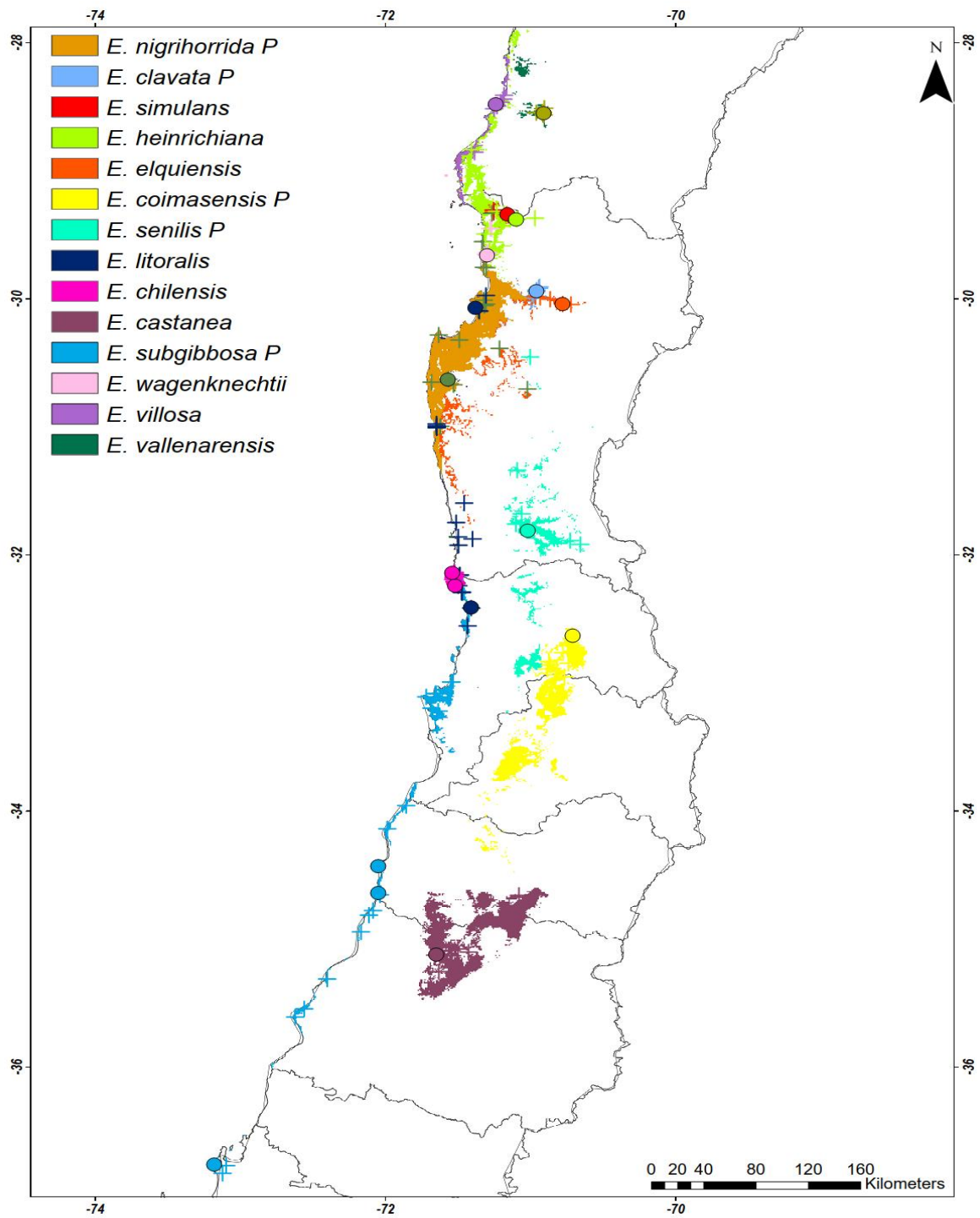


Figura S 2. Gráficos de barra que representan la estructuración bayesiana de las especies de Neoporteria sin considerar a las 3 poblaciones de *E. subgibbosa*. Cada individuo representa una barra vertical separados por líneas blancas discontinuas que identifica a las poblaciones. ($K = 3$, $\Delta K = 30.8$).

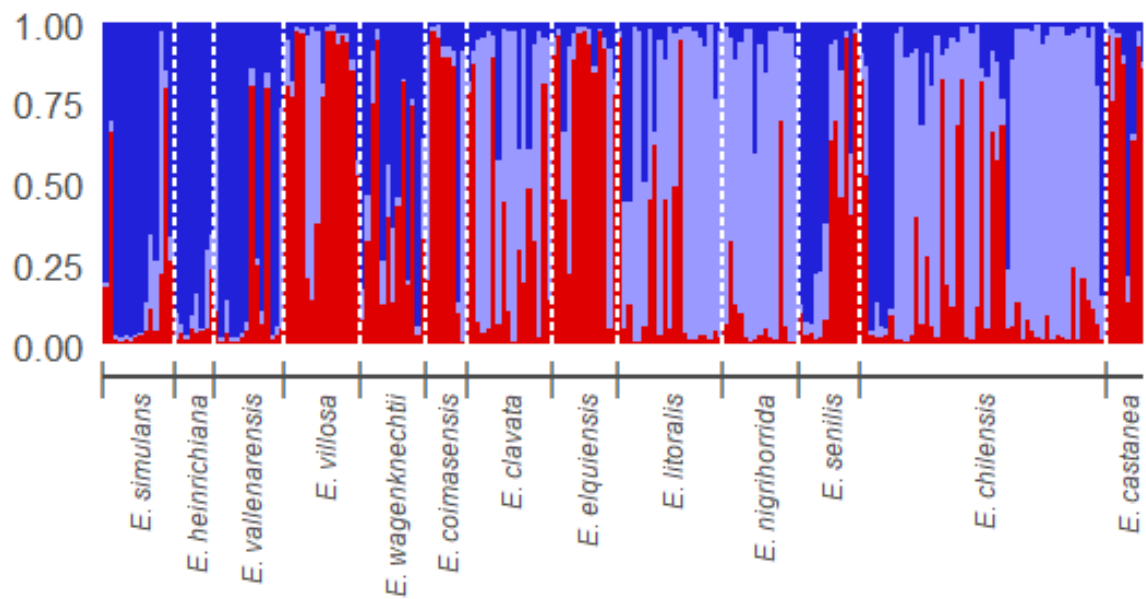


Figura S 3. Caracterización de las condiciones de temperatura y humedad del pasado. Los cuatro polígonos representan las condiciones climáticas de distritos tiempos: presente, Holoceno Medio (MH), último máximo glacial (LGM) y el último interglacial (LIG). Los puntos representan los valores de humedad y temperatura de las ocurrencias de *Neoporteria* consideradas en esta tesis para los cuatro periodos antes descritos.

