

UCH-FC
MAG-D
C. 186
C. 1

**Evolución del nicho climático del género
Nothofagus (BLUME)**

**Tesis
Entregada A La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los
Requisitos
Para Optar Al Grado De**



Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

María Francisca Campano Núñez

Diciembre, 2014

**Director de Tesis Dr: Luis Felipe
Hinojosa Opazo**

**Co-Director de Tesis: Dr. Ramiro
Bustamante**

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de MAGÍSTER presentada por la candidata

María Francisca Campano Núñez

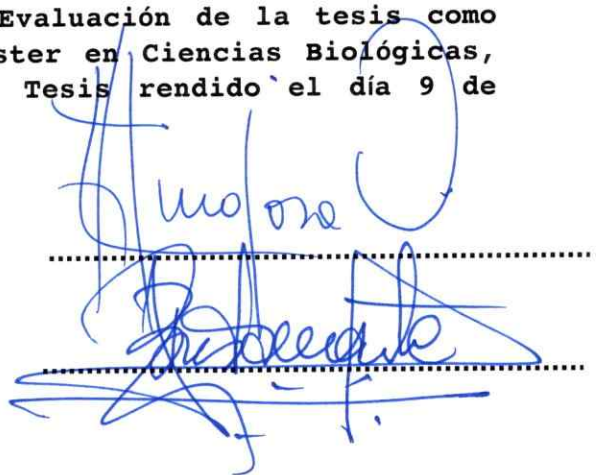
Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 9 de Diciembre de 2014

Director de Tesis:

Dr. Luis Felipe Hinojosa

Co-Director de Tesis

Dr. Ramiro Bustamante

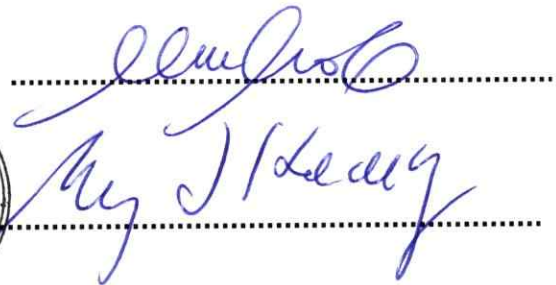


Two handwritten signatures in blue ink are positioned over two horizontal dotted lines. The top signature is a cursive name, likely 'Luis Felipe Hinojosa'. The bottom signature is also cursive, likely 'Ramiro Bustamante'.

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dra. Alejandra González

Dra. Mary K. T. Arroyo



Two handwritten signatures in blue ink are positioned over two horizontal dotted lines. The top signature is a cursive name, likely 'Alejandra González'. The bottom signature is also cursive, likely 'Mary K. T. Arroyo'.

Dedicada a un gran científico, mi querido papá

Reseña Biográfica



Nací en Santiago el 3 de Julio de 1982, y los constantes viajes a Cauquenes desde mis primeros meses de vida abrieron en mí un interés inconmensurable por los árboles, flores, lagartijas, suelos, arenas, mar, ríos, y finalmente por la vida manifestada en la naturaleza. Cómo olvidar el sentimiento de libertad experimentada al recorrer los bosquetes de ruiles. Ese sentimiento me llevó a pensar que alguna vez, hace mucho tiempo toda la Cordillera de la Costa fue igual, con un bosque exuberante y rico en biodiversidad. Asimismo, desde pequeña me llamó mucho la atención que esos árboles estuviesen insertos en una matriz de pinos, y así una serie de preguntas rondaron mi cabeza, hasta que decidí estudiar Geografía. Ingresé a la carrera el año 2001, en la Pontificia Universidad Católica de Chile porque pensaba que el humano y su interacción con el ambiente podrían responder estas preguntas, ya que de alguna manera habríamos sido nosotros y nuestro habitar el que cambiara la distribución de los bosques, cursos de agua, entre otros. Durante la carrera, siempre me interesaron los temas de sustentabilidad y conservación, realicé la práctica en la CONAMA con la tarea de entregar sitios propicios para corredores de conservación biológica orientadas a *Oncifelis guigna* y *Lagidium viscacia* en la comuna del Cajón del Maipo. Y finalmente no respondí totalmente mis interrogantes acerca de la distribución de plantas y animales. Luego, trabajé por tres años en consultorías para después intervenir con algún proyecto, y esto no dejaba de interferir mi tranquilidad, ya que yo apostaba por la conservación y no la destrucción. Fue así, que sentí la necesidad de conocer los principios ecológicos de las especies para poder conservarlas, e ingresé al Magister en Ciencias Biológicas de la Universidad de Chile en el año 2011. Y aquí estoy terminando esta gran etapa de aprendizaje, y respondiendo a la pregunta de cómo evoluciona el nicho climático de *Nothofagus*. Estoy totalmente agradecida por este camino de aprendizaje y rigurosidad científica que me ha brindado el programa de Postgrado de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Agradecimientos

En primer lugar agradezco a mi tutor Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo por su apoyo incondicional y confianza al trabajo realizado, a sus consejos y orientaciones, por ayudarme a pensar de un modo biológico y evolutivo, por enseñarme a formular preguntas científicas de investigación, por enseñarme a usar R, por brindarme también la oportunidad de ser parte del Laboratorio de Paleoeología, obviamente también, al financiamiento.

Agradezco también a mi co-tutor, Dr. Ramiro Bustamante por haberme embarcado en este viaje y conocimiento del principio de Conservatismo de Nicho, que sin duda, abarca de manera completa el proceso y resultado evolutivo que tienen las especies para sobrevivir.

A los proyectos Fondecyt 1120215 y 110929 liderados por el profesor Dr. Luis Felipe Hinojosa y la profesora Dra. M^o Fernanda Pérez, respectivamente.

Al Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB).

A mis compañeros de laboratorio, Francy, por su constante ayuda y empuje a terminar este proceso, a Coni por ayudar a extraer el ADN de *N. macrocarpa*, a Pachy por ayudarme a procesar las muestras de ADN para *Nothofagus macrocarpa*, a Pancho Peña por enseñarme a realizar el Análisis Multivariado, a Mylen, a la Naty por estar en constante cuestionamiento sobre la evolución. También a Pancho, por sus consejos en relación a los procesos estadísticos, a JP, a Eude, Camilo, Joaquín, Stephy, Coté, a Ricardo Segovia y Lucía que ya no están. Agradezco a la Jose, por su constante ánimo y consejos de todo tipo, a la Clau. Ya muchas personas que siempre estuvieron dispuestas a ayudarme.

Gracias a Lucas, mi querido hijo, por ser la luz de mi vida y empuje a querer ser una persona mejor, por bancarse mis malos humores y cansancios. Gracias a mis hermanas Isi, toñi, belén, que siempre estuvieron ahí con una sonrisa y un consejo de aliento, a mi mamá, por su disposición a que todo salga bien. A mis más queridas amigas de la vida y el alma, Isi, Sara, Andrea, Karen, Antonia, Pame, Simo.

A mi amor y compañero Gonzalo por todo su aguante, cariño, consejos, comprensión y empuje.

Gracias a la naturaleza.

ÍNDICE DE MATERIAS

ÍNDICE DE MATERIAS	i
ÍNDICE DE TABLAS	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	v
ÍNDICE DE ANEXOS	vi
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
Capítulo 1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 HIPÓTESIS	7
1.2 Objetivos General	8
1.3 Objetivos específicos	8
Capítulo 2. MÉTODOS	9
2.1 Caracterización del Nicho Climático actual	9
2.1.1 Predicción de la Ocupación de Nicho, <i>PNO</i> (<i>Predicted Niche Occupancy</i>)	11
2.2 Reconstrucción de Nicho ancestral	12

2.5 Modo de Evolución de las tolerancias climáticas	15
Capítulo 3. RESULTADOS	16
3.1 Nicho climático actual	16
3.2 Nicho climático ancestral del género <i>Nothofagus</i>	27
3.2.1 Filogenia del género <i>Nothofagus</i>	27
3.2.2 Tolerancias climáticas ancestrales	28
3.3 Sobreposición de nicho climático actual	36
3.3.1 Sobreposición de nicho climático al interior de cada subgénero	36
3.3.2 Sobreposición de nicho climático entre subgéneros	39
3.4 Relación de divergencia y sobreposición de nicho	40
3.5 Modos de evolución de las tolerancias climáticas al interior del género	40
Capítulo 4. DISCUSIÓN	43
4.1 Nicho climático actual	43
4.2 Nicho climático ancestral	44
4.3 Conservatismo de nicho climático ancestral	49
4.4 Correlación rango - edad	52

4.5 Señal filogenética y modos de evolución de variables climáticas	52
Capítulo 5. CONCLUSIÓN	56
LITERATURA CITADA	58
ANEXOS	65

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1	Variables climáticas utilizadas en el Análisis de Componentes Principales y <i>SDM</i>	10
Tabla 2	Matriz de Eigenvalue	16
Tabla 3	Matriz de peso factorial de cada variable	17
Tabla 4	Promedio de tolerancias climáticas ancestrales y actuales por períodos geológicos para el género	30
Tabla 5	Prueba de Equivalencia para <i>Brassospora</i>	35
Tabla 6	Prueba de Equivalencia para <i>Fuscospora</i>	35
Tabla 7	Prueba de equivalencia para <i>Lophozonia</i>	36
Tabla 8	Prueba de Equivalencia para <i>Nothofagus</i>	37
Tabla 9	Grado de sobreposición de nicho climático entre subgéneros	38
Tabla 10	Modos de Evolución de las variables climáticas	46

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1	Distribución actual del género <i>Nothofagus</i>	4
Figura 2	Distribución de variables climáticas en el nicho climático	18
Figura 3	Nicho climático del género <i>Nothofagus</i>	19
Figura 4	Rangos de precipitación anual de <i>Nothofagus</i>	21
Figura 5	Rangos de precipitación media de la estación más seca de <i>Nothofagus</i>	21
Figura 6	Rangos de precipitación de la estación más cálida para subgénero de <i>Nothofagus</i>	23
Figura 7	Rangos de temperatura media anual de para cada subgénero de <i>Nothofagus</i>	24
Figura 8	Rangos de temperatura media de la estación más fría para cada subgénero de <i>Nothofagus</i>	25
Figura 9	Rangos de Temperatura media de la estación más cálida para cada subgénero de <i>Nothofagus</i>	26
Figura 10	Árbol filogenético utilizado para la estimación de las tolerancias climáticas actuales y ancestrales	28
Figura 11	Estimación ancestral de Precipitación anual	30
Figura 12	Estimación ancestral de Temperatura media anual	31
Figura 13	Estimación ancestral de Temperatura de la estación más cálida	32
Figura 14	Estimación ancestral de Temperatura de la estación más fría	33
Figura 15	Estimación ancestral de Precipitación estación más cálida	34
Figura 16	Estimación ancestral de Precipitación de la estación más seca	35
Figura 17	Curvas de correlación de sobreposición de nodos internos y edad	42

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1	Correlación de 19 variables climáticas que entrega Worldclim para el género <i>Nothofagus</i>	66
Anexo 2	Polígonos mínimos convexos para cada distribución actual de <i>Nothofagus</i>	67
Anexo 3	Número de datos de ocurrencia (presencia) por cada especie utilizada en los análisis del género <i>Nothofagus</i> .	68
Anexo 4	Estimación de AUC (<i>Area under cover</i>), porcentaje de contribución de cada variable para cada especie entregado por MAXENT al calcular la probabilidad de ocurrencia por especie	69
Anexo 5	Rangos de tolerancias climáticas actuales para cada especie ordenados por subgéneros, para las variables PA, PEMS, PEMC, TMA, TmeMF, TmeMC.	70
Anexo 6	Estimaciones ancestrales de cada variable climática por cada nodo interno de la filogenia	82
Anexo 7	Grado de sobreposición de nicho actual por especies realizado por medio de la Prueba de Equivalencia	85

RESUMEN

El género *Nothofagus* muestra conservatismo de nicho climático ya que la evolución de sus tolerancias climáticas ha sido relativamente estable desde la divergencia del género hasta la actualidad. Esto ha sido demostrado por la presencia de señal filogenética en las variables climáticas como precipitación anual, precipitación media de la estación más cálida, precipitación media de la estación más seca, temperatura media anual, temperatura media de la estación más fría y temperatura media de la estación más cálida. Estas variables, a excepción de las temperatura extremas, han evolucionado bajo un modelo Browniano donde los cambios han sido graduales. La T. media de la estación más fría y la T. media de la estación más cálida han evolucionado bajo un modelo OU, que denota selección en los extremos del rango hacia valores óptimos. Junto a esto, y de manera general, se ha demostrado que las tolerancias climáticas ancestrales han oscilado a la par con los cambios climáticos acaecidos durante los períodos geológicos.

El resultado del test equivalencia al interior de los subgéneros demuestra que generalmente especies hermanas tienen mayor sobreposición de nicho, y por tanto, especies más cercanas filogenéticamente tienen mayor parecido. Sin embargo, las tolerancias climáticas promedio entre los subgéneros templados (*Lophozonia*, *Fuscospora* y *Nothofagus*) y el subgénero tropical – *Brassospora*-, son bastante diferentes entre sí y demuestran nula equivalencia de nicho. Esto se debe a que las especies de *Brassospora* se han adaptado a ambientes tropicales ocupando la porción cálida del nicho climático realizado del género y por otra parte, especies de subgéneros templados presentan tolerancias climáticas templadas, ocupando la parte fría del nicho realizado. De esta forma, se induce que el rango climático de la totalidad del género *Nothofagus* fue y sigue siendo amplio, manteniendo su nicho conservado.

ABSTRACT

Nothofagus genus shows climatic niche conservatism due to the relative stable evolution of their climatic tolerances since the divergence of the genus until today. This has been proved by the presence of a phylogenetic signal over climatic variables such as annual precipitation, precipitation of the warmest quarter, precipitation of the driest quarter, annual mean temperature, mean temperature of the coldest quarter and mean temperature of the warmest quarter. These variables, except the extreme temperatures, have evolved under a Brownian model with gradual changes. Mean temperature of the driest quarter and mean temperature of the warmest quarter have evolved under an OU model, which describes a stabilizing selection toward optimal values. Furthermore, it has been proven that ancestral climatic tolerances have ranged along climatic changes occurred during geological times.

The result of the equivalency test into subgenera shows that sister species have more niches overlap; therefore, closer species (phylogenetically speaking) have greater resemblance. Nevertheless, mean climatic tolerances between temperate subgenera (*Lophozonia*, *Fuscospora* and *Nothofagus*) and tropical subgenus *-Brassospora-*, are quite different from one another and shows no niche equivalency. This is because species of *Brassospora* subgenus have adapted to tropical environments occupying the warmest portion of realized climatic niche of the genus and, on the other hand, species of the temperate subgenera have temperate climatic tolerances, occupying the coldest portion of realized niche. Thus, climatic range of the total *Nothofagus* genera it was and remains wide with the conservatism of its niche.

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

El nicho climático corresponde a los requerimientos y condiciones climáticas que necesita una especie para vivir y reproducirse (Broennimann y col., 2007, Broennimann y col., 2012, Holt, 2009). El estudio del nicho climático y la evolución de tolerancias climáticas de las especies a lo largo de una amplia escala temporal y espacial, ha sido de gran interés para la ecología ya que permite conocer estados de divergencia (Guerrero y col., 2011), especiación en diferentes paisajes (Evans y col., 2009, Peterson, 2001), estimación de distribuciones geográficas pasadas (Ackerly, 2009) y explicación de los patrones biogeográficos actuales de las especies (Peterson y col., 2011a). Además el estudio del nicho ecológico y su relación con forzantes climáticas permite definir las condiciones bajo las cuales podría ocurrir evolución adaptativa (Holt, 2009).

Recientemente, ha surgido el concepto de Conservatismo de nicho, definido como la retención de los requerimientos o rasgos que una especie posee respecto de sus ancestros (Ackerly, 2009, Broenniman y col., 2012, Hadly y col., 2009, Peterson y col., 1999, Prinzing y col., 2001, Wiens & Graham, 2005, Wiens y col., 2010). El conservatismo de nicho climático es una aproximación o medida de cuán constante es una especie a través de su rango o historia evolutiva (Ackerly, 2009). Si bien, el conservatismo de nicho ha sido considerado como un principio (Wiens y col., 2010), se ha documentado que, frente a cambios significativos del ambiente, las especies también pueden sufrir cambios en sus requerimientos de nicho produciendo así diversificación ecológica.

El estudio de la evolución del nicho climático puede ser abordado a nivel de especies, comunidad y clados, siendo este último generalmente un linaje o nicho filogenético. El “Conservatismo de nicho filogenético” sugiere que especies más cercanas filogenéticamente tienen mayores semejanzas ecológicas (Losos, 2008). El conservatismo de nicho climático es visto como un proceso ecológico y evolutivo y también como un patrón resultante, pero su importancia radica en que de haber un cambio, éste puede surgir de una serie de procesos y mecanismos de diversificación adaptativa según las nuevas condiciones climáticas a las cuales se ven sometidos los linajes (Ackerly, 2009). De esta forma, el análisis del conservatismo de nicho climático es un marco conceptual adecuado con el cual contrastar información de los requerimientos climáticos de las especies y permite entender por una parte, las causas de los patrones actuales de distribución geográfica y por otra parte, inferir la historia biogeográfica y distribuciones pasadas de los linajes (Wiens & Donoghue, 2004, Martínez-Meyer y col., 2004, Martínez-Meyer, 2006, Nogués-Bravo, 2009).

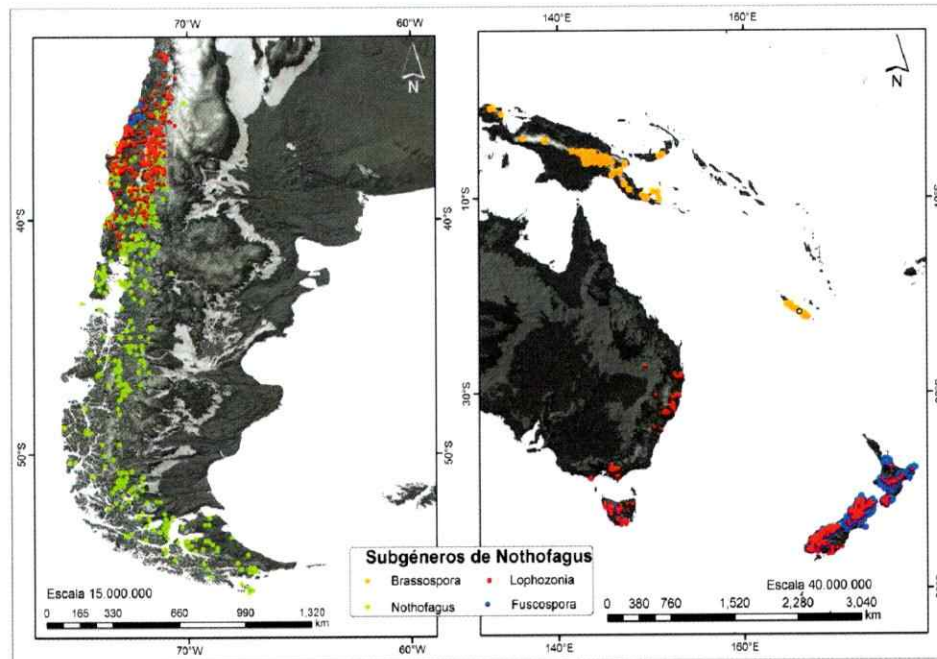
La introducción de la variable “tiempo” en el estudio del nicho climático de especies y distribuciones geográficas conlleva a estimar procesos evolutivos que infieren la respuesta de las especies a los cambios ambientales a través del tiempo (Peterson y col., 2011). Las respuestas a estos cambios son variados (Ackerly, 2003). Estudios demuestran que las especies tienden a desplazarse hacia sitios que reúnen las condiciones climáticas necesarias para su sobrevivencia (Broennimann y col., 2007); otros estudios, demuestran similitudes entre especies de distribución disyunta, (Ricklefs&Latham, 1992, Qian & Ricklefs, 1992).

Otra forma de conocer el conservatismo de nicho climático es analizar las distribuciones geográficas actuales y sus tolerancias climáticas en conjunto con las relaciones filogenéticas

que taxa presentan dentro de su clado. El estudio de Evans y col., 2009 muestra la existencia de una fuerte disparidad climática y evolución del nicho climático en el género *Oenothera* entre los subclados *californica* y *deltoides*. Dentro del concepto de conservatismo de nicho filogenético, el poder identificar y rastrear la señal filogenética en atributos de nicho, permite examinar si los patrones evolutivos dentro de un clado obedecen en mayor o menor medida a una mantención de los requerimientos de nicho. Así las tolerancias a variables climáticas, como es el caso de temperatura y precipitaciones, pueden ser rasgos del fenotipo susceptibles de ser mapeados en una filogenia determinada (Yessom & Culham, 2006, Yessom & Culham, 2009).

El género *Nothofagus*, es considerado un taxa ícono de la evolución de las floras del Hemisferio Sur, y es un muy buen candidato para evaluar hipótesis relacionadas con conservación del nicho, debido a las grandes fluctuaciones climáticas a las que se ha visto sometido. Este género pertenece a la familia *Nothofagaceae*, con distribución disyunta en Nueva Zelanda, Australia, Tasmania, Nueva Caledonia y Sudamérica, ocupando climáticamente desde regiones templadas a tropicales (Fig.1) (Manos, 1997, Knapp y col., 2005, Setoguchi y col., 1997, Cook & Crisp, 2005, Sauquet y col., 2012). Este patrón disyunto de su distribución geográfica actual es explicado tanto por procesos vicariantes (producto del desmembramiento del Gondwana), como también por dispersión a larga distancia (Knapp y col., 2005, MacGlone, 2005)

Figura N°1 Distribución actual del género *Nothofagus*



Nothofagus tradicionalmente se ha dividido en cuatro subgéneros (*Brassospora*, *Fuscospora*, *Lophozonia* y *Nothofagus* (Hill & Read, 1991; Zhang, 2011), y recientemente Heenan & Smissen, 2013, elevaron a estos 4 subgéneros a nivel de género, cambiando el nombre *Brassospora* por *Trisyngine*. Sin embargo, este cambio aún no se encuentra reconocido por *AngiospermPhylogenyGroup* (<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb>, jueves 14 de Agosto, 2014), por lo tanto, en esta investigación se trabaja de acuerdo a la clasificación de *Nothofagus* (BLUME) como género.

Nothofagus presenta un largo biocrón desde su formación como linaje desde el Cretácico superior, c.a.72.1 Ma (Heads, 2006, Sauquet y col., 2012). El registro fósil apoya este origen Cretácico con el hallazgo de cuatro tipos polínicos actuales encontrados en depósitos del

Cretácico de la Antártica (83 Ma) (Hill & Dettmann, 1996) y en Sudamérica en Mastrichtiano (Cretácico superior, 70 Ma). Estos últimos registros sugieren que el género presentó una distribución continua en altas latitudes (>60° S) durante el Mesozoico (Setoguchi y col., 1997, Zhang, 2011). Las divergencias de los subgéneros habrían ocurrido entre el Eoceno medio y Oligoceno. Para *Lophozonia* la separación del resto del género se estima en 42.0 (31.5-59.3) Ma.; para *Fuscospora* en 30 (10.9 -49.5) Ma.; para *Brassospora* en 26.1 (13.9-38.9) Ma. y para *Nothofagus* en 24.2 (11.1-39.8) Ma. (Sauquet y col., 2012).

Actualmente el género consta de 35 especies, en los bosques de latitudes tropicales se han reconocido 19 especies pertenecientes al subgénero *Brassospora*. En las tierras altas de Nueva Guinea se han reconocido 14 especies y en Nueva Caledonia se distinguen cinco especies desde los 610 a 1.350 metros sobre el nivel del mar (Read and Hope, 1997, Heads, 2006). En Nueva Zelanda existen cinco especies de *Nothofagus* en el noreste de la isla del sur, *N. fusca*, *N. truncata*, *N. solandri* y *N. cliffortioides* pertenecen al subgénero *Fuscospora* y *N. menziesii* que tiene mayor cercanía filogenética con *N. cunninghamii* de Tasmania que con las otras especies de Nueva Zelanda (Ogden y col., 1996), ambas pertenecientes al subgénero *Lophozonia*. En Australia y Tasmania hay tres especies que dominan los bosques fríos – templados, en los bosques de más al norte se encuentra *N. moorei* sobre 500 metros el nivel del mar e integra el subgénero *Lophozonia* junto a *N. cunninghamii*. Éste último se distribuye más ampliamente en los bosques lluviosos templados-frío de Victoria y Tasmania (Read y Brown, 1996). *N. gunni* es endémico de Tasmania y es el único árbol caducifolio existente en Australia (Read y Brown, 1996) y pertenece al subgénero *Fuscospora* junto a especies neozelandesas y una especie sudamericana. En Sudamérica, según Donoso, 1996 se registran 9 especies, de las cuales siete se encuentran en Chile central, tales como: *N. alessandrii*,

N.obliqua, *N.glauca*, *N. leonii* híbrido entre las dos últimas (Espinosa, 1928) y *N. macrocarpa* (Vásquez y Rodríguez, 1997). Los *Nothofagus* presentes en los bosques templados del sur de Chile y Argentina son *N. alpina*, *N. nitida*, *N. dombeyi*, *N. betuloides*, *N. antarctica*. La primera especie junto a *N. obliqua*, *N. glauca* y *N. macrocarpa* son las especies sudamericanas del clado *Lophozonia*. *N. nitida*, *N. dombeyi*, *N. betuloides*, *N. antártica* y *N. pumilio* componen la totalidad del subgénero *Nothofagus*.

La evolución del género está ligada a los cambios tectónicos y climáticos acaecidos desde fines del Cretácico. El desmembramiento del Gondwana comienza con la separación de Nueva Zelandia hace aproximadamente 80 Ma. (Manos, 1997). El segundo evento vicariante fue la separación de Australia y Sudamérica de Antártica debido a la apertura del mar de Tasmania en el Eoceno superior hace 35 Ma. (Knapp y col., 2005, Swenson y col., 2001). El tercer evento vicariante, ocurrió en el Mioceno inferior con la separación de Sudamérica y Antártica (23 Ma.), alcanzado su mayor desconexión durante el Mioceno medio a superior hace 14-12 Ma. (Hinojosa & Villagrán, 1997). El cambio en la posición de las masas terrestres, desde el Cretácico Tardío hasta el límite entre el Eoceno y Oligoceno (33.9 Ma.) impactó las condiciones climáticas del hemisferio sur, por ejemplo: cambios en los fotoperiodos entre inviernos y verano, cambio en los niveles de CO₂, reducción de la temperatura y disminución en los montos de precipitaciones. Sin embargo, a partir de los 35 Ma. (Oligoceno) se produjo un aumento de las temperaturas superficiales del mar hasta alcanzar un máximo en el Mioceno Medio (17 – 15 Ma.) (Zachos y col., 2001). A esta fase cálida -situada en el centro sur de Sudamérica- le sigue un progresivo enfriamiento del clima debido al establecimiento de la actual capa de hielo en la Antártida cubriéndola completamente a partir de los 10 Ma. (Zachos y col., 2001). Estos cambios influenciaron la distribución geográfica de la flora del

Cenozoico ya establecida. Así el género *Nothofagus* es un componente importante en la flora de las altas latitudes por más de 60 millones de años, teniendo que sobrevivir a los cambios climáticos ya descritos.

Conocer la respuesta de las especies actuales del género *Nothofagus* a los cambios climáticos sucedidos desde el terciario es crucial para entender la evolución climática de otros taxa gondwánicos con distribución templada y tropical en la actualidad (Crisp y col., 2009; Villagrán & Hinojosa 1997). Así en la presente tesis, evaluamos la evolución climática del género *Nothofagus* bajo la hipótesis del Conservatismo del nicho climático.

De esta manera nos preguntamos si, ¿Las especies del género *Nothofagus* conservan sus tolerancias climáticas durante su evolución?, y ¿cuáles son los modos de evolución asociados?

Para responder estas preguntas se ha planteado la siguiente hipótesis:

1.1 HIPÓTESIS

1.- Dado el principio de conservatismo de nicho y según la distribución actual de *Nothofagus* se esperaría que, a pesar de las fluctuaciones climáticas en el hemisferio sur desde finales del Cretácico hasta la actualidad, el género tenga una evolución lineal de sus tolerancias climáticas bajo un modelo de evolución browniano.

2. Dada las condiciones climáticas fluctuantes, se esperaría que especies con mayor cercanía filogenética tengan nichos climáticos más similares. En segundo lugar, se esperaría que subgéneros más cercanos filogenéticamente tengan nichos climáticos más parecidos.

Los objetivos que permiten testear la hipótesis son:

1.2 Objetivo General

Determinar la evolución del nicho climático y su conservación en el género *Nothofagus*

1.3 Objetivos Específicos

- a. Determinar el nicho climático actual del género *Nothofagus*.
- b. Determinar las tolerancias ancestrales del género.
- c. Determinar el grado de superposición de nicho climático entre subgéneros y al interior de los subgéneros.
- d. Determinar las relaciones entre superposición de tolerancias climáticas y tiempos de divergencias en *Nothofagus*.
- e. Determinar la señal filogenética de las variables climáticas que determinan el nicho con mayor influencia y su modo de evolución en la filogenia del grupo.

Capítulo 2. MÉTODOS

De un total de 35 especies que posee el género se han utilizado 28 especies distribuidas en; Nueva Zelanda: *Nothofagus menziesii*, *Nothofagus solandri*, *Nothofagus fusca*, *Nothofagus truncata*.

Australia: *Nothofagus moorei* y *Nothofagus cunninghamii*

Tasmania: *Nothofagus gunni*, *Nothofagus cunninghamii*

Sudamérica: *Nothofagus macrocarpa*, *Nothofagus sobliqua*, *Nothofagus glauca*, *Nothofagus alpina*, *Nothofagus alessandrii*, *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus pumilio*, *Nothofagus antarctica*, *Nothofagus betuloides*, *Nothofagus nitida*.

Nueva Caledonia: *Nothofagus codonandra*, *Nothofagus discoidea*, *Nothofagus baumanniae*, *Nothofagus aequilateralis*, *Nothofagus balansae*.

Papua Nueva Guinea: *Nothofagus brassii*, *Nothofagus resinosa*, *Nothofagus perryi*, *Nothofagus grandis*, *Nothofagus carrii*.

2.1 Caracterización del Nicho Climático actual

Los datos de ocurrencias para las especies presentes en Nueva Zelanda, Australia, Tasmania, Nueva Caledonia y Papua Nueva Guinea se recogieron del herbario virtual GBIF: <http://www.gbif.org/>. Para Sudamérica se obtuvieron datos de ocurrencia a partir de los set de datos del laboratorio de Paleoecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, Herbario de Concepción (CONC) y Herbario de Santiago (SGO) y bases de datos (i.ePliscoff, 2003).

Para cada ocurrencia se extrajeron 19 variables climáticas obtenidas de Worldclim (Tabla 1, www.worldclim.org) (Hijmans y col., 2005). De éstas, se seleccionaron aquellas variables más representativas como promedios anuales que correlacionaban con otras. El análisis de correlación se realizó utilizando ENMTools (Warren y col., 2008) (Ver Anexo 1). Finalmente, una segunda selección de variables se realizó a través de un análisis de componentes principales (ACP) para determinar las variables climáticas de mayor importancia en la configuración del nicho climático en *Nothofagus*.

Tabla 1: Variables climáticas utilizadas en el Análisis de Componentes Principales, *SDM* y *ENM*.

Bio	Variable	Abreviación
Bio1	Temperatura media anual	TMA
Bio6	Temperatura mínima de la estación más fría	TmiMF
Bio9	Temperatura media de la estación más seca	TmeMS
Bio10	Temperatura media de mes más cálido	TmeMC
Bio11	Temperatura media del mes más frío	TmeMF
Bio12	Precipitación media anual	PA
Bio16	Precipitación media de la estación más húmeda	PEMH
Bio17	Precipitación media de la estación más seca	PEMS
Bio18	Precipitación media de la estación más cálida	PEMC
Bio19	Precipitación media de la estación más fría	PEMF

Para estimar las tolerancias climáticas actuales se realizaron modelaciones de nicho ecológico de las especies consideradas en este estudio con las variables climáticas seleccionadas previamente por el ACP. La modelación de nicho ecológico se realizó a través del método de máxima entropía, MAXENT (Phillips y col., 2006, Elith y col., 2011). Específicamente, se estimó la probabilidad de ocurrencia a partir de capas ambientales espacialmente explícitas. Estas capas fueron seleccionadas de acuerdo al método del polígono mínimo convexo, el que contiene el total de las ocurrencias de las especies en su actual rango de distribución (Ver Anexo 2). Este modelo de nicho ecológico fue realizado 50 veces (Anexo 3) y se utilizó el promedio de las simulaciones tanto para estimar la predicción de la ocupación de Nicho (PNO), como la reconstrucción del nicho ancestral en *Nothofagus*.

2.1.1 Predicción de la Ocupación de Nicho, PNO (*Predicted Niche Occupancy*)

Con las probabilidades de ocurrencia por especie se calculó la ocupación de nicho predicho (PNO; *Predicted Niche Occupancy*) para cada variable ambiental seleccionada en el análisis de componentes principales. La predicción del nicho ocupado se realizó de acuerdo al procedimiento descrito por Evans y col., 2009. Para cada especie de *Nothofagus* se extrajo el promedio ponderado de cada variable climática por su probabilidad de ocurrencia obtenida. Además se calcularon los percentiles 20 y 80 de la distribución los cuales representan los rangos mínimos y máximos de la distribución, respectivamente, de cada especie por variable climática. Los rangos de tolerancias climáticas actuales para cada subgénero se establecieron a partir de los promedios ponderados de cada especie.

2.2 Reconstrucción de Nicho ancestral

Para estimar las tolerancias climáticas ancestrales primero se construyó un árbol filogenético con 28 especies de *Nothofagus*. El objetivo fue incluir y distinguir la relación filogenética de *Nothofagus macrocarpa*, establecida como especie por Vásquez y Rodríguez (1999), ya que se desconocía la relación filogenética de *N. macrocarpa* con el resto de las especies del género. Los datos para reconstruir el árbol filogenético se han extraído de la base de datos de Sauquet y col., 2012, ocupando sólo el gen *rbcl*. Para *N. macrocarpa* se extrajo DNA de un ejemplar colectado en el Cerro El Roble, ubicado entre el límite de la región Metropolitana y la región de Valparaíso (32°58'30"S y 71°00'48"O).

Se utilizó sólo el gen *rbcl*, porque las 27 especies de *Nothofagus* utilizadas por Sauquet y col., 2012 poseen éste gen, por lo tanto, éste fue el gen más idóneo para extraer a *N. macrocarpa*.

Una vez extraído el DNA se realizó la prueba *PCR*, a diferentes temperaturas y se secuenció en el Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Universidad Católica. Posteriormente se alineó con todas las demás especies utilizadas en Sauquet y col., (2012) en el programa Bioedit (Hall, 1999). El total de pares de bases alineadas fueron 1375, seleccionando el modelo GTR+G de sustitución nucleotídica según el análisis de Akaike en el programa Jmodeltest 0.1.1 (Posada, 2008). La construcción del árbol filogenético se realizó con un total de 5 millones de generaciones quemando un 10% del total y se obtuvieron dos árboles de consenso con topología semejante. Esto se realizó en el programa Ms. Bayes v.3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2011). Sin embargo, la topología del árbol utilizado en las estimaciones de tolerancias climáticas actuales y ancestrales, se ajustó al árbol construido por Sauquet y col., 2012 y luego, se volvió a ultrametrizar en

"Alter/TransformBranchsLenghts" y en consecuencia se obtuvo el árbol filogenético final utilizado en la estimación de las tolerancias ancestrales. Los ajustes al árbol filogenético se realizaron en el programa Mesquite (Madisson&Madisson, 2011).

La estimación de las tolerancias climáticas ancestrales para los nodos internos de la filogenia se reconstruyen con el árbol filogenético realizado y con la estimación de las tolerancias climáticas actuales de cada especie (Fitzpatrick & Turelli, 2006).

Cada nodo provee un promedio de sobreposición entre especies después de un cierto tiempo de especiación. Se calcula el promedio anidado, siendo i separada por el clado C_1 y C_2 , donde se cuantifica el promedio de sobreposición en el nodo i .

$$O_i = \sum_{j \in C_1} \sum_{k \in C_2} \binom{n_{jk}-1}{2}$$

El doble de la suma es para todas las especies en los dos clados O_i y denota la sobreposición entre especies j y k y n_{jk} es el número de nodos que separan dos especies en un árbol (Fitzpatrick&Turelli 2006). Este análisis se realizó en el R con el paquete *phyloclim* (CoreTeam, 2011)

2.3 Grado de Sobreposición de nicho actual

El conservatismo de nicho sugiere que taxa relacionadas con mayor cercanía deberían presentar mayor sobreposición de sus nichos (Warren y col., 2008, Broennimann y col., 2012). Así, por medio de un análisis de componentes principales de las variables climáticas pertenecientes a cada ocurrencia se calcula la sobreposición de nicho entre pares de especies



con una prueba de aleatoriedad bajo el estadístico Schoener's D. Este proceso se repitió 1000 veces (Warren y col., 2008).

La medida Schoener's D permite comparar directamente el grado de sobreposición de nicho o grado de similitud de nicho, donde:

$$D(p_x, p_y) = 1 - \frac{1}{2} \sum |p_{x,i} - p_{y,i}|$$

La cuantificación de la equivalencia de nicho se representa por un valor D que va de 0 a 1. El valor cero corresponde a una nula sobreposición y el valor uno corresponde a una total similitud de nichos (Broenninmann y col., 2012, Warren y col., 2008). La prueba de equivalencia muestra la tendencia que tienen especies relacionadas filogenéticamente a ocupar nichos ambientales similares, pero rara vez idénticos (Warren y col., 2008). Esta prueba funciona bajo la hipótesis nula que una especie puede predecir el nicho ambiental de una especie hermana mejor que lo esperado por el azar. Al rechazar la hipótesis nula, se dice que los nichos no son idénticos y tienen un cierto grado de sobreposición.

La prueba de equivalencia se realizó al interior de subgéneros y entre subgéneros con el paquete Ade4 de R (Warren y col., 2008)

2.4 Determinación de las relaciones entre superposición de tolerancias climáticas y tiempos de divergencias en *Nothofagus*

Una vez determinado el grado de superposición de nicho entre las especie de *Nothofagus*, se calculó el grado de sobreposición de nicho de los nodos internos de la filogenia a través de una regresión lineal simple entre tiempo de divergencia y éstos (Warren y col., 2008, Fitzpatrick & Turelli, 2006). De acuerdo al principio de conservatismo de nicho, esta relación

debiese ser significativa y positiva (los linajes más cercanos se sobreponen más). Dado que la relación no es independiente, se evaluó si la sobreposición climática no difiere de una relación obtenida a partir de una distribución nula. Para esto se realizó un test de Monte Carlo con un remuestreo de 1000 veces la relación divergencia y superposición.

2.5 Modo de Evolución de las tolerancias climáticas actuales

Se evaluó la señal filogenética de tolerancias climáticas de precipitación y temperatura bajo dos análisis. El primero incluye la evaluación del parámetro lambda que mide la inercia filogenética definida como la tendencia que tienen las especies a retener requerimientos ancestrales y mientras más cercanas, mayor es la tendencia a parecerse (Blomberg & Garland, 2002, Diniz-Filho, 2012)

El segundo análisis, llamado pGLS (*phylogenetic generalized least squares*), ajusta en la filogenia los modelos de evolución posibles que han alcanzado las tolerancias ambientales, pudiendo ser un patrón Browniano, o OU para conservatismo de nicho, o bien, *White Noise* como hipótesis nula (Hawkins y col., 2014, Blomberg y col., 2003). El modelo browniano señala que los rasgos han evolucionado bajo una tasa de evolución constante y gradual (modelo suficiente para probar el conservatismo de nicho) (Hawkins y col., 2014). El modelo OU describe si la evolución ha sido restringida ya sea por estasis o por selección estabilizadora y el modelo *White Noise* corresponde a modelos de variación al azar en el cuál la similitud de las especies son independientes de sus relaciones filogenéticas (Hawkins y col., 2014). Finalmente, a través del criterio de información de Akaike ponderado (WAIC) se evaluó qué modelo obtenido por pGLS tiene el mejor ajuste y es el más probable (Hawkins y col., 2014). Esta prueba se realiza con el paquete GEIGER en R (Harmon y col., 2008)

Capítulo 3. RESULTADOS

3.1 Nicho climático actual

De las 19 variables climáticas que provee Worldclim (Hijmans y col., 2005) se han establecido 10 variables climáticas consideradas de importancia para caracterizar el nicho climático del género *Nothofagus*. De acuerdo al análisis de componentes principales, la matriz de *valores propios* indica que los cinco primeros componentes explican el 99,5% de la varianza total de la distribución del nicho climático del género. Los dos primeros componentes explican 89,9% de la varianza total (tabla 2).

Tabla 2 Matriz de Eigenvalue

Componentes Principales	Eigenvalue	% Total varianza	Eigenvalue Acumulativo	Acumulativo %
CP 1	49	48,9	4,9	48,9
CP2	4,1	41,0	9,0	89,9
CP3	0,7	6,6	9,6	96,4
CP4	0,2	1,9	9,8	98,3
CP5	0,1	1,3	10,0	99,6
CP6	0,0	0,3	10,0	99,8
CP7	0,0	0,1	10,0	99,9
CP8	0,0	0,0	10,0	100,0
CP9	0,0	0,0	10,0	100,0
CP10	0,0	0,0	10,0	100,0

El componente principal 1 se asocia a variables de Precipitación, destacando la precipitación anual (PA, Bio12) con un peso de -0,96; le sigue la precipitación de la estación más seca

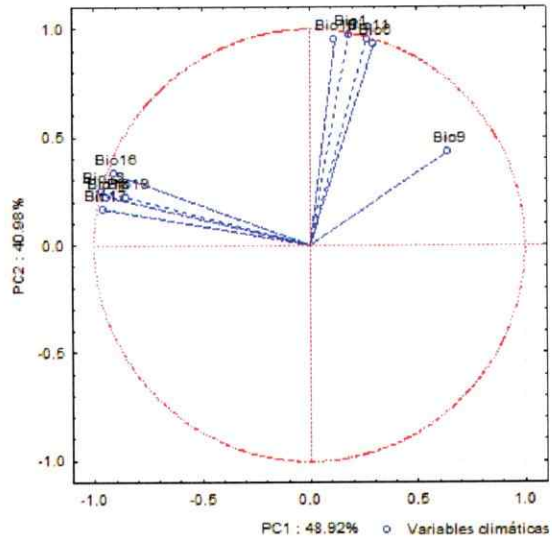
(PEMS, Bio17) con un -0,95 y en tercer lugar la precipitación del mes más cálido (PEMC, Bio18) con un -0,93 (Tabla 3 & Fig.3).

El segundo componente principal se asocia principalmente a la temperatura y explica un 40,9% de la varianza total. Los tres mayores aporte a esta combinación lineal son; temperatura media anual (TMA) (Bio1) con 0,97, la temperatura media de la estación más fría (TmeMF, Bio11) y en tercer lugar la temperatura media de la estación más cálida (TmeMC, Bio 10) (Tabla 3 & Fig.2).

Tabla 3 Matriz de peso factorial de cada variable

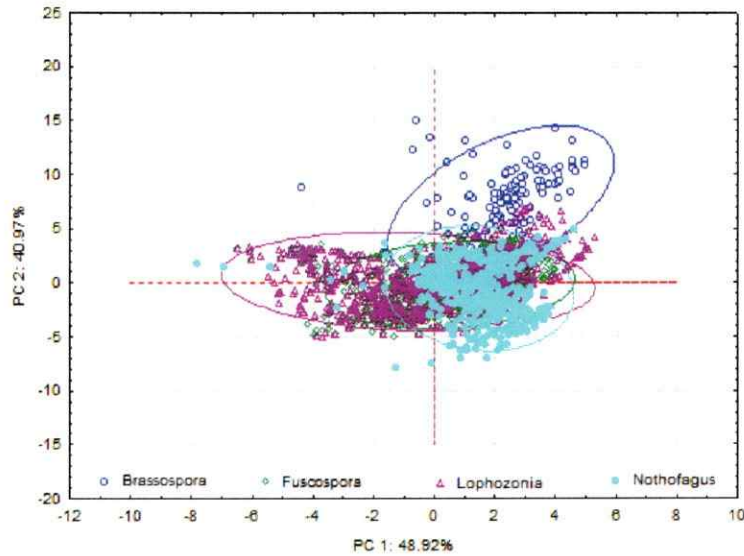
	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5
Bio1	0,19	0,97	0,13	0,00	0,05
Bio6	0,30	0,93	0,03	-0,06	-0,19
Bio9	0,64	0,43	-0,59	0,24	0,02
Bio10	0,12	0,95	0,15	-0,01	0,26
Bio11	0,27	0,95	0,07	-0,04	-0,12
Bio12	-0,96	0,25	-0,04	0,07	-0,04
Bio16	-0,91	0,33	-0,19	-0,15	0,00
Bio17	-0,96	0,17	0,11	0,19	-0,03
Bio18	-0,94	0,22	0,18	0,17	-0,01
Bio19	-0,85	0,22	-0,43	-0,17	0,04

Figura 2 Distribución de variables climáticas en el nicho climático



La distribución actual de *Nothofagus* en el nicho climático muestra la sobreposición de los 4 subgéneros (*Brassospora*, *Fuscospora*, *Lophozonia* y *Nothofagus*) en el componente principal 1, sin embargo, el subgénero *Brassospora* se diferencia del resto de los subgéneros por mayores valores de precipitación y temperatura (Fig.3). Los subgéneros con mayor sobreposición en el espacio climático son *Lophozonia* y *Fuscospora* (Fig.3).

Figura 3: Nicho climático del género *Nothofagus*. Los dos primeros componentes explican el 89,9 % de la varianza total. Círculos azules corresponden a especies del subgénero *Brassospora*. Diamantes verdes corresponden a especies del subgénero *Fuscospora*; Triángulos rojos a *Lophozonia* y círculos celestes a *Nothofagus*.



De acuerdo al ACP las principales variables climáticas que integran el nicho climático son: precipitación anual (PA), precipitación media de la estación más seca (PEMS), precipitación media de la estación más cálida (PEMC), temperatura media anual (TAM), temperatura media de la estación más fría (TmeMF) y temperatura media de la estación más cálida (TmeMC).

Brassospora posee los montos más altos de precipitación anual con 2.393,5 mm de promedio (rango 1.987-3.062 mm). El subgénero *Lophozonia* posee el menor promedio ponderado de precipitaciones anuales con 1.373,3 mm (rango de 987 – 1.537 mm), siendo el subgénero con tolerancia mayor a las bajas precipitaciones. Por último, *Nothofagus* tiene un promedio de

precipitación medio anual muy similar a *Lophozonia* de 1.435,8 mm (rango 637 – 1.787 mm) (Fig.4).

Con respecto a la precipitación media de la estación más seca (PEMS) todos los subgéneros tienen requerimientos diferentes. Claramente hay dos grupos, *Brassospora* y *Fuscospora* con promedios muy parecidos entre sí. El primer subgénero presenta 396 mm de promedio (rango 127-427 mm) y *Fuscospora* 313 mm de promedio (252 mm para percentil 20 y 477 mm para percentil 80). El segundo grupo es *Lophozonia* y *Nothofagus* con promedios de PEMS más bajos, *Lophozonia* presenta 163 mm de promedio (rango 52 – 152 mm) y *Nothofagus* tiene un promedio un poco mayor que el subgénero anterior de 212 mm (rango 52 – 252 mm). Según los promedios de PEMS, el subgénero *Lophozonia* es el que presenta mayor resistencia a la sequía, con el promedio más bajo. (Fig.5)

De manera general, el promedio de PA actual para el género es de 1.737,6 mm.

Figura 4 Rangos de precipitación anual para los subgéneros del género *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho de cada subgénero a partir del promedio de cada una de las especies. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual de cada subgénero, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

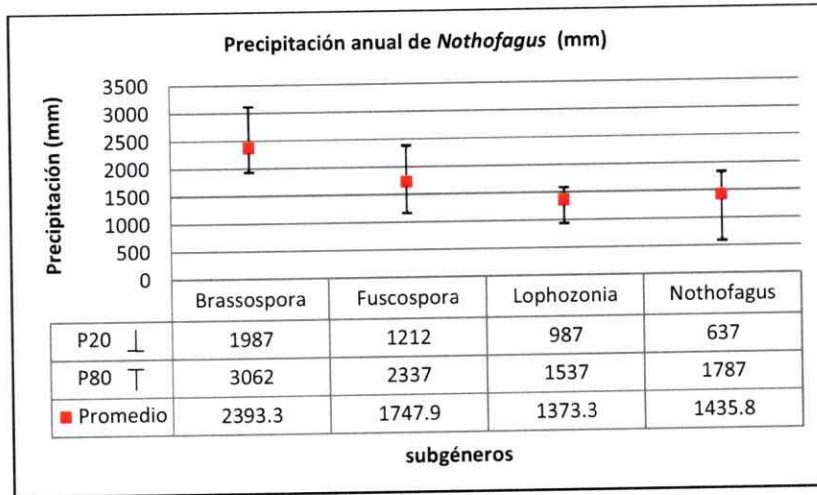
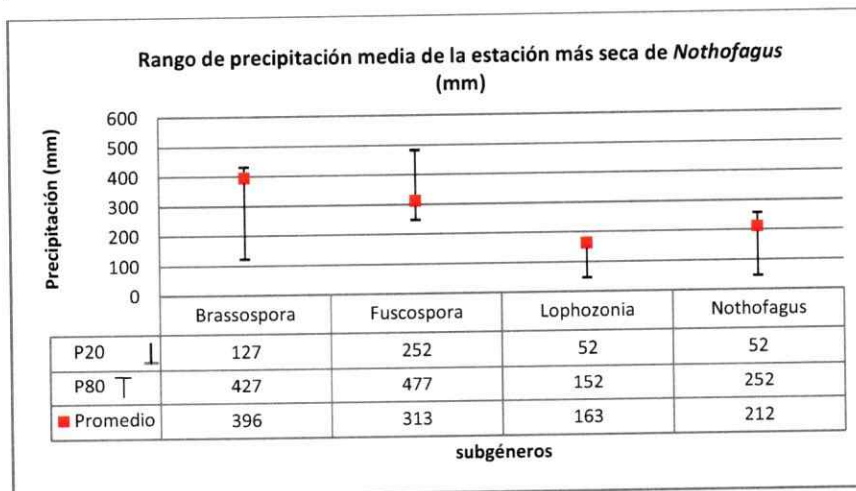


Figura 5 Rangos de precipitación media de la estación más seca para los subgéneros del género *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada subgénero a partir del promedio de cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de precipitación media de la estación más seca, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

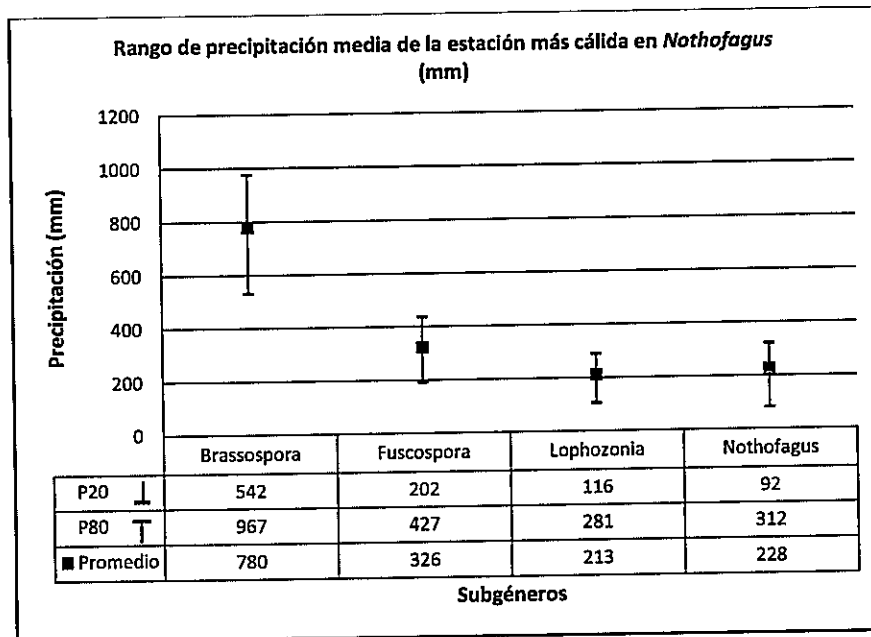


En relación a la Precipitación media de la estación más cálida, *Brassospora* tiene un promedio de 780 mm (rango 542 – 967 mm) muy superior a los subgéneros restantes. Muy por debajo, *Fuscospora* presenta un promedio ponderado de 326 mm (rango de 202-427 mm) y más cercanos entre sí se encuentran *Nothofagus* y *Lophozonia* con promedios de 228 mm (116 - 281 mm) y 213 mm (rango de 92 – 312 mm), respectivamente (Fig. 6).

De manera general, se observa que el subgénero que tiene mayor resistencia a la sequía, es *Lophozonia* con especies presentes en la zona central de Chile, Australia y Nueva Zelanda.

De manera general, *Brassospora* es el subgénero con mayor diferencia de requerimientos climáticos dentro del género *Nothofagus*, en cambio, entre los tres subgéneros el requerimiento promedio de TMA es parecido (Fig.7). El promedio de TMA para *Fuscospora* y *Lophozonia* es bastante parecido, con 9,9 °C (rango 8,5 -11,7°C) y 11°C (8,5 – 12,7°C), respectivamente, sólo con 0,9 °C de diferencia y ambos poseen especies presentes en Sudamérica, Nueva Zelanda y Australia. *Brassospora* es el subgénero que presenta el promedio más alto con 18,1 °C (rango 14,3 – 22,3 °C) y *Nothofagus* posee el promedio más bajo de 7,7°C (rango de 5,4 – 9,8°C).

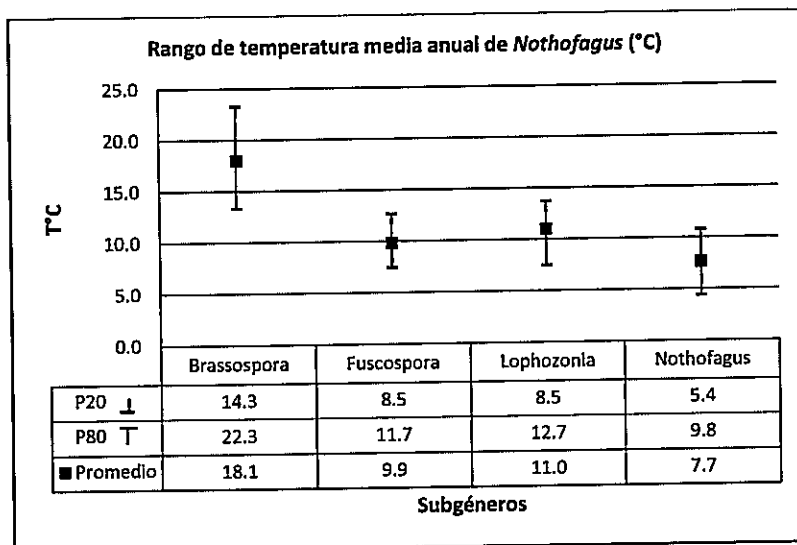
Figura 6 Rangos de precipitación media de la estación más cálida para los subgéneros del género *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada subgénero a partir del promedio ponderado de cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de precipitación media de la estación más cálida, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.



El subgénero que tiene el promedio más alto en la temperatura media de la estación más fría (TmeMF) es *Brassospora* con 15,9°C (rango de 12,3 a 20,1°C). De manera opuesta *Nothofagus* presenta un promedio muy menor en relación a los demás de 3,1°C (rango de 0,9°a 5,6°C). *Fuscospora* y *Lophozonia* poseen promedios de 5,4°C y 6,2°C, respectivamente. El subgénero *Nothofagus* es el clado con la tolerancia climática más fría (Fig. 8).

De esta manera se puede establecer según los promedios para cada subgénero, que el promedio actual de TMA para el género *Nothofagus* es de 11,7°C

Figura 7 Rangos de temperatura media anual para los subgéneros del género *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada subgénero, a partir del promedio ponderado de cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.



En relación a la TmeMC, al igual que en todas las demás variables climáticas el subgénero *Brassospora* es el que presenta mayores valores con un promedio de 20°C (rango 12,3 – 20,1°C). Siguiendo la tendencia climática reconocida hasta el momento en el género, el subgénero con menor promedio es *Nothofagus*, que presenta un promedio de 12°C (9,5 – 13,9 °C) para la estación más cálida. El segundo subgénero que tiene un mayor requerimiento climático es *Lophozonia* con 15,9°C (rango 13,7- 18°C) y luego viene *Fuscospora* con un promedio de 14,3°C (rango 13,2 – 15,9°C) (Fig.14).

Figura 8 Rangos de temperatura media de la estación más fría para los subgéneros del género *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada subgénero, a partir del promedio ponderado de cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media de la estación más fría, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

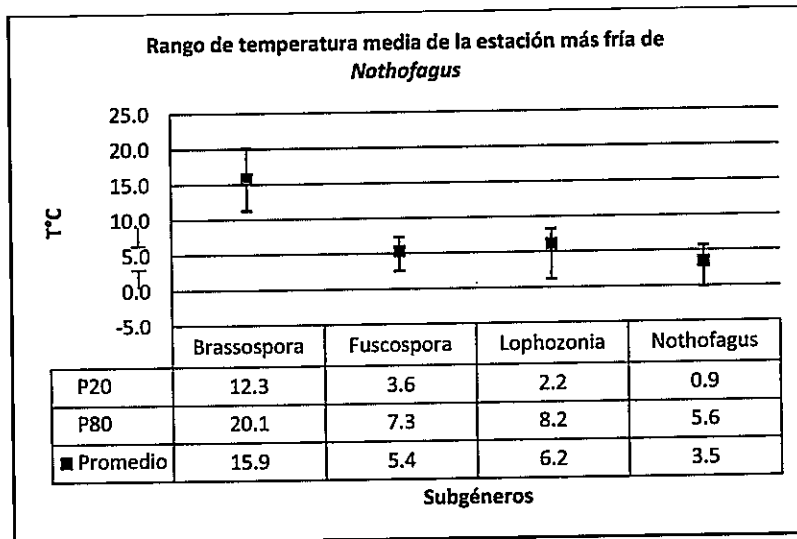
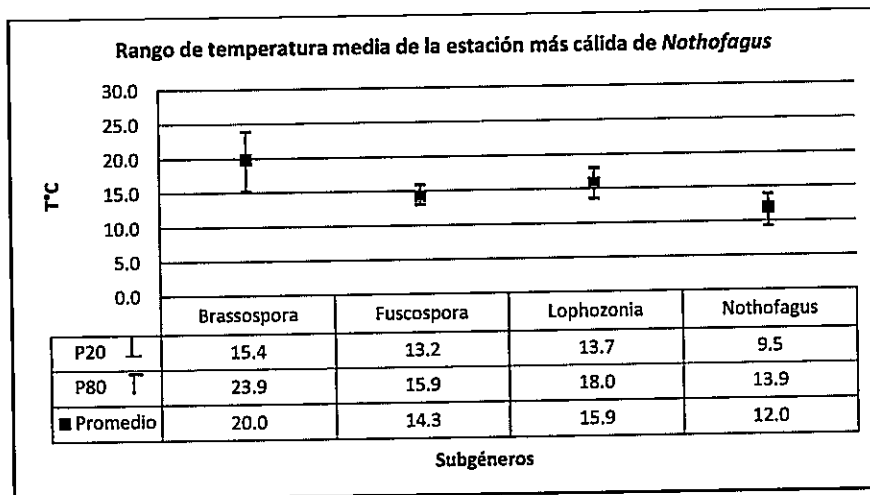


Figura 9 Rangos de temperatura media de la estación más cálida para los subgéneros del género *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada subgénero, a partir del promedio ponderado de cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media de la estación más cálida, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.



De manera general, los rangos del nicho climático actual del género *Nothofagus* para la PA van desde 1.373,3 mm hasta los 2.393,3 mm, para la PEMS el rango es de 163 mm – 396 mm y para la PEMC la tolerancia menor del género es de 213 mm y 780 mm. El subgénero que presenta los requerimientos más bajos de precipitación son *Lophozonia* y *Brassospora* es el subgénero que presenta los mayores montos de precipitación.

El rango de tolerancia climática para el género en relación a la TMA es de 7,7°C hasta 18,1°C, las tolerancias del género para la TmeMF son de 3,5°C a 15,9°C y finalmente el rango climático promedio para TmeMC va de 12°C a los 20°C. El subgénero que presenta los requerimientos menores de temperatura es *Nothofagus*, y *Brassospora*, obviamente por su distribución geográfica actual, es el subgénero que presenta las tolerancias de temperatura más altas, haciendo que el rango climático de la totalidad del género sea más amplio.

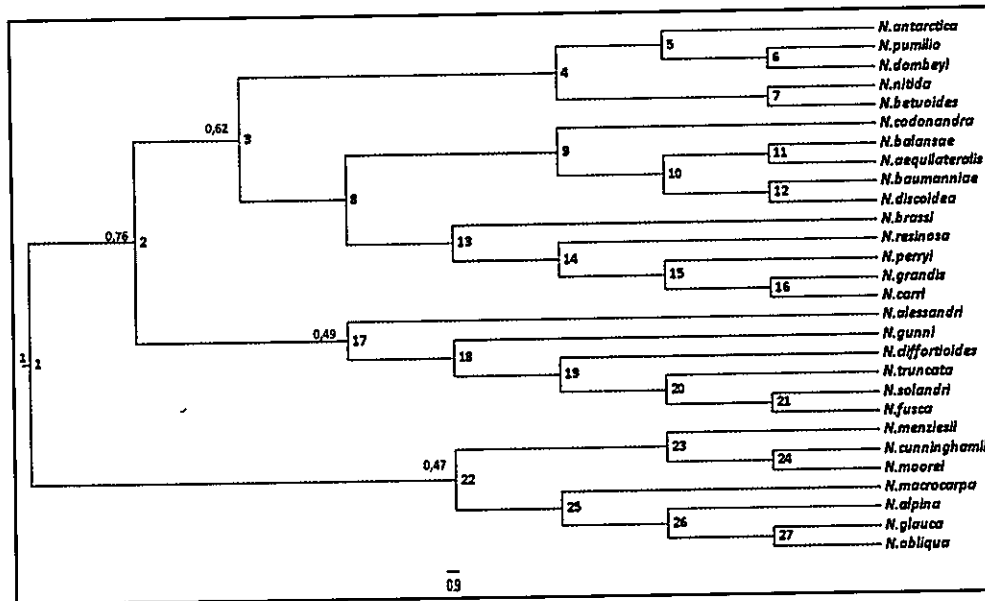
Los rangos climáticos específicos para cada especie al interior de los subgéneros se encuentran en el Anexo 4.

3.2 Nicho climático ancestral del género *Nothofagus*

3.2.1 Filogenia del género *Nothofagus*

La topología del árbol filogenético resultante no es igual al árbol filogenético realizado por Sauquet y col., (2012), donde se han utilizado 5 evidencias moleculares (*atpB*, *rbcl*, *atpB-rbcl*, *trnL* intron *trnL-trnF*, ITS). Nuestra reconstrucción filogenética realizada con el gen (*rbcl*) señala a *N. macrocarpa* como una especie distinta de *N. obliqua*, confirmando lo propuesto por (Vásquez y Rodríguez, 1999). Las principales relaciones filogenéticas entre los subgéneros se mantienen constantes. El clado *Lophozonia* está en la posición basal dando origen a *Nothofagus* y *Brassospora*. *Fuscospora* está separado de *Nothofagus* y *Brassospora*, pero dentro de un clado mayor (Fig. 10).

Figura 10 Árbol filogenético reconstruido y utilizado para la estimación de las tolerancias climáticas actuales y ancestrales. Los números a la izquierda del nodo corresponden a la identificación de los nodos internos y los números sobre los clados corresponden a “posterior probabilities” obtenida de la reconstrucción del árbol a través de Inferencia Bayesiana.



3.2.2 Tolerancias climáticas ancestrales

Las tolerancias climáticas ancestrales se calcularon a partir de los nodos internos del árbol filogenético (Fig. 10) y de los modelos de distribución actual de especies (Anexo 4).

La reconstrucción ancestral de las tolerancias en el género *Nothofagus* evidencian un rango de PA que va desde 1.239 mm (nodo 25) a 2.829, 3 mm (nodo 12) (Figura 11; Tabla 1, Anexo 5), la PEMC presenta un rango de 82,7mm (nodo 25) a 949,2 mmi (nodo 13) (Fig. 15; Tabla 2, Anexo 5) y la PEMS el rango está comprendido entre 71,4 mm (nodo 27) a 532,6 mm (nodo 12) (Fig. 16; Tabla 3, Anexo 5). La TAM ancestral para el género tiene un rango de 7,3 (nodo 7) a 20°C (nodo 10) (Fig. 12; Tabla 4, Anexo 5), la TmeMF va desde de 3,2°C (nodo 7) a 15,2°C

(nodo 12) (Fig.14; Tabla 4, Anexo 5) y finalmente la TmeMC de 11,6°C (nodo 7) a 23,3°C (nodo 10) (Fig.13; Tabla 5, Anexo 5).

El monto de PA ancestral más alto de género se registra para el Pleistoceno con 2.334,7 mm en el nodo 16 que da origen a *N. carrii* y *N. brassi* del clado *Brassospora*, en contraposición el monto promedio de PA más bajo es del Oligoceno (nodos 4, 8, 18, 23, 25) (Tabla 4). En relación al promedio ancestral de PEMC, el promedio más bajo es del Cretácico donde se produce el origen de *Nothofagus* con 373,7 mm (Tabla 4). Por otro lado el monto más bajo de PEMS se produce en Oligoceno con 202,8 mm y el más alto en Pleistoceno con 326,3 mm (Tabla 4). En relación a la temperatura media anual (TMA), los valores más altos se registran en el Pleistoceno con 15,3°C y el valor más bajo se produce en el Oligoceno con 9,9°C (Tabla 4), para la tolerancia climática de la temperatura más fría (TmeMF) los valores más altos se registran en el Pleistoceno (13,4 °C) y los valores más bajos también se registran en el Oligoceno con una temperatura de 6,4°C (Tabla 4). Para la Temperatura media de la estación más cálida los valores más altos se registran en el Pleistoceno con 18,6°C y el valor más bajo es el actual de 15,5 °C (Tabla 4).

Tabla 4 Rango de tolerancias climáticas ancestrales por período geológico para el género *Nothofagus*. Se presenta el número del nodo interno () y luego la tolerancia climática estimada correspondiente a ese nodo. Las siglas de las variables climáticas son; PA: Precipitación Anual; PEMC: Precipitación media de la estación más cálida, PEMS: Precipitación de la estación más cálida, TMA: Temperatura media anual, TmeMF: Temperatura media de la estación más fría, TmeMC: Temperatura media de la estación más cálida.

Períodos geológicos (Nodos)	Promedio PA (mm)	Promedio PEMC (mm)	Promedio PEMS (mm)	Promedio TMA (°C)	Promedio TmeMF (°C)	Promedio TmeMC (°C)
Cretácico (1)	1.740	373,7	254,4	12,4	8,3	16,1
Paleoceno (2)	1.787	426,4	277,7	12,9	9,1	16,4
Eoceno (3-17-22)	(22) 1.534,9 - (17) 2.532,9	(22) 286 - (17) 650	(55) 82,7 - (17) 949,2	(22) 10,9 - (17) 13,8	(22) 7 - (17) 11,4	(22) 15,4 - (3) 16,4
Oligoceno (4-8-18 - 23-25)	(25) 1.239 (8) 2.170	(25) 129 - (8) 645	(25) 105,7 - (8) 373,4	(4) 10 - (8) 16	(4) 5,8 - (8) 13	(4) 14 - (8) 18,9
Mioceno (5-6-7-9-10-11 - 12-13 - 14 - 15 - 19- 20- 21-24- 26-27)	(27) 1253,7 - (12) 2.829,2	(27) 82,7 - (12) 949,2	(27) 71,4 (12) 532,6	(7) 7,3 - (10) 20	(7) 3,2 - (12) 15,2	(7) 11,6 - (15) 19,4
Pleistoceno (16)	2334,7	622	326,3	15,3	13,4	18,6
Actual	1.737,6	386,8	271	11,7	7,8	15,5

Figura 11 Estimación ancestral de Precipitación media anual para el género *Nothofagus*. Las especies son; N.obl: *N.obliqua*, N.gla: *N.glauca*, N.alp: *N.alpina*, N.mac: *N.macrocarpa*, N.moo: *N.moorei*, N.men: *N.mensiezii*, N.cun: *N.cunninghamii*, N.fus: *N.fusca*, N.sol: *N.solandri*, N.tru: *N.truncata*, N.cli: *N.cliffortioides*, N.gun: *N.gunni*, N.ale: *N.alessandrii*, N.car: *N.carri*, N.gra: *N.grandis*, N.per: *N.perryi*, N.res: *N.resinosa*, N.bra: *N.brassi*, N.dis: *N. discoidea*, N.bau: *N.baumanniae*, N.aeq: *N.aequilateralis*, N.bal: *N.balansae*, N.cod: *N.codonandra*. N.bet: *N.betuloides*, N.nit: *N.nitida*, N.dom: *N. dombeyi*, N.pum: *N.pumilio*, N.ant: *N.antarctica*.

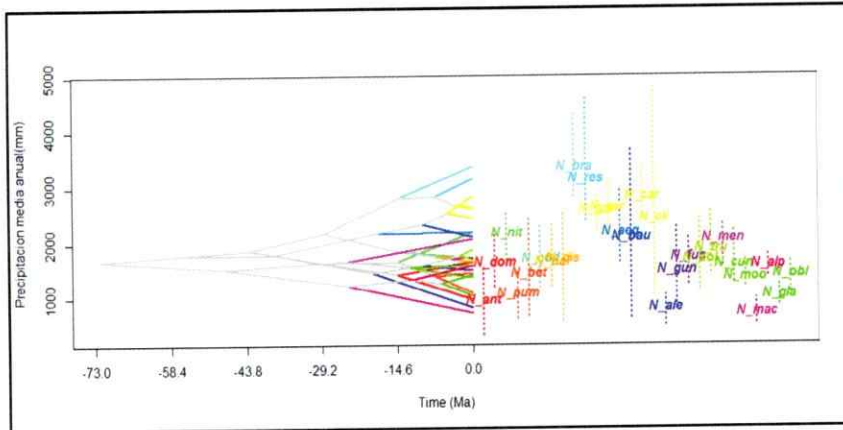


Figura 12 Estimación ancestral de Temperatura media anual para el género *Nothofagus*. Las especies son; N.obl: *N.obliqua*, N.gla: *N.glauca*, N.alp: *N.alpina*, N.mac: *N.macrocarpa*, N.moo: *N.moorei*, N.men: *N.mensiezii*, N.cun: *N.cunninghamii*, N.fus: *N.fusca*, N.sol: *N.solandri*, N.tru: *N.truncata*, N.cli: *N.cliffortioides*, N.gun: *N.gunni*, N.ale: *N.alessandrii*, N.car: *N.carri*, N.gra: *N.grandis*, N.per: *N.perryi*, N.res: *N.resinosa*, N.bra: *N.brassi*, N.dis: *N. discoidea*, N.bau: *N.baumanniae*, N.aeq: *N.aequilateralis*, N.bal: *N.balansae*, N.cod: *N.codonandra*. N.bet: *N.betuloides*, N.nit: *N.nitida*, N.dom: *N. dombeyi*, N.pum: *N.pumilio*, N.ant: *N.antarctica*.

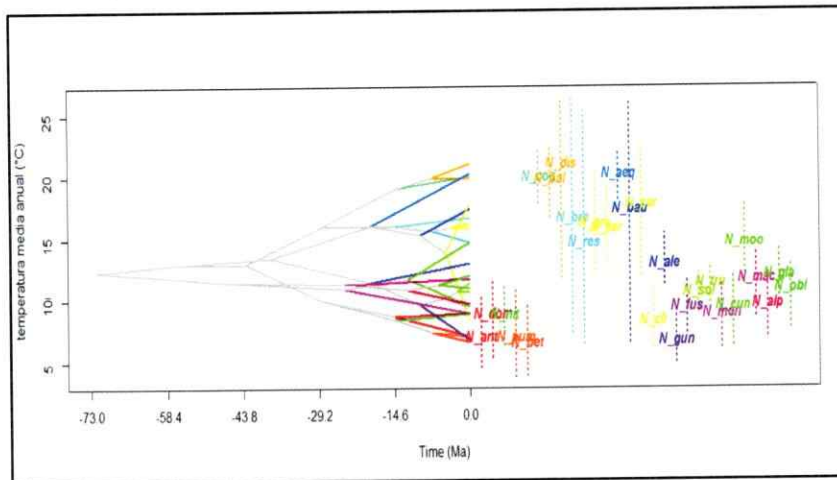


Figura 13 Estimación ancestral de Temperatura de la estación más cálida para el género *Nothofagus*. Las especies son; N.obl: *N.obliqua*, N.gla: *N.glauca*, N.alp: *N.alpina*, N.mac: *N.macrocarpa*, N.moo: *N.moorei*, N.men: *N.mensiezi*, N.cun: *N.cunninghamii*, N.fus: *N.fusca*, N.sol: *N.solandri*, N.tru: *N.truncata*, N.cli: *N.cliffortioides*, N.gun: *N.gunni*, N.ale: *N.alessandrii*, N.car: *N.carri*, N.gra: *N.grandis*, N.per: *N.perryi*, N.res: *N.resinosa*, N.bra: *N.brassi*, N.dis: *N.discoidea*, N.bau: *N.baumanniae*, N.aeq: *N.aequilateralis*, N.bal: *N.balansae*, N.cod: *N.codonandra*, N.bet: *N.betuloides*, N.nit: *N.nitida*, N.dom: *N.dombeyi*, N.pum: *N.pumilio*, N.ant: *N.antarctica*.

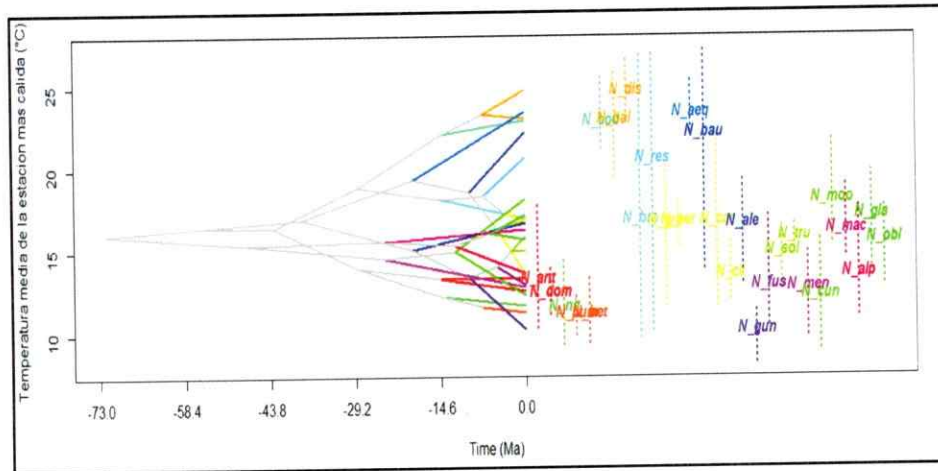


Figura 14 Estimación ancestral de Temperatura de la estación más fría para el género *Nothofagus*. Las especies son; N.obl: *N.obliqua*, N.gla: *N.glauca*, N.alp: *N.alpina*, N.mac: *N.macrocarpa*, N.moo: *N. moorei*, N.men: *N.mensiezii*, N.cun: *N.cunninghamii*, N.fus: *N.fusca*, N.sol: *N.solandri*, N.tru: *N.truncata*, N.cli: *N.cliffortioides*, N.gun: *N.gunni*, N.ale: *N.alessandrii*, N.car: *N.carri*, N.gra: *N.grandis*, N.per: *N.perryi*, N. res: *N.resinosa*, N.bra: *N.brassi*, N.dis: *N. discoidea*, N.bau: *N.baumanniae*, N.aeq: *N.aequilateralis*, N.bal: *N.balansae*, N. cod: *N.codonandra*. N.bet: *N.betuloides*, N.nit: *N.nitida*, N.dom: *N. dombeyi*, N.pum: *N.pumilio*, N.ant: *N.antarctica*.

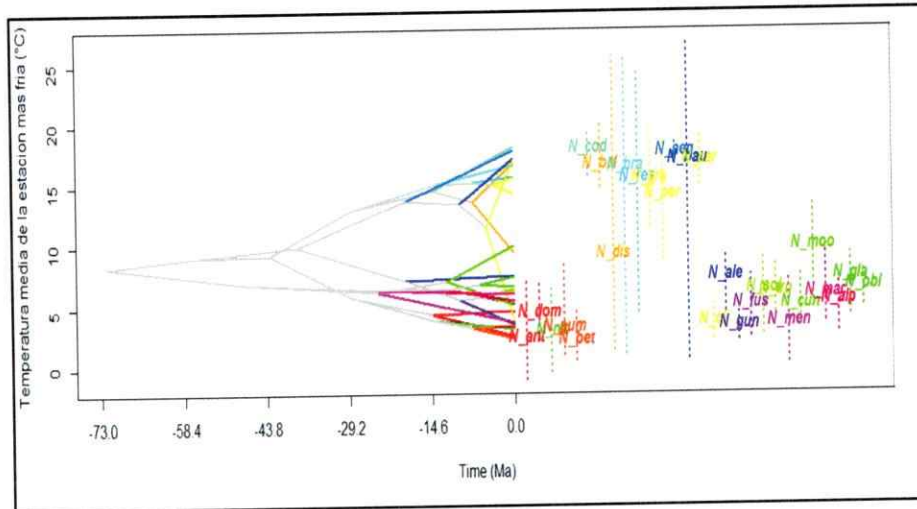


Figura 15 Estimación ancestral de la Precipitación estación más cálida para el género *Nothofagus*. Las especies son; N.obl: *N.obliqua*, N.gla: *N.glauca*, N.alp: *N.alpina*, N.mac: *N.macrocarpa*, N.moo: *N. moorei*, N.men: *N.mensiezii*, N.cun: *N.cunninghamii*, N.fus: *N.fusca*, N.sol: *N.solandri*, N.tru: *N.truncata*, N.cli: *N.cliffortioides*, N.gun: *N.gunni*, N.ale: *N.alessandrii*, N.car: *N.carri*, N.gra: *N.grandis*, N.per: *N.perryi*, N. res: *N.resinosa*, N.bra: *N.brassi*, N.dis: *N. discoidea*, N.bau: *N.baumanniae*, N.aeq: *N.aequilateralis*, N.bal: *N.balansae*, N. cod: *N.codonandra*, N.bet: *N.betuloides*, N.nit: *N.nitida*, N.dom: *N. dombeyi*, N.pum: *N.pumilio*, N.ant: *N.antarctica*.

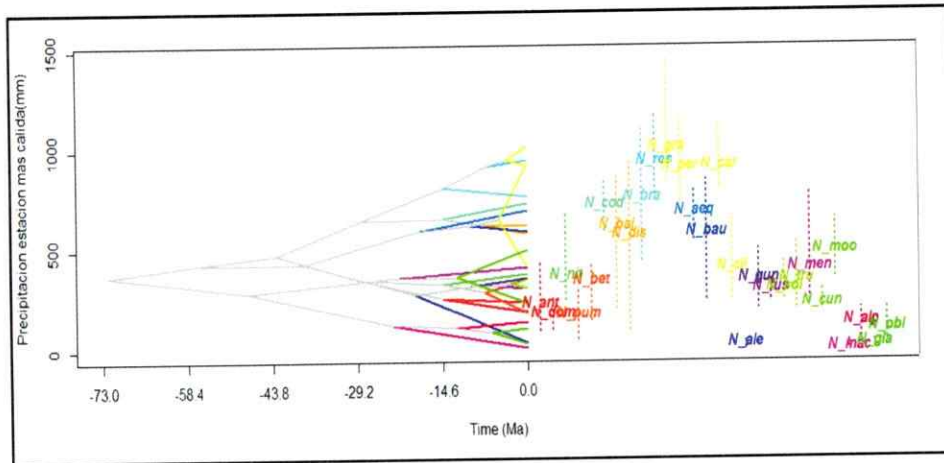
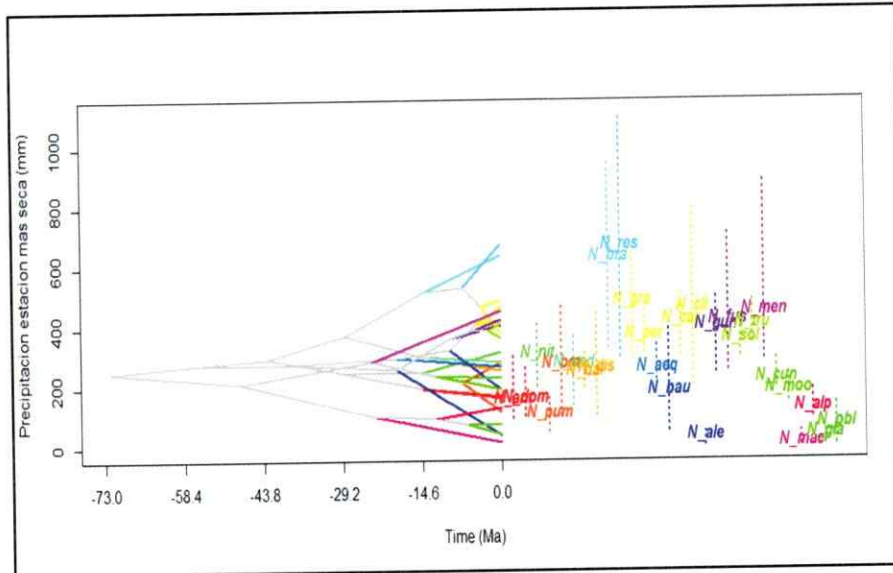


Figura 16 Estimación ancestral de la Precipitación estación más seca para el género Nothofagus Estimación ancestral de Temperatura de la estación más fría para el género Nothofagus. Las especies son; N.obl: *N.obliqua*, N.gla: *N.glauca*, N.alp: *N.alpina*, N.mac: *N.macrocarpa*, N.moo: *N. moorei*, N.men: *N.mensiezii*, N.cun: *N.cunninghamii*, N.fus: *N.fusca*, N.sol: *N.solandri*, N.tru: *N.truncata*, N.cli: *N.cliffortioides*, N.gun: *N.gunni*, N.ale: *N.alessandrii*, N.car: *N.carri*, N.gra: *N.grandis*, N.per: *N.perryi*, N. res: *N.resinosa*, N.bra: *N.brassi*, N.dis: *N. discoidea*, N.bau: *N.baumanniae*, N.aeq: *N.aequilateralis*, N.bal: *N.balansae*, N. cod: *N.codonandra*. N.bet: *N.betuloides*, N.nit: *N.nitida*, N.dom: *N. dombeyi*, N.pum: *N.pumilio*, N.ant: *N.antarctica*.



A continuación se presenta el grado de sobreposición de nicho actual al interior de cada subgénero y luego entre los subgéneros.

3. 3. Sobreposición de nicho climático actual

3.3.1 Sobreposición de nicho climático al interior de cada subgénero

Brassospora

El promedio de equivalencia climática entre las especies del subgénero *Brassospora* es de 0,22 (SD=0,18) demostrando que no hay importantes semejanzas climáticas en los nichos al interior del género. Sin embargo, hay mayor semejanza dentro de cada región geográfica en la distribución del subgénero. En Papua Nueva Guinea las similitudes de nicho alcanzan 0,392(D), *Nothofagus carri* y *Nothofagus grandis* poseen la mayor similitud dentro del género y del subgénero con 0,702 de equivalencia. En Nueva Caledonia tampoco existe una gran equivalencia de los nichos climáticos y su grado de sobreposición es de 0,211 (SD=0,178). Las especies que tienen una mayor sobreposición son *N. codonandra* con *N. aequilateralis* con 0,474 (D Tabla 5).

Fuscospora

En el subgénero *Fuscospora* la sobreposición de nicho alcanza el D= 0,211 (SD=0,198). La especie que no posee sobreposición de nicho climático con ninguna de las demás especies del subgénero es *Nothofagus alessandrii*. Por otro lado, el mayor grado de equivalencia de nicho es entre la especie australiana *Nothofagus fusca* y la especie neozolandesa *N. cliffortioides* con un grado de sobreposición de nicho de 0,476 (Tabla 6).

Tabla 5 Prueba de Equivalencia para *Brassospora*. Demuestra el grado de sobreposición del nicho climático al interior del subgénero tropical. Las especies al interior del subgénero son: N.car: *N.carri*, N.gra: *N.grandis*, N.per: *N.perryi*, N.res: *N.resinosa*, N.bra: *N.brassi*, N.dis: *N. discoidea*, N.bau: *N.baumanniae*, N.aeq: *N.aequilateralis*, N.bal: *N.balansae*, N.cod: *N.codonandra*.

	BRASSOSPORA									
	Papua Nueva Guinea					Nueva Caledonia				
	N. carri	N. gran	N. perryi	N. resi	N. brassi	N. aeq	N. bal	N. bau	N. dis	N. cod
N. carri	1	0.702*	0.307*	0.414*	0.107*	0.059*	0.179*	0.107*	0.376*	0.124*
N. grandis		1	0.439*	0.459*	0.58*	0.15*	0.0196*	0.083*	0.424*	0.083*
N. perryi			1	0.127*	0.307*	0.147*	0.247*	0.207*	0.182*	0.144*
N. resi				1	0.458*	0.03*	0.037*	0.014*	0.407*	0.144*
N. brassi					1	0.093*	0.086*	0.0196*	0.366*	0.046*
N. aeq						1	0.461*	0.117*	0.053*	0.474*
N. bal							1	0.295*	0.081*	0.0396*
N. bau								1	0.027*	0.411*
N. dis									1	0.041*
N. cod										1

Tabla 6 Prueba de Equivalencia para *Fuscospora*. Demuestra el grado de sobreposición del nicho climático al interior del subgénero templado.

	FUSCOSPORA						
	sud	aus	Nueva Zelanda				
	N.alessandrii	N. gunni	N. cliffortioides	N. truncata	N. fusca	N. solandri	
N.alessandrii	1	0.006*	0.001*	0*	0.001*	0.007*	
N. gunni		1	0.472*	0.059*	0.238*	0.167*	
N. cliffortioides			1	0.154*	0.475*	0.264*	
N. truncata				1	0.394*	0.467*	
N. fusca					1	0.461*	
N. solandri						1	



Lophozonia

La equivalencia de nichos climáticos en el subgénero *Lophozonia* es levemente mayor que al interior de los otros subgéneros ($x=0,278$, $SD=0,174$). La mayor equivalencia de nicho es entre especies sudamericanas como *N. obliqua* y *N. alpina* con un grado de equivalencia climática de 0,509. Y aún más alta es la equivalencia entre *N. alpina*, presente en Chile con *Nothofagus cunninghamii* presente en Tasmania, presentando 0,623 de sobreposición (Tabla 7).

Tabla 7 Prueba de equivalencia para *Lophozonia*. Demuestra el grado de sobreposición de nicho climático al interior del subgénero.

	LOPHOZONIA						
	Sudamérica				TAS	AUS	NZ
	<i>N. alpina</i>	<i>N. glauca</i>	<i>N. obliqua</i>	<i>N. macrocarpa</i>	<i>N. cunninghamii</i>	<i>N. moorei</i>	<i>N. menziesii</i>
<i>N. alpina</i>	1	0.337*	0.509*	0.298*	0.623*	0.243*	0.059*
<i>N. glauca</i>		1	0.474*	0.314*	0.324*	0.318*	0.034*
<i>N. obliqua</i>			1	0.248*	0.568*	0.332*	0.099*
<i>N. macrocarpa</i>				1	0.209*	0.154*	0.018*
<i>N. cunninghamii</i>					1	0.261*	0.124*
<i>N. moorei</i>						1	0.036*
<i>N. menziesii</i>							1

Nothofagus

El subgénero *Nothofagus* presenta una gran equivalencia climática entre sus especies con un promedio de sobreposición de 0,52 (D) ($SD=0,098$). Destaca la equivalencia de nicho entre las especies caducifolias *N. antártica* y *N. pumilio* con un 0,616 (D) y entre *N. antártica* con la

especie siempre verde *N. betuloides*, con 0,62 (D). Este es el subgénero que mayor equivalencia de nichos posee el género *Nothofagus* en su conjunto (Tabla 8).

Tabla 8 Prueba de Equivalencia para *Nothofagus*. Demuestra el grado de sobreposición de nicho climático al interior del género.

	NOTHOFAGUS				
	N. dombeyi	N.pumilio	N.antarctica	N. betuloides	N. nitida
N. dombeyi	1	0.519*	0.5451*	0.353*	0.558*
N.pumilio		1	0.616*	0.539*	0.333*
N.antarctica			1	0.621*	0.558*
N. betuloides				1	0.403*
N. nitida					1

3.3.2 Sobreposición de nicho climático entre subgéneros

La prueba de equivalencia muestra que el mayor grado de sobreposición de nicho es entre *Fuscospora* y *Lophozonia* con un total de 0,44. En segundo lugar, el mayor parecido es entre *Nothofagus* y *Fuscospora* con un grado de sobreposición de 0,267 (Tabla 9). Los subgéneros *Lophozonia* y *Nothofagus* también tienen una leve sobreposición de nicho 0,228.

Por lo tanto, hay una pequeña semejanza de nicho entre *Fuscospora*, *Lophozonia* y *Nothofagus*.

Tabla 9 Grado de sobreposición de nicho climático entre subgéneros

$p < 0,05$,
 $p = 0.0189$

	Lopho	Fuaco	Notho	Brasso
Lophozonia	1	0.44*	0.228*	0.055*
Fuscospora		1	0.267*	0.068*
Nothofagus			1	0.06*
Brassospora				1

El grado de sobreposición entre todas las especies se encuentra en el Anexo 6.

3.4 Relación tiempo de divergencia y sobreposición de nicho

La correlación entre edad y sobreposición para todas las variables climáticas al interior del género muestra que actualmente existe una alta sobreposición en los rangos de los nodos internos de la filogenia. La variable climática que presenta un mayor grado de sobreposición es PA con aproximadamente 0,75. Las variables que tienen menor sobreposición de rangos son TMA y TmeMF (Fig.17).

Se observa también que los rangos geográficos de las especies actuales han cambiado claramente desde la divergencia del género, hace 72.1 Ma.

3.5 Modos de evolución de las tolerancias climáticas al interior del género

De acuerdo a los parámetros de lambda, todas las variables climáticas demuestran tener señal filogenética. Además, las variables TMA, PA, PEMS, PEMC poseen lambda igual a 1 lo que demuestra un modelo browniano de evolución (Tabla 9), corroborado por pGLS, 2LR BM-OU y "weightedsAICc" (WAIC). El primer parámetro demuestra que el modo browniano tiene

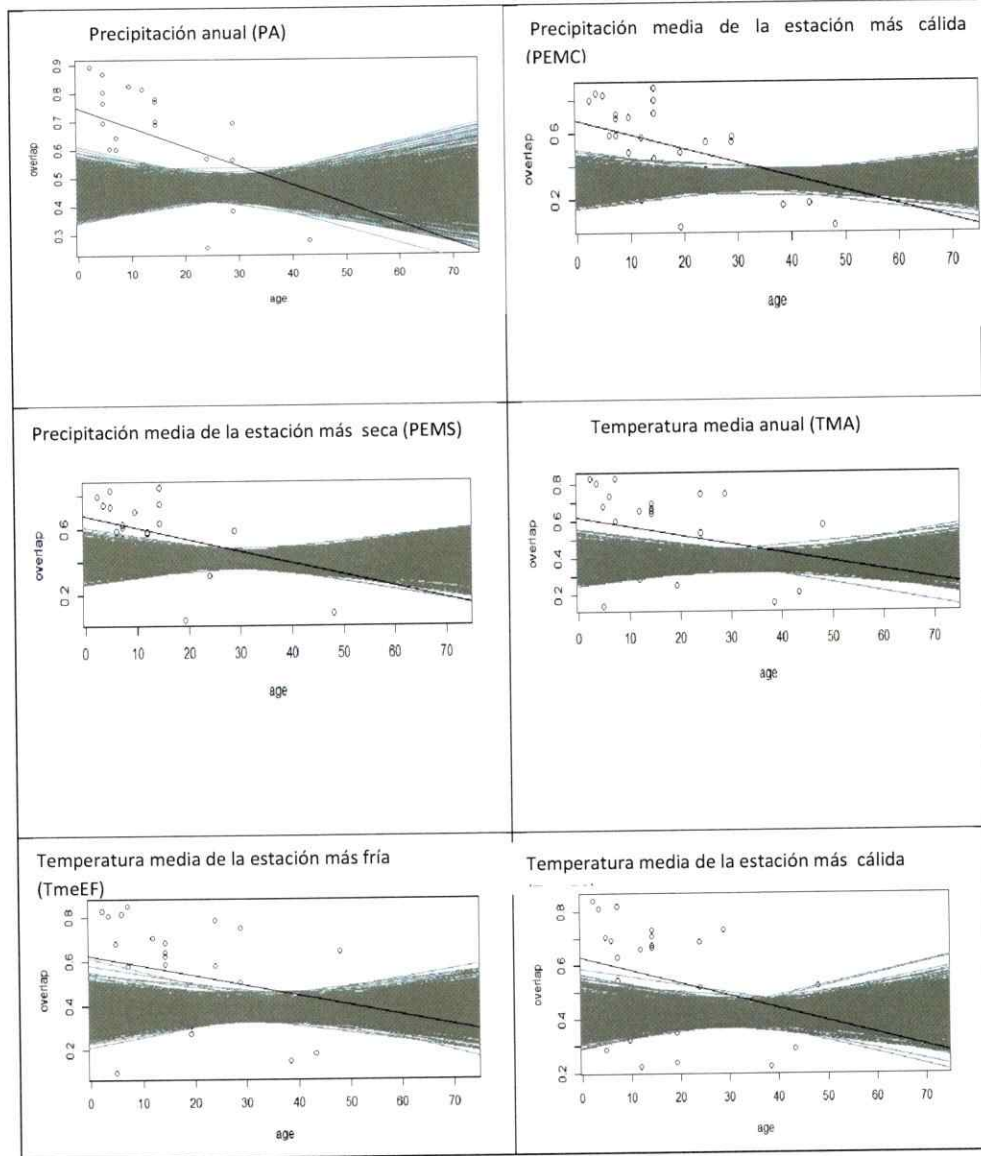
mayor probabilidad de predominar en la filogenia que el modo Ornstein-Uhlenbeck (OU) y el segundo parámetro corrobora la prevalencia del modo browniano en dichas variables climáticas.

Por otro lado, las variables TmeMF y TmeMC difieren del modo de evolución browniano, ya que lambda presenta valores de 0,98 para TmeMF y 0,73 para TmeMC. Además, según el parámetro p_{GLS} 2LR BM-OU, el modelo browniano en estas variables climáticas tiene baja probabilidad de expresión y con $W AIC$ más cercano a uno para el modo OU, se demuestra que estas variables han evolucionado bajo un modelo OU, donde el rasgo ha sido sometido a un proceso de selección estabilizadora (Tabla 10).

Tabla 10 Retención de señal filogenética, lambda, y modos de evolución para cada unas de las variables climáticas analizadas. Las siglas de las variables climáticas son; PA: Precipitación Anual; PEMC: Precipitación media de la estación más cálida, PEMS: Precipitación de la estación más cálida, TMA: Temperatura media anual, TmeMF: Temperatura media de la estación más fría, TmeMC: Temperatura media de la estación más cálida.

Variable	lambda	PGLS				W AIC		
		2LR _{BM-OU}	<i>p</i>	2LR _{OU-WN}	<i>p</i>	BM	OU	WN
TMA	1	5.68E-14	1.57E-11	45.44776	1.57E-11	0.78	0.22	0.00
TmeMF	0.980147	4.304616	0.0380091	31.91291	1.61E-08	0.29	0.71	0.00
TmeMC	0.736567	8.299675	0.0039652	6.799735	0.0091171	0.05	0.85	0.10
PA	1	5.68E-14	0.9999998	28.01644	1.20E-07	0.73	0.27	0.00
PEMS	1	0	1	24.37766	7.92E-07	0.73	0.27	0.00
PEMC	1	5.68E-14	0.9999998	45.44776	1.57E-11	0.78	0.22	0.00

Figura 17 Curvas de correlación de sobreposición de rango climático y edad



A continuación se discuten los resultados expuestos.

Capítulo 4. DISCUSIÓN

4.1 Nicho climático actual

La distribución actual de *Nothofagus* abarca latitudes templadas y tropicales con un amplio rango geográfico de especies vivientes (Read y col., 2010). Nuestras estimaciones de nicho realizado para la totalidad del género muestran que *Nothofagus* se desarrolla bajo condiciones elevadas de precipitaciones, con valores de PA entre 1.373,3 mm y los 2.393,3 mm (Fig. 4 y Fig.7) En particular, los subgéneros que habitan bosques lluviosos de las zonas templadas como *Lophozonia*, *Fuscospora* y *Nothofagus* (Sauquet y col., 2012, Zhan, 2011) presentan un amplio rango de precipitaciones con montos de 1.747,9 mm para *Fuscospora*, 1.435,8 mm para *Nothofagus* y 1.747,9 mm para *Lophozonia*, lo cuales coinciden con descripciones previas realizadas por Ogden y col., (1996). Los taxa del subgénero *Brassospora* presentan un nicho realizado de 2.393,3 mm de promedio para PA (Fig. 4), valores levemente inferiores para las especies de bosques montanos de Papua Guinea y Nueva Caledonia (Read & Hope, 1996).

En relación a la TMA, el género posee un rango de temperaturas medias que van desde 7,7°C hasta los 18,1°C (Fig.7), abarcando desde climas templados fríos (microtermales) (Ogden y col., 1996, Alberdi, 1987) a subtropicales, mesotermiales, estos últimos en regiones tropicales de Papua Nueva Guinea y Nueva Caledonia (Read y col., 2010). Los rangos de TMA para *Nothofagus* templados son 9,9°C para *Fuscospora*, 11°C para *Nothofagus* y 7,7°C para *Lophozonia*. El promedio de TMA en bosques tropicales con *Nothofagus* fue estimado en 18,1°, dos grados Celcius más que los estimados en estudios previos (Read & Hope, 1996).

Una de las mayores diferencias entre *Nothofagus* templados y tropicales es la diferencia existente entre los parámetros de temperaturas mínimas y máximas (Read y col., 2010; Read & Hope 1997), por ejemplo, nuestros resultado muestran que para TmeEF, *Brassospora* posee un rango de 12,3 a 20,1°C, en cambio, entre los subgéneros templados (*Fuscospora*, *Lophozonia* y *Nothofagus*) los rangos van de 0,9°C a 8,2°C. Lo mismo ocurre para la TmeEC, *Nothofagus* templados presentan un rango de 9,5 a 18 °C. En cambio *Brassospora* presenta tolerancias climáticas mucho más altas de 15,4 a 24°C.

Otra característica típica del nicho climático de *Nothofagus* observada y descrita también por Read & Hope (1997) y Read y col., (2010), es que las especies templadas del género (*Fuscospora*, *Lophozonia* y *Nothofagus*) tienen distribución estacional de lluvias invierno dominante y las especies tropicales de *Brassospora* tienen distribución estacional de lluvias verano dominante, con una pequeña estación “seca”. Esto quiere decir que para *Brassospora* la estación más cálida no es la estación más seca, como si lo es para los subgéneros *Fuscospora*, *Lophozonia* y *Nothofagus*.

4.2 Nicho climático ancestral

La evolución climática de *Nothofagus* está fuertemente influenciada por los cambios climáticos ocurridos desde finales del Cretácico (72 Ma.) y el Cenozoico completo. Según nuestras estimaciones ancestrales, la tolerancia climática para la fecha de divergencia del género (72.1 Ma.) es de 1.739, 5 mm de PA y de 12,4°C de TMA (Tabla 4). Los registros polínicos fósiles más antiguos se han encontrado en sedimentos de Antártica para el Campaniano (80 – 83 Ma.) y Maastrichtiano (70.6 – 65.5 Ma.) en Sudamérica (Dettman y col., 1990; Hill y Dettman, 1996, Romero, 1986, Tanai, 1986), coincidiendo con la fecha de

divergencia estimada. Otros estudios palinológicos en Patagonia Argentina, también, describen la aparición del registro fósil de polen de *Nothofagus* para el Cretácico superior (Archangelsky 1973, Archangelsky & Romero 1974, Romero, 1986) y según la estimación climática basada en hojas de margen dentado, realizada por Rees & Smellie (1989), el rango de temperatura anual en la Antártica era de 13° - 20°C, muy cercana a nuestra estimación de TMA de 12,4°C

Según los resultados de nuestro árbol filogenético, el nodo (2) desde el cual surgirán los subgéneros *Fuscospora*, *Brassospora* y *Nothofagus*, estima valores para PA y TMA de 1.786,7 mm y 12,9°C, respectivamente para el Paleoceno (Tabla 4; Anexo 5). Estos valores coinciden con las estimaciones realizadas mediante hojas fósiles de *Nothofagus* en el yacimiento Palacio Los Loros, donde se estima una temperatura anual de 12,2°C ± 2,8°C (Hinojosa y col., 2011) y 1.150 mm (+500/-350 mm), propuesto por Iglesias y col., 2007).

Posteriormente, la divergencia del clado *Lophozonia* (48 Ma.) (nodo 22, Fig. 10, Anexo 5), el surgimiento del clado *Fuscospora* (43,2 Ma.) (nodo 17, Fig. 10, Anexo) y el clado basal de *Brassospora* y *Nothofagus* (nodo 3, Fig. 10) se produjeron en el Eoceno inferior a medio (55 – 45 Ma.), donde las tolerancias ancestrales estimadas son de 1.979, 3 mm para PA y 12,7°C para TMA, siendo más bajas que las cifras calculadas por hojas fósiles en King George Island, Antártica (62,9°S) con una temperatura de 16,7° C, y para la cuenca de James Ross con 16,1°C, para dicho período en Antártica (Huber & Caballero, 2011). Nuestras estimaciones son más bajas también que lo estimado en las Paleofloras mixtas de Río Turbio (16,1 °C), Ñirihau (16,9°C) (Quattrocchio y col., 2013) y L. Márquez (17,4°C) (Hinojosa y col., 2011). Sin

embargo, el monto de PA estimado por nosotros (Tabla 4), concuerda con la cifra estimada por Hinojosa & Villagrán (2005) en el Sur de América de 1.520 a 2.000 mm.

De acuerdo a los resultados de nuestra investigación, la separación entre los clados *Nothofagus* y *Brassospora* (nodo 7 y 3, respectivamente, Fig. 10, Anexo 5) ocurrió durante el Oligoceno medio (28,84 Ma.) Nuestras estimaciones para esta fecha sugieren valores de 1.637,7 mm de PA y 9,9°C para TMA. Las estimaciones paleoclimáticas globales realizadas por Zachos y col., (2001) revelan que las masas de hielo en Antártica permanecieron desde el Eoceno hasta el Oligoceno tardío (26 a 27 Ma), marcando una caída global en las temperaturas. La TMA de nosotros está cercana a los 10°C estimados para la superficie del mar de Australia (Feary y col., 1991), pero se aleja de la estimación de Nueva Zelanda con temperaturas más altas, entre 13 -18°C (Kemp, 1978).

El incremento del patrón de estacionalidad de lluvias, hizo que el clima fuese más cálido en el Oligoceno (Macphail, 1984) lo que causó que *Brassospora* presente en el bosque lluvioso de tierras bajas en Australia, migrara hacia Nueva Guinea a finales del Mioceno, encontrando en las montañas ya ascendidas, condiciones de humedad y estabilidad climática (Carpenter, 2014). Al mismo tiempo en Nueva Zelanda, las transgresiones marinas finalizan y *Brassospora* se extiende en esta región (McGlone, 1996) pero luego, con la acentuación de la estacionalidad climática debieron desplazarse a Nueva Caledonia por dispersión (Swenson y col., 2001).

El descenso térmico del Oligoceno (Zachos y col., 2001; Markgraff y col., 1995) coincide además, con la disminución de nuestras estimaciones térmicas extremas. Nuestros valores de TmeEF registran el valor ancestral más bajo de 6,4°C (Fig. 14) correspondiente a

distribuciones de *Nothofagus* en el Este de Australia, Nueva Zelanda y Sur de Sudamérica. Sin embargo, sólo compararemos este parámetro con los registros de floras fósiles mixtas del Sur de Sudamérica con *Nothofagus*, donde las mínimas estimadas varían entre 8,1 ($\pm 3,8$) °C y 8,6 ($\pm 3,8$) °C (Hinojosa & Villagrán, 2005). Para la TmeEC nuestra estimación es de 15,6°C (Fig.13), siendo más baja que la estimación de TmeEC realizada por Hinojosa & Villagrán (2005) en Cerro Las Águilas de 22 ($\pm 3,3$) °C. Los montos de precipitación de los meses más cálidos (PEMC) y más secos (PEMS) también reportan un decaimiento (Fig. 15 y Fig. 16). La PEMC es de 351,9 mm, y la PEMS es de 202,8 mm coincidiendo con el valor estimado para Cerro Las Águilas (140 mm (± 153 mm)) (Hinojosa & Villagrán, 2005). Otro evento de importancia hacia finales del Oligoceno (24.4 Ma.) es la separación del clado *Lophozonia*, representado en los *Nothofagus* de Sudamérica (nodos 23) y *Nothofagus* de Australia y Nueva Zelanda (nodo 25) (Fig.10, Anexo 5). La estimación ancestral para finales del Oligoceno es de 11°C (Fig. 11), mucho menor que la temperatura anual estimada por Hinojosa & Villagrán (2005) de $16,6 \pm 2.1$ °C en Cerro Las Águilas.

Según nuestra filogenia, en el Neógeno, particularmente en el Mioceno, se produce una gran divergencia correspondiente a los clados y especies actuales (Fig. 10). Esto se confirma por Markgraff y col., (1995) señalando que la diversificación de especies en esta época fue más rápida en Australasia, mientras tanto, el sur de Sudamérica tenía bajas tasas de diversificación y extinción.

De manera general, las estimaciones paleoclimáticas del Mioceno para TMA son de 12,7°C, coincidiendo con el aumento de temperatura global descrito por (Zachos y col., 2001, Pross y col., 2012, Huber & Caballero, 2011). Sin embargo, nuestras cifras estimadas para PA (1.848,

4 mm) ascienden respecto de los períodos anteriores y no se ajustan a los descensos de precipitación global descritos (Hinojosa & Villagrán, 1997; Hinojosa, 2005; Hinojosa y Gutiérrez, 2009).

En el Pleistoceno nuestra estimación de PA y TMA asciende notablemente, no coincidiendo con el patrón de oscilaciones entre períodos glaciares e interglaciares, y reducción de lluvias descritos para el hemisferio sur (Markgraff y col., 1995). Esto se debe porque la estimación realizada es del nodo interno 16 donde surgen *N. carri* y *N. grandis*, especies actuales pertenecientes a *Brassospora* y presentes en ambientes tropicales (Reads y col., 2005), por lo tanto, no demuestran representatividad en las tolerancias climáticas del género para el Pleistoceno.

De manera general, las estimaciones de tolerancias ancestrales desde finales del Cretácico hasta el término del Terciario coinciden con las principales tendencias climáticas de estos períodos, sin embargo, pese a las fluctuaciones climáticas el género en su totalidad ha mantenido sus tolerancias climáticas estables, con oscilaciones según la tendencia climática del período geológico.

En general, al comparar los resultados de la estimación de las tolerancias actuales y ancestrales para cada uno de los subgéneros se muestra que hay mantención de las tolerancias climáticas, donde el nicho climático ancestral del género no tiene grandes diferencias con el nicho climático actual.

4.3 Conservatismo de nicho climático actual

En relación a los resultados obtenidos en el test de equivalencia, las especies hermanas al interior de los subgéneros se ajustan al principio de conservatismo de nicho donde taxa más cercanas filogenéticamente tienen mayor parecido en sus nichos que aquellas más alejadas (Warren y col., 2008).

En el subgénero *Brassospora*, el clado de Papua Nueva Guinea (Fig. 10, Tabla 5), *N. carri* y *N. grandis*, especies hermanas, poseen la mayor sobreposición de nicho ($D= 0,702$) que con su pariente más lejano, *N. brassi* ($D= 0,107$). Igualmente en el clado de Nueva Caledonia, *N. aequilateralis* y *N. balansae* son las especies que poseen una alta sobreposición de nicho ($D= 0,461$). La excepción ocurre con la significativa sobreposición de *N. codonandra* y *N. aequilateralis* con un $D= 0,474$, a pesar de que ambas especies son las más alejadas filogenéticamente (Tabla 5), esta convergencia puede ser explicada por la ecología actual de ambas especies. De acuerdo a (Read & Hope, 1996), estas especies se desarrollan sobre suelos arcillosos y de manera dispersa en sectores ribereños de baja altitud.

Al interior del subgénero *Fuscospora* (Tabla 6) también se cumple el principio de conservatismo de nicho. Destaca la muy baja sobreposición de nicho entre *N. alessandrii* con el resto de las especies australianas y neozelandesas. Los *Nothofagus* de Nueva Zelanda, *N. fusca*, *N. truncata* y *N. solandri*, presentan una separación de nicho climático a lo largo de gradientes de altitud, lluvia y fertilidad del suelo (Ogden y col., 1996), sin embargo, hay un grado de sobreposición de nicho importante entre ellas (Tabla 6). La alta sobreposición ($D=0,472$) de *N. cliffortioides* (presente en Nueva Zelanda) con *N. gunni* (presente en

Australia) se debe que ambas son tolerantes al frío y resistentes a la sequía (Ogden y col., 1996; Read & Brown, 1996)

En *Lophozonia* (Tabla 7) el principio de sobreposición de nicho entre especies hermanas no se cumple completamente. Por ejemplo *N. obliqua* y *N. macrocarpa* presentan una clara divergencia, lo mismo ocurre con *N. alpina* y *N. glauca* (Tabla 7). De manera singular, el mayor grado de sobreposición se da entre *N. alpina* y *N. cunninghamii* ($D= 0,623$) (Tabla 7), especies muy distantes geográficamente y filogenéticamente. Esto se debe a que ambas se encuentran presentes en altitudes medias, en laderas de exposición sur y sobre los 600 msnm, (Donoso, 1996; Donoso y col, 1990; Read & Brown, 1996)

De manera general al interior del subgénero *Nothofagus*, las cinco especies presentan un alto grado de sobreposición de nicho climático (Tabla 8). El clado que comprende a las especies *N. dombeyi*, *N. pumilio* y *N. antártica* presentan valores de D que van desde 0,52 a 0,62, mientras que el clado de *N. betuloides* y *N. nitida* es de 0,56. Los altos valores de sobreposición de estas especies se refleja en su distribución, desde Valdivia (40°S) hasta los 48°S, al sur del Golfo de Penas, co-existiendo en un largo trayecto latitudinal (Donoso, 1996). A nivel de subgéneros (Tabla 9), los valores de sobreposición son bajos, donde los subgéneros basales *Lophozonia* y *Fuscospora* presentan mayores valores de D . Los subgéneros hermanos *Nothofagus* y *Brassospora* claramente presentan los menores grado de equivalencia de nicho producto de las contrastantes distribuciones geográficas e historia evolutiva de ambos subgéneros. *Brassospora* habría alcanzado latitudes tropicales, a finales del Mioceno, por ejemplo, el linaje de Nueva Caledonia ha estado presente en la isla desde al menos 6,9 Ma. Ilegando por dispersión a larga distancia desde Nueva Zelanda (Pillon, 2012).

Brassospora habría llegado a Nueva Guinea desde Australia en el Mioceno tardío (11-5 Ma.) (Dettmann y col., 1990; Hope, 1996), por medio de dispersión a larga distancia debido a la colisión de las placas que hicieron ascender las montañas de Nueva Guinea. Aquí, las especies de *Brassospora* se pudieron establecer en un ambiente más cálido y sin la estacionalidad que se estaba produciendo en Australia (Hill y col., 1996, Swenson y col., 2001).

El registro fósil de *Nothofagus* muestra que todos los subgéneros coexistieron cuando el clima carecía de valores extremos de temperatura y precipitaciones desde finales del Cretácico y comienzo de Paleoceno (Read y col. 1990). El cambio en las condiciones ambientales produjo extinciones masivas y reducción del bosque lluvioso en los rangos latitudinales de algunos taxa, particularmente durante el Mioceno medio (Truswell, 1993, Hill, 2001). Dada la intolerancia al frío descrito para *Brassospora* (Reads y col., 2010), se sugiere que el subgénero no haya tenido la capacidad de evolucionar a este cambio climático o no haya podido mantener su competitividad producto de la mayor estacionalidad en las altas latitudes del Neógeno, quedando restringido a bajas latitudes hoy y generando las diferencias observadas con los subgéneros templados.

El mayor grado de sobreposición de nicho climático ocurre entre *Lophozonia* y *Fuscospora*. Según Cook & Crisp (2005) las especies existentes en Australia y Nueva Zelanda divergieron más recientemente que sus ancestros comunes de Sudamérica, por lo que procesos de dispersión a larga distancia entre Australia y Nueva Zelanda serían los más comunes (Swenson y col., 2000). El alto grado de sobreposición de nuestra prueba de equivalencia, revela que *Lophozonia* y *Fuscospora* podría ser explicado en parte, por un factor histórico

donde taxa de ambos géneros han compartido distribuciones geográficas y estacionalidad climática por largos período de tiempo y por otra parte, adaptación a climas templados.

Nuestros resultados confirman que la prueba de equivalencia parcialmente evidencia conservatismo de nicho y evolución de éste para *Nothofagus*, pero que falla en distinguir entre las semejanzas climáticas por convergencia entre especies, es por ello que Losos, (2008) y Bloomberg y col., (2003) proponen evaluar el conservatismo de nicho filogenético por medio de la señal filogenética.

4.4 Correlación rango-edad

Según Fitzpatrick & Turelli, (2006), si la especiación es fundamentalmente alopátrica, la sobreposición de rangos de los nodos internos debiese ser mayor a medida que nos alejamos del tiempo de divergencia. Nuestros resultados, corroboran lo expuesto anteriormente. Para las variables climáticas estudiadas, actualmente el grado de sobreposición entre los nodos internos de la filogenia es mayor (Fig.11). Esto corrobora y complementa, los resultados de sobreposición de nicho de la prueba de equivalencia en los subgéneros templados, para mostrar que aún hay sobreposición de nicho entre ellos, a pesar del tiempo de divergencia entre ellos.

4.5 Señal filogenética y modos de evolución de variables climáticas

De acuerdo a nuestros resultados, dentro del género *Nothofagus* todas las variables climáticas analizadas presentan inercia filogenética. Esto demuestra que el género *Nothofagus*, presenta un conservatismo filogenético de nicho climático producto de que la evolución de los requerimientos climáticos de las especies a través de su filogenia ha sido

gradual. El fuerte conservatismo de nicho filogenético detectado es congruente con lo observado en el registro fósil, en donde las variaciones morfológicas del género han sido muy lentas (Hill, 2001)

La evolución de las tolerancias climáticas, TMA, PA, PEMS, PEMC, ha sido modulada por un movimiento browniano, demostrando que las tolerancias climáticas han evolucionado en conjunto con los cambios climático en los diversos períodos geológicos. Otro modo de evolución han sufrido las variables extremas de temperatura (TmeEC y TmeEF), describiendo un empuje de los rangos climáticos hacia valores óptimos, lo que ha generado una reducción en el rango de las tolerancias climáticas de estas variables. Esto sería dirigido por un modo de evolución Ornestein – Uhlenbeck de presión selectiva para estos parámetros climáticos (Hawkins y col., 2014, Diniz-Filho y col., 2011). Este modo de evolución para variables de temperatura extremas se ve reflejado en nuestras reconstrucciones ancestrales las cuáles se han restringido a valores menores (Tabla 4).

De manera general, nuestra reconstrucción ancestral demuestra que las tolerancias climáticas del género *Nothofagus* han permanecido estables desde la generación del género hasta el Pleistoceno, siendo capaz de soportar y adecuarse a los cambios climáticos acaecidos desde el Cretácico. De acuerdo a la existencia de señal filogenética en el género y tomando en cuenta los rangos climáticos de *Brassospora* y *Nothofagus* templados actuales, es posible determinar que el rango climático total del género, desde su divergencia de las Fagaceas, haya sido muy amplio. Esta condición les habría permitido persistir en climas más estacionales y más fríos por tanto tiempo. Reconstrucciones realizadas por Birkenmajer y Zastawniak (1989) demuestran que *Nothofagus* tiene tolerancia a los grandes cambios

climáticos producidos en las altas latitudes del sur durante el Neógeno. Así mismo, Hinojosa & Villagrán (2005) concuerdan con esta afirmación, agregando que las especies de *Nothofagus* registradas en las taofloras de Navidad y Boca – Pupuya son probablemente el mejor ejemplo de adaptación al cambio climática de reducción de precipitación en el Mioceno. Además, para mantener las mismas tolerancias, las especies se habrían desplazado de zonas bajas a zonas altas para mantener sus requerimientos climáticos necesarios (Read y col., 2010), generando así una diferenciación de nichos climáticos desde tiempos pasados.

A nivel de subgénero, es posible pensar que la evolución climática de las condiciones extremas en *Nothofagus* actualmente se haya reducido. En el caso de *Brassospora*, lo más probable es que ha sido empujado a valores óptimos, acrecentando la separación de nicho a microescala pasada, propuesta por Veblen y col., (1996). También se postula que *Brassospora* no pudo adaptarse lo suficientemente rápido para seguir siendo competitivos en las latitudes meridionales durante el Neógeno, en cambio, los otros subgéneros podrían haber tenido la capacidad de evolucionar en condiciones cambiantes durante el Paleógeno y el Neógeno (Hill & Dettman, 1996). Sin embargo, Read y col., (2012) describe para el Oligoceno, aún con temperaturas frías, que la diversidad de *Nothofagus* parecía llegar a su máximo y *Nothofagus* tropicales con templados podrían haber coexistido, pero separados por altitud (Hill, 2001). Posteriormente, en el Mioceno medio temprano el género fue menos abundante al interior de los continentes que en las regiones costeras de Australia, y ya para el Mioceno tardío a Plioceno el bosque lluvioso habría declinado, y el subgénero *Brassospora* decaería en abundancia en relación al género *Lophozonia* en Australia (McGowran y col., 2000). De esta manera, se puede inducir que las extremas climáticas afectaron fuertemente al nicho climático de *Nothofagus*, obligándolo a desplazarse en busca de lugares aptos para



su desarrollo, pero manteniendo sus tolerancias medias estables por este largo período de tiempo.

Finalmente, los modos de evolución descritos en este trabajo para *Nothofagus* permiten inferir la respuesta de este género a los cambios climáticos. En efecto, las variaciones ambientales producto del cambio climático global predicen un alza en las temperaturas y disminución de precipitaciones en zonas templadas, constituyendo una amenaza a la diversidad global (Chen y col., 2011; Lenoir y col., 2008). El modo Browniano de evolución descrito en este trabajo para las variables ambientales de PA, PEMS, PEMC y TMA sugiere una respuesta lineal de *Nothofagus* a la variación futura de estas variables, modificando su distribución geográfica con tolerancias adecuadas para su sobrevivencia y reproducción, es decir, conservando su nicho climático. Por otra parte, nuestro hallazgo de modo de evolución OU en las variables climáticas extremas de TmeMF y TmeMC sugieren que la respuesta de *Nothofagus* a estas variables será más sensible, dada una menor amplitud de nicho realizado como producto de la selección estabilizadora ejercida durante la evolución del género. Así, variaciones futuras de estas variables extremas podrían ser determinantes para el futuro distribucional del género bajo escenarios de cambio climático.

Capítulo 5. CONCLUSIÓN

De acuerdo a nuestros resultados, la primera hipótesis es aceptada, demostrando que la evolución de las tolerancias climáticas ha sido estable desde finales del Cretácico hasta hoy. Además, la permanencia de señal filogenética de las variables climáticas analizadas (PA, PEMC, PEMS, TMA) demuestra que el género *Nothofagus* conserva su nicho climático, principalmente, bajo un modelo browniano de evolución. Sin embargo, las variables extremas, TmeMF y TmeMC, han evolucionado por medio de selección estabilizadora representada por el modelo Ornstein-Uhlenbeck.

El conservatismo de nicho climático sobre el tiempo es producto de que el nicho fundamental de *Nothofagus* presenta una tendencia a mantener la amplitud de las tolerancias climáticas desde su divergencia, ya que en general los nichos fundamentales tienen resistencia a la evolución (Pearman y col., 2007) y hay evidencia que las tolerancias ecológicas son relativamente conservadas en linajes sobre largos periodos de tiempo macroevolutivo (Prinzling y col., 2001; Wiens & Graham, 2005). Un ejemplo de ello es el conservatismo filogenético de biomas sobre decenas de millones de años en el hemisferio sur, donde la gran mayoría de especies hermanas están presentes en el mismo bioma (Crisp y col., 2009). Por lo tanto, las diferencias de tolerancias climáticas entre subgéneros, se deben a que, tanto, el subgénero *Brassospora* como los subgéneros templados, están ocupando una parte del nicho realizado del género, pero manteniendo el nicho fundamental estable.

La segunda hipótesis también es aceptada ya que al interior de los subgéneros especies más cercanas filogenéticamente tienen mayor semejanza en sus tolerancias climáticas y

generalmente, demuestran mayor sobreposición de nicho. En cambio, la relación filogenética entre los subgéneros no cumple el principio de conservatismo de nicho, ya que *Brassospora* se ha adaptado a ambientes tropicales. Sin embargo, y a modo de conclusión final, el género en su totalidad, conserva su nicho porque el mismo rango de tolerancias climáticas ha estado retenido en la filogenia desde su divergencia.

LITERATURA CITADA

- ACKERLY, D. (2003) Community Assembly, Niche Conservatism, and Adaptive Evolution in Changing Environments. *International Journal of Plant Sciences*, Vol.164, N° S3, pp.S165-S184.
- ACKERLY, D. (2004) Adaptation, Niche Conservatism, and Convergence: Comparative Studies of Leaf Evolution in the California Chaparral. *The American Naturalist*, Vol 163, pp. 654-671
- ACKERLY, D. (2009). Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. *PNAS* Vol. 106 suppl.2 19.699-19.706 pp.
- ALBERDI, M., (1987). Ecofisiología de especies chilenas del género *Nothofagus*. *Revista Bosque* 8(2):77-84.
- ARCHANGELSKY, S., (1973) Palinología del Paleoceno de Chubut I. Descripciones sistemáticas. *Ameghiniana*10:339-399.
- ARCHANGELSKY, S., & ROMERO, E. J., (1974). Los registros más antiguos de *Nothofagus* (Fagaceae) de Patagonia (Argentina y Chile). *Bol. Soc. Bot. México* 33:13-30.
- BLOMBERG, S.P., GARLAND, J (2002) Tempo and mode in evolution: phylogenetic, inertia, adaptation and comparative methods. *J.Evol.Biol.* 15, 899-910.
- BLOMBERG, S.P., GARLAND, T., IVES, A. R.,(2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioural traits are more labile. *Evolution* 57 (4): 717:745.
- BROENNIMANN O., TREIER U.A., MULLER-SCHARER H., THUILLER W., PETERSON A.T., GUI SAN A., (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10:701-709
- BROENNIMANN O., FITZPATRICK M., PEARMAN P., PETITPIERRE B., PELLISSIER L., NIGEL G. YOCCOZ, THUILLER W., FORTIN M., RANDIN C., ZIMMERMANN N. GRAHAM C., GUI SAN A., (2012) Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21:481-497
- BOWLER (1982). Aridity in the late Tertiary and Quaternary of Australia. In Veblen, Thomas; Hill, Robert and Read, Jennifer (eds.) *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forest*. Yale University Press, pp:6.
- CARPENTER, R., BANNISTER, J., LEE, D., JORDAN, G. (2014) *Nothofagus* subgenus *Brassospora* (Nothofagaceae) leaf fossils from New Zealand: a link to Australia and New Guinea? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174, 503-515.

CHEN, I-CHING, HILL, JANE, OHLEMÜLLER, RALF, ROY, DAVID, THOMAS, CHRIS (2011): Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* vol., 333, 1024.

COOK, L., CRISP, M., (2005): Not so Ancient: The Extant Crown Group of *Nothofagus* Represents a Post-Gondwanan radiation. *Proceedings Biological Sciences*, Vol 272, Nº 1580, pp. 2535-2544.

CRISP, M., ARROYO, M., COOK, L., GANDOLFO, M., JORDAN, G., McGLONE, M., WESTON, P., WESTOBY, M., WILF, P., LINDER, P., (2009): Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature Letters*, Vol. 458.

DETTMAN, M. E., POCKNALL, D.T., ROMERO, E.J. & CARMEN ZAMALOA, M.D. (1990). *Nothofagidites* Erdtman ex Potonie, 1960; a catalogue of species with notes on the paleographic distribution of *Nothofagus* Bl. (Southern Beech). *NZ Geological Survey Paleontological Bulletin* 60, -79.

DINIZ-FILHO, J.A., SANTOS, T., RANGEL,T.F., BINI, L.M., (2012) A comparison of metrics for estimating phylogenetic signal under alternative evolutionary models. *Genetics and Molecular Biology*, 35, 3, 673-679

DORMANN, C., GRUBER, B., WINTER, M., HERRMANN, D., (2009) Evolution of climate niches in European mammals? *Biology Letters*,

DONOSO, C., (1996) Ecology of *Nothofagus* Forests in Central Chile. The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* forests. Edited by Veblen, Thomas, Hill, Robert, and Read, Jennifer, Yale University.

DONOSO, C., MORALES, J., ROMERO, M., (1990). Hibridación natural entre roble (*Nothofagus obliqua*) (Mirb) Oerst. y raulí (*N. alpina*) (Poepp.& Endl.) Oerst, en bosques del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 49-60, 1990.

ELITH, J., STEVEN, P., Hastie, T., DUDIK, M., EN CHEE, Y., YATES, COLIN., (2011). A statistical explanation of Maxent for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17, 43-57.

ESPINOSA, M., (1928) Dos especies de *Nothofagus*. *Revista Chilena Historia Natural*.

EVANS, M., SMITH, S., FLYNN, R., DONOGHUE, M., (2009): Climate, Niche Evolution, and Diversification of the "Bird-Cage" Evening Primroses (*Oenothera*, Sections *Anogra* and *Kleinia*). *The American Naturalist*, Vol.173, Nº2.

FEARY, D., DAVIES, P., PIGRAMC., SYMONDS, P., (1991) Climatic evolution and control on carbonate deposition in northeast Australia. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology (Global and Planetary Change Section)* 89, 341-361.

FITZPATRICK, B., and TURELLI, M., (2006) The Geography of mammalian speciation: mixed signals from phylogenies and range maps. *Evolution*, vol 60(3), pp.601-605.

GUERRERO, P., ARROYO, M.T.K., BUSTAMANTE, R., DUARTE, M., HAGEMANN, T., WALTER, H., (2011): Phylogenetics and predictive distribution modeling provide insights into the geographic divergence of *Eriosyce* subgen. *Plant System Evolution*, **297**: 113-128.

HADLY, E., SPAETH, P., CHENG, L. (2009) Niche conservatism above the species level. *PNAS*. Vol.106. Suppl.2 19707-19714.

HALL, T., (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series N° 41*, 95-98. Oxford University Press.

HARMON, L.J., WEIR, J.T., BROCK, C.D., GLOR, R.E. & Challenger, W. (2008) GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics*, **24**, 129-131.

HEADS, M., (2006) Panbiogeography of *Nothofagus* (*Nothofagaceae*): Analysis of the main species massings. *Journal of Biogeography*, **33**, 1066-1075.

HEENAN, P., & SMISSEN, R., (2013). Revised circumscription of *Nothofagus* and recognition of the segregate genera *Fuscospora*, *Lophozonia*, and *Trisyngyne* (*Nothofagaceae*). *Phytotaxa* **146** (1): 1-31.

HIJMANS, R.J., CAMERON, S.E., PARRA, J.L., JONES, P.G. & JARVIS, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, pp, 1965-1978.

HILL, R., (2001) Biogeography, evolution and palaeoecology of *Nothofagus* (*Nothofagaceae*): the contribution of the fossil record. *Aust. Journal of Botany* **49**, 321-332.

HILL, R. S. and READ, J., (1991) A revised infrageneric classification of *Nothofagus* (*Fagaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society* **105**:37-72.

HILL, R., and DETTMANN, M., (1996) Origin and Diversification of the Genus *Nothofagus*. The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* forests. Edited by Veblen, Thomas, Hill, Robert, and Read, Jennifer, Yale University.

HINOJOSA, L.F., Armesto, J.J. & Villagrán, C. (2006) Are Chilean coastal forests pre-Pleistocene relicts? Evidence from foliar physiognomy, palaeoclimate, and phytogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 331-341.

HINOJOSA, L.F., PÉREZ, F., GAXIOLA, A., SANDOVAL, I. (2011) Historical and phylogenetic constraints on the incidence of entire leaf margins: insights from a new South American model. *Global Ecology and biogeography*, **20**, 380-390.

HINOJOSA, L.F., GUTIERREZ, N. (2009) Cambio Climático y Diversidad: El caso de La Formación Navidad, Mioceno de Chile Central. XII Congreso Geológico Chileno. Geología, Facultad de Ciencias y Matemáticas de Chile, 1-4.

HOFER, U., BERSIER, L.F., BORCARD, D., (2004). Relating niche and spatial overlap at the community level. *Oikos*, 106:366-376.

HOLT, ROBERT (2009). Bringing the Hutchinsonian Niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *PNAS*, Vol. 106. Suppl.2 19.659-19.665

HUBER, M., & CABALLERO, R., (2011). The early Eocene equable climate problem revisited. *Clim. Past*, 7, 603-633.

HUTCHINSON, GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:415-427

IGLESIAS, A., ZAMUNER, A., POIRÉ, D., LARRIESTRA, F., (2007). Diversity, Taphonomy and Palaeoecology of an Angiosperm Flora from the Cretaceous (Cenomanian – Coniacian) in Southern Patagonian, Argentina. *Palaeontology*, Vol. 50, Part.2, pp.445-466.

KEMP, E.M. (1978) Tertiary climatic evolution and vegetation history in the southeast Indian Ocean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 24:169-208.

KNAPP, M., STOCKLER, K., HAVELL, D., DELSUC, F. SEBASTIANI, F., LOCKHART, P.(2005) Relaxed Molecular Clock Provides Evidence for Long- Distance Dispersal of *Nothofagus* (Southern Beech). *PLOS Biology*. Volume 3: 38-43.

KOZAK, K., WIENS, J., (2006). Does Niche Conservatism promote speciation? A case study in North American Salamanders. *Evolution*, 60 (12), 2604-2621.

LEIBOLD M A (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76: 1371-1382.

LENOIR, J., GÉGOUT, J. C, MARQUET P.A, RUFFAY, P., BRISSE, H., (2008): A significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, vol, 320, 1768-1770.

LOSOS, J. (2008): Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11: 995-1007.

MACPHAIL, M. K., ALLEY, N.F., TRUSWELL, E.M., SLUITER, I.R.(1994) 10. Early Tertiary vegetation: evidence from spores and pollen. In: *History of the Australian Vegetation: Cretaceous to Recent*.

MANOS, P., (1997): Systematics of *Nothofagus* (*Nothofagaceae*) based on rDNA spacer sequences (ITS): Taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. *American Journal of Botany* 84 (9): 1137-1155

MADDISON, W. P. and D.R. MADDISON., (2011). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 <http://mesquiteproject.org>

MARKGRAFT, V., ROMERO E, VILLAGRÁN C. (1996): History and palaeoecology of Australian *Nothofagus* forests. In: Veblen TT, Hill RS, Read J. editors. The ecology and biogeography of *Nothofagus* forest, New Haven (Connecticut): Yale University Press pp. 182-199.

MARKGRAFF, V., MCGLONE, M., HOPE, G. (1995) Neogene paleoenvironmental and paleoclimatic change in southern temperate ecosystems – a southern perspective. *TREE*, vol. 10: 143-147.

MARTÍNEZ-MEYER, E., TOWNSEND, P., HARGOVE, W., (2004). Ecological niche as stable distributional constraint on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecol. Biogeography*, 13,305-314.

MARTÍNEZ-MEYER, E., PETERSON, A., (2006). Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene – to – Recent transition. *Global Ecol. Biogeography*, 33, 1779-1789.

MARTÍNEZ-PARDO, R., (1990). Major Neogene events of Southeastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77, 263-278.

MCGLONE, MATT (2005): Goodbye Gondwana. *Journal of Biogeography*, 32, 739-740.

MCGLONE, M. (1996) When History matters: scale, time, climate and tree diversity. *Global Ecology and Biogeography Letters* 5: 309-314.

NOGUÉS-BRAVO, D. (2009) Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 521-531.

OGDEN, J., STEWART, G., ALLEN, R, (1996) Ecology of New Zealand *Nothofagus* Forests. The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* forests. Edited by Veblen, Thomas, Hill, Robert, and Read, Jennifer, Yale University.

PEARMAN, B., GUISAN, A., BROENNIMANN, O., RANDIN, C., (2007) Niche dynamics in space in time. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 23 No.3

PETERSON, A., SOBERÓN, J., SÁNCHEZ – CORDERO, V. (1999) Conservatism of Ecological Niche in Evolutionary Time. *Science*, Vol. 285, pp. 1265-1267.

PETERSON, A., (2011) Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38, 817-827.

PETERSON, A., SOBERÓN, J., PEARSON, R., ANDERSON, R., MARTÍNEZ – MEYER, M., ARAÚJO, M.B., (a) (2011). Ecological Niches and Geographic Distributions, Monographs in population biology; n° 49. Princeton University Press.

PILLON, J (2012) Time and tempo of diversification in the flora of New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 170:288-298.

PHILIPS S J, R P ANDERSON & R E SCHAPIRE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.

POSADA, D.,(2008). JModelTest:Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25 (7):1253-1256.

PRINZING, A., DURKA, W., KLOTZ, S., BRANDL, R. (2001) The niche of Higher Plants: Evidence for Phylogenetic Conservatism. *Proceedings: Biological Sciences*, Vol. 268, No 1483, pp. 2383-2389.

PROSS, C., CONTRERAS, L., BIJL, P., GREENWOOD, D., BOHATY, S., SCHOUTEN, S., BENDLE, J., RÖHL, U., TAUXE, L., RAINE, J., HUCK, C., VAN DE FLIERDT, T., JAMIESON, S., STICKLEY, C., VAN DE SCHOOTBRUGGE, B., ESCUTIA, C., BRINKHUIS, H., & Integrated ocean Drilling Program Expedition 318 Scientists (2011) Persistent near – tropical warmth on the Antarctic continent during the early Eocene epoch. *Nature*, letter, 488: 73-77.

QIAN, H., y RICKLEFS, R., (2004) Geographical Distribution and Ecological Conservatism of Disjunct Genera of Vascular Plants in Eastern Asia and Eastern North America. *Journal of Ecology*, Vol.92, Nº2, pp.253-265.

QUATROCCHIO, M., MARTÍNEZ, M., HINOJOSA, L.F., JARAMILLO., (2013). Quantitative analysis of Cenozoic palynofloras from Patagonia, southern South America. *Palynology*, 37, 246-258.

READ, J., BROWN, M., (1996) Ecology of Australian *Nothofagus* Forests. The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* forests. Edited by Veblen, Thomas, Hill, Robert, and Read, Jennifer, Yale University

READ, J., HOPE, G. S., (1996) Ecology of *Nothofagus* Forests of New Guinea and New Caledonia. The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* forests. Edited by Veblen, Thomas, Hill, Robert, and Read, Jennifer, Yale University.

READ, J., HILL, R., HOPE, G., (2010). Contrasting responses to water deficits of *Nothofagus* species from tropical New Guinea and highlatitude temperate forest: can rainfall regimes constrain latitudinal range? *Journal of Biogeography*, 37, 1962-1976

READ, J., HILL, R. S., HOPE, G. S., & CARPENTER, R. J. (2010). The contrasting biology of tropical versus temperate *Nothofagus* species and its relevance to interpretations of

Cenozoic rainforest history in southeast Australia. Altered ecologies: Fire, climate and human influence on terrestrial landscapes, 15-32.

READ, J., HOPE, G., HILL, R., (2005) Phylogeography and climate analysis of *Nothofagus* subgenus *Brassospora* in New Guinea and New Caledonia. *Australian Journal of Botany*, 53: 297 – 312.

REES, P., & SMELLIE, J.L., (1989) Cretaceous angiosperms from an allegedly Triassic flora at Williams Point, Livingston Island, South Shetland Islands, *Antarctic Science*, 1, 239-248.

RICKLEFS, R., LATHAM, R. (1992) Intercontinental Correlation of Geographical Ranges Suggests Stasis in Ecological Traits of Relict Genera of Temperate Perennial Herbs. *The American Naturalist*. Vol. 139. No.6, pp.1305-1321

RODRÍGUEZ, R., MATTHEI, O., QUEZADA, M., 1983: Flora Arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción.

ROMERO, E. (1986) Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 73 (2), 449-461.

RONQUIST, F. and HUELSENBECK, J.P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1674

SAUQUET, H., HO, S., GANDOLFO, M., JORDAN, G., WILF, P., CANTRILL, D., BAYLY, M., BROMHAM, L., BRONWN, G., CARPENTER, R., LEE, D., MURPHY, D., SNIDERMAN, J., UDOVICIC, F., (2011). Testing the Impact of Calibration on Molecular Divergence Times Using a Fossil-rich Group: The Case of *Nothofagus*. *Systematic Biology Advance*, 26: 1-74

SETOGUCHI, H., ONO, M., YOSHIMICHI, DOI., KOYAMA, H., TSUDA M., (1997): Molecular Phylogeny of *Nothofagus* (*Nothofagaceae*) Based on the *atpB-rbcL* Intergenic Spacer of the Chloroplast DNA. *J. Plant. Res.* 110: 469-484

SPECHT, R.L., M.E. DETTMANN and D.M. JARZEN, (1992) Community associations and structure in the Late Cretaceous vegetation of southeast Australasia and Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 94:283-309.

SWENSON, U., HILL, R., and Mc LOUGHLIN, (2000) Ancestral Area Analysis of *Nothofagus* (*Nothofagaceae*) and its congruence with the fossil record, *Australian Systematic Botany* 13, 469-478.

SWENSON, U., and BREMER, K. (1997) Pacific biogeography of the Asteraceae genus *Abrotanella* (*Senecioneae*, *Blennospermatinae*). *Systematic Botany* 22, 493 – 508.

SWENSON, U., BACKLUND, A., McLOUGHLIN, S., HILL, R. (2001) *Nothofagus* Biogeography revisited with special emphasis on the enigmatic distribution of subgenus *Brassospora* in New Caledonia. *Cladistics*, 17, 28-47.

VAZQUEZ, F., RODRÍGUEZ, R. (1999) A new subspecies and two new combinations of *Nothofagus* Blume (Nothofagaceae) from Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society*, Vol 129, pp: 75-83.

VEEVERS, J.J., POWELL, C.M.C. & ROOTS, S.R. (1991). Review of seafloor spreading around Australia.1. Synthesis of the patterns of spreading. *Australian Journal of Earth Sciences* 38:373-389.

TANAI, T. (1986) Phylogeographic and phylogenetic history of the genus *NOTHOFAGUS* BL. (FAGACEAE) in the southern hemisphere. *Jour.Fc.Sci., Hokkaido Univ., Ser. IV vol. 21, no.4*

TRONCOSO, A., (1991) Paleomegaflores de la formación Navidad, miembro Navidad (mioceno), en el área de matanzas, Chile central occidental. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile* 42, 131 – 168.

TRUSWELL, E., (1993) Vegetation changes in the Australian Tertiary in response to climatic and phytogeographic factors. *Aus. Sys. Bot.*, 6: 533-557.

VILLAGRÁN, C. & HINOJOSA, L.F. (1997) Historia de los Bosques del Sur de Sudamérica, II. Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, Vol. 70, pp: 241-267

VILLAGRÁN, C. & HINOJOSA, L.F. (2005): "Regionalización en Iberoamérica y tópicos afines" Capítulo 33: 551-577. Ediciones de la Universidad Nacional Autónoma de México, Jiménez Editores, México 577 pp.

WIENS, J. (2004) Speciation and Ecology Revisited: Phylogenetic Niche Conservatism and Origin of Species. *Evolution*, Vol. 58, Nº 1, pp. 193-197

WIENS, J., GRAHAM, C. (2005) Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu. Rev.Ecol. Evol. Syst.* Vol 36, pp. 519-539.

WIENS, J., ACKERLY, D., ALLEN, A., ANACKER, B., BUCKLEY, L., CORNELL, H., DAMSCHEN, E., DAVIES, J., GRYTNES, J., HARRISON, S., HAWKINS, B., HOLT, R., McCAIN, C., STEPHENS, P. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters* 13: 1310-1324

YESSON, C., CULHAM, A., (2006) Phyloclimatic Modeling: Combining Phylogenetics and Bioclimatic Modelling. *Systematic Biology* 55 (5): 785-802.

YESSON, C., CULHAM, A., (2009) Cyclamen: time, sea and speciation biogeography using a temporally calibrated phylogeny. *Journal of Biogeography*, 36, 1234-1252.

ZACHOS, J., PAGANI, M., SLOAN, L., THOMAS, E., BILLUPS, K., (2001). Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 292: 686- 693.

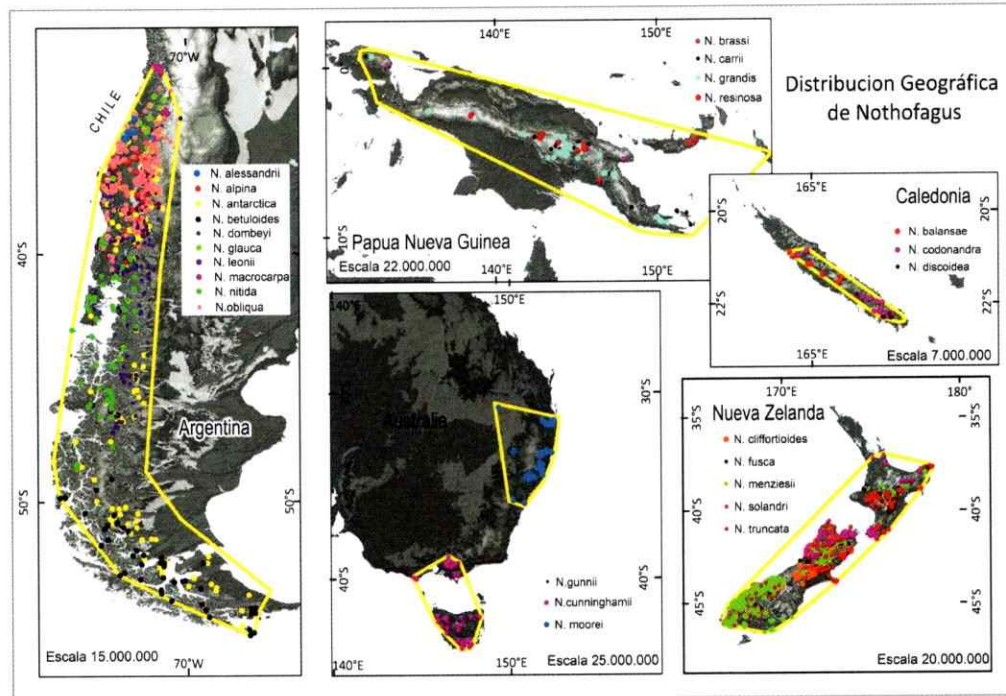
ZHANG, MingLi (2011) A cladistic of Southern Pacific biogeographical history based on *Nothofagus* dispersal and vicariance analysis. Journal of arid land, vol 3, N° 2, 104-113.

ANEXOS

Anexo 1 Correlación de 19 variables climáticas que entrega Worldclim para el género *Nothofagus*

	bio1	bio2	bio3	bio4	bio5	bio6	bio7	bio8	bio9	bio10	bio11	bio12	bio13	bio14	bio15	bio16	bio17	bio18	bio19
bio1	1.000	-0.025	0.658	-0.488	0.900	0.938	-0.355	0.941	0.803	0.972	0.980	0.119	0.258	0.034	0.370	0.265	-0.012	0.287	-0.151
bio2	-0.025	1.000	-0.114	0.667	0.373	-0.316	0.856	0.062	-0.152	0.149	-0.174	-0.376	-0.339	-0.331	0.252	-0.379	-0.328	-0.377	-0.301
bio3	0.658	-0.114	1.000	-0.793	0.452	0.765	-0.596	0.549	0.606	0.510	0.750	0.383	0.446	0.320	0.121	0.457	0.272	0.224	0.199
bio4	-0.488	0.667	-0.793	1.000	-0.099	-0.745	0.954	-0.346	-0.548	-0.270	-0.651	-0.485	-0.530	-0.393	-0.008	-0.564	-0.356	-0.365	-0.321
bio5	0.900	0.373	0.452	-0.099	1.000	0.714	0.073	0.870	0.689	0.968	0.806	-0.086	0.061	-0.147	0.456	0.052	-0.185	0.090	-0.281
bio6	0.938	-0.316	0.765	-0.745	0.714	1.000	-0.647	0.827	0.834	0.836	0.986	0.263	0.392	0.160	0.295	0.412	0.111	0.351	0.011
bio7	-0.355	0.856	-0.596	0.954	0.073	-0.647	1.000	-0.230	-0.437	-0.137	-0.526	-0.469	-0.492	-0.388	0.076	-0.530	-0.360	-0.402	-0.322
bio8	0.941	0.062	0.549	-0.346	0.870	0.827	-0.230	1.000	0.598	0.941	0.893	0.064	0.189	0.008	0.330	0.190	-0.036	0.327	-0.261
bio9	0.803	-0.152	0.606	-0.548	0.689	0.834	-0.437	0.598	1.000	0.745	0.829	0.042	0.181	-0.074	0.357	0.195	-0.109	0.031	-0.037
bio10	0.972	0.149	0.510	-0.270	0.968	0.836	-0.137	0.941	0.745	1.000	0.906	-0.003	0.141	-0.073	0.412	0.140	-0.115	0.213	-0.252
bio11	0.980	-0.174	0.750	-0.651	0.806	0.986	-0.526	0.893	0.829	0.906	1.000	0.209	0.342	0.114	0.329	0.356	0.064	0.326	-0.058
bio12	0.119	-0.376	0.383	-0.485	-0.086	0.263	-0.469	0.064	0.042	-0.003	0.209	1.000	0.897	0.948	-0.270	0.944	0.954	0.813	0.864
bio13	0.258	-0.339	0.446	-0.530	0.061	0.392	-0.492	0.189	0.181	0.141	0.342	0.897	1.000	0.777	0.024	0.948	0.775	0.747	0.773
bio14	0.034	-0.331	0.320	-0.393	-0.147	0.160	-0.388	0.008	-0.074	-0.073	0.114	0.948	0.777	1.000	-0.472	0.812	0.993	0.804	0.813
bio15	0.370	0.252	0.121	-0.008	0.456	0.295	0.076	0.330	0.357	0.412	0.329	-0.270	0.024	-0.472	1.000	0.020	-0.483	-0.170	-0.222
bio16	0.265	-0.379	0.457	-0.564	0.052	0.412	-0.530	0.190	0.195	0.140	0.356	0.944	0.948	0.812	0.020	1.000	0.813	0.787	0.815
bio17	-0.012	-0.328	0.272	-0.356	-0.185	0.111	-0.360	-0.036	-0.109	-0.115	0.064	0.954	0.775	0.593	-0.483	0.813	1.000	0.794	0.830
bio18	0.287	-0.377	0.224	-0.365	0.090	0.351	-0.402	0.327	0.031	0.213	0.326	0.813	0.747	0.804	-0.170	0.787	0.794	1.000	0.543
bio19	-0.151	-0.301	0.199	-0.321	-0.281	0.011	-0.322	-0.261	-0.037	-0.252	-0.058	0.864	0.773	0.813	-0.222	0.815	0.830	0.543	1.000

ANEXO 2 Polígonos mínimos convexos para cada distribución geográfica actual de *NOTHOFAGUS*



ANEXO 3 Número de datos de ocurrencia (presencia) por cada especie de *Nothofagus*

Especies	N° de ocurrencias
<i>N. aequilateralis</i>	29
<i>N. alesandrii</i>	10
<i>N. alpina</i>	126
<i>N. antarctica</i>	226
<i>N. balansae</i>	12
<i>N. baumanniae</i>	13
<i>N. betuloides</i>	68
<i>N. brassi</i>	12
<i>N. carri</i>	35
<i>N. cliffortioides</i>	4.478
<i>N. codonandra</i>	25
<i>N. cunninghamii</i>	57
<i>N. discoidea</i>	6
<i>N. dombeyi</i>	537
<i>N. fusca</i>	3.588
<i>N. glauca</i>	41
<i>N. grandis</i>	79
<i>N. gunni</i>	18
<i>N. macrocarpa</i>	16
<i>N. menziesii</i>	7.905
<i>N. mooreii</i>	112
<i>N. nitida</i>	57
<i>N. obliqua</i>	285
<i>N. perryi</i>	64
<i>N. pumilio</i>	133
<i>N. resinosa</i>	14
<i>N. solandri</i>	902
<i>N. truncata</i>	763

ANEXO 4 Estimación de AUC (*Area under cover*), porcentaje de contribución de cada variable para cada especie entregado por MAXENT al calcular la probabilidad de ocurrencia por especie

Especie	AUC	Variable climática con mayor contribución	Porcentaje de contribución
<i>N. alessandrii</i>	0.996	PEMC	66.6
<i>N. alpina</i>	0.985	PEMC	45.3
<i>N. antarctica</i>	0.938	PEMC	32.8
<i>N. betuloides</i>	0.926	TEMC	64.9
<i>N. dombeyi</i>	0.955	PEMF	35.8
<i>N. glauca</i>	0.968	TEMS	72.7
<i>N. macrocarpa</i>	0.998	PEMC	77.9
<i>N. nitida</i>	0.959	PEMF	33.3
<i>N. obliqua</i>	0.972	PEMC	53.3
<i>N. pumilio</i>	0.966	PEMC	33.2
<i>N. cliffortioides</i>	0.908	PEMS	30.6
<i>N. cunninghamii</i>	0.981	PEMC	21.4
<i>N. fusca</i>	0.923	PEMS	29.6
<i>N. gunni</i>	0.984	TmiMF	35.2
<i>N. menziesii</i>	0.874	PEMS	29.1
<i>N. moorei</i>	0.989	PEMC	29
<i>N. solandrii</i>	0.961	PEMS	25.4
<i>N. truncata</i>	0.975	PEMS	25
<i>N. aequilateralis</i>	0.999	TEMF	30.9
<i>N. balansae</i>	0.999	TmiMF	21.6
<i>N. baumanniae</i>	0.997	TEMF	27.5
<i>N. brassi</i>	0.941	PEMC	70.8
<i>N. carrii</i>	0.969	PEMC	52.5
<i>N. codonandra</i>	0.999	TEMF	27.5
<i>N. discoidea</i>	0.993	TEMC	26.8
<i>N. grandis</i>	0.974	PEMC	49.1
<i>N. perryi</i>	0.99	PEMC	44.3
<i>N. resinosa</i>	0.957	PEMC	67.5

ANEXO 5 Rangos climáticos para cada especie ordenados por subgéneros

Figura 1 Rangos de precipitación anual para cada una de las especies del subgénero *Brassospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

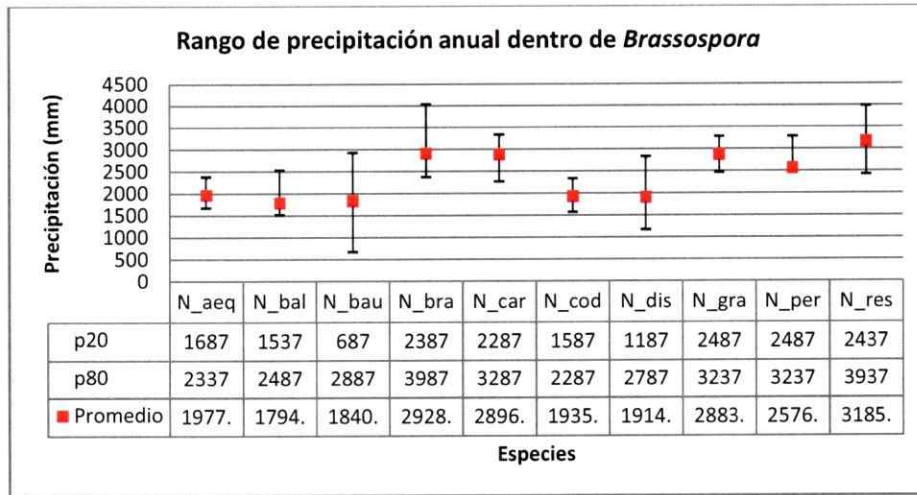


Figura 2 Rangos de precipitación anual para cada especie del subgénero *Fuscospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

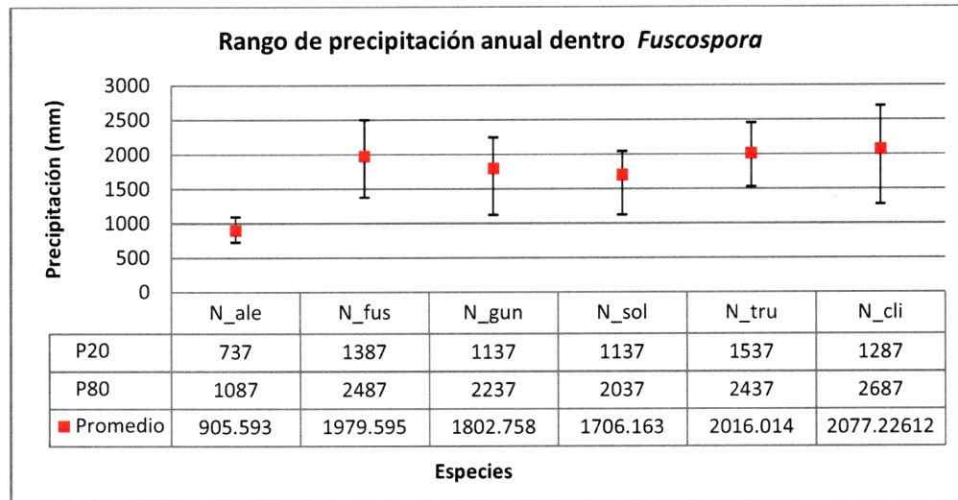


Figura 3 Rangos de precipitación anual para cada especie del subgénero *Lophozonia*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

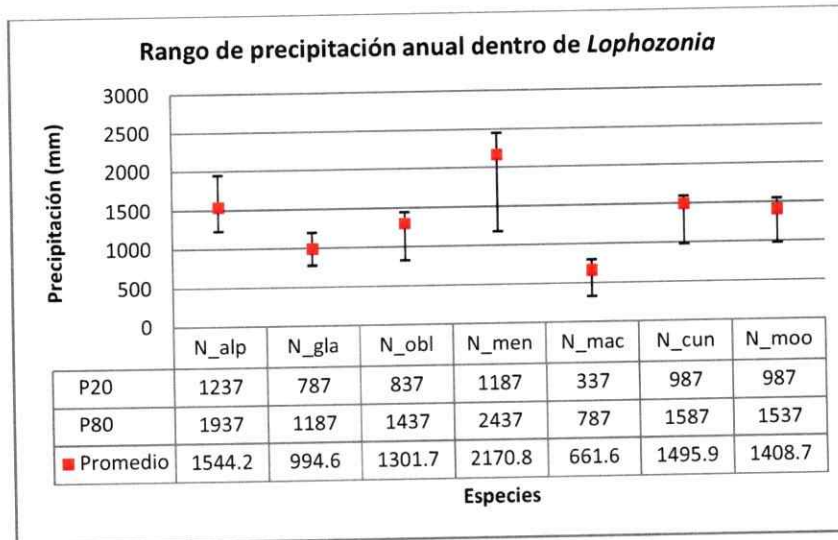


Figura 4 Rangos de precipitación anual para cada especie del subgénero *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

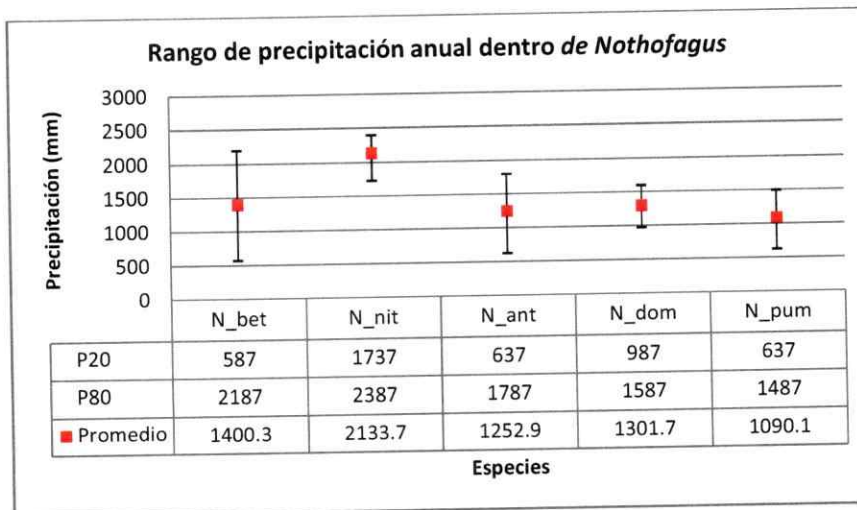


Figura 5 Rangos de precipitación media de la estación más seca para cada especie del subgénero *Brassospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

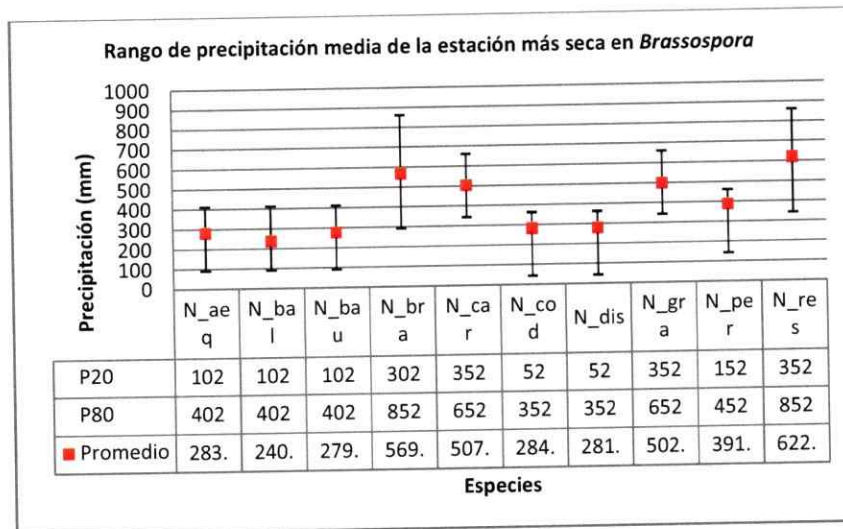


Figura 6 Rangos de precipitación media de la estación más seca para cada especie del subgénero *Fuscospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

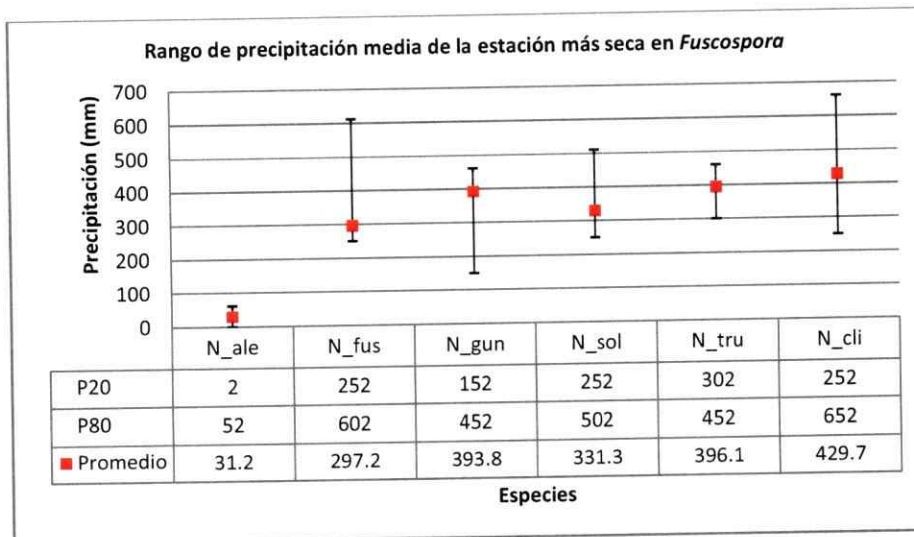


Figura 7 Rangos de precipitación media de la estación más seca para cada especie del subgénero *Lophozonia*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

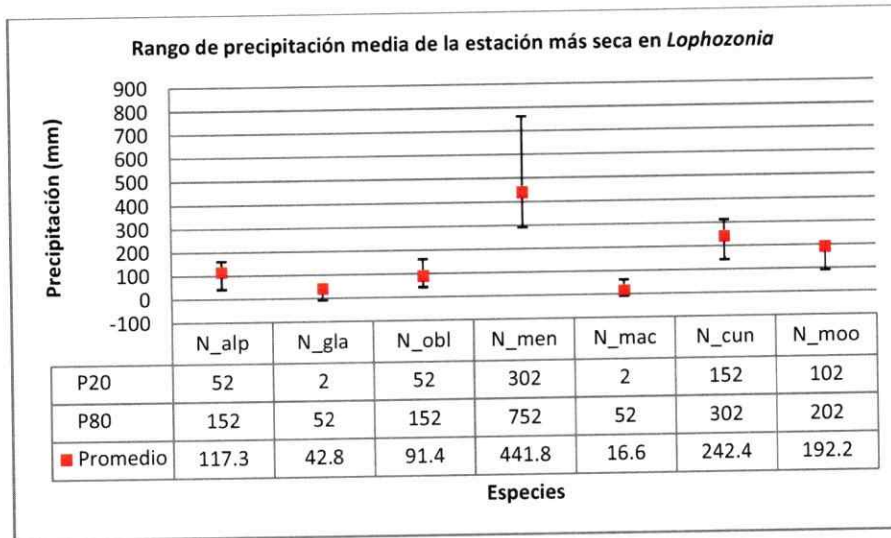


Figura 8 Rangos de precipitación media de la estación más seca para cada especie del subgénero *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

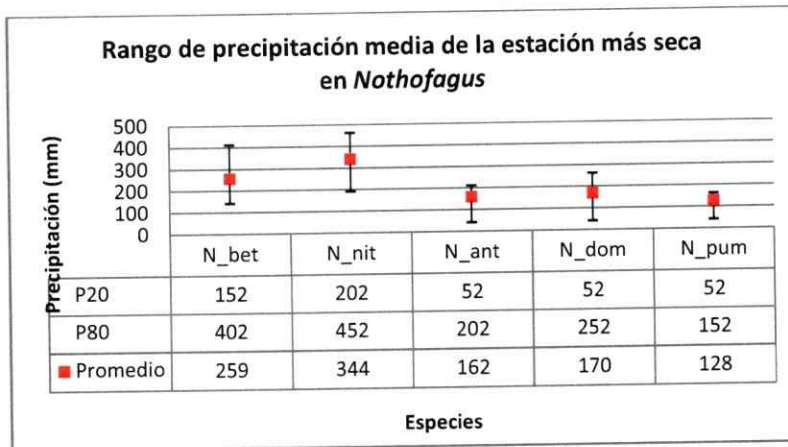


Figura 9 Rangos de precipitación media de la estación más cálida para cada especie del subgénero *Brassospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

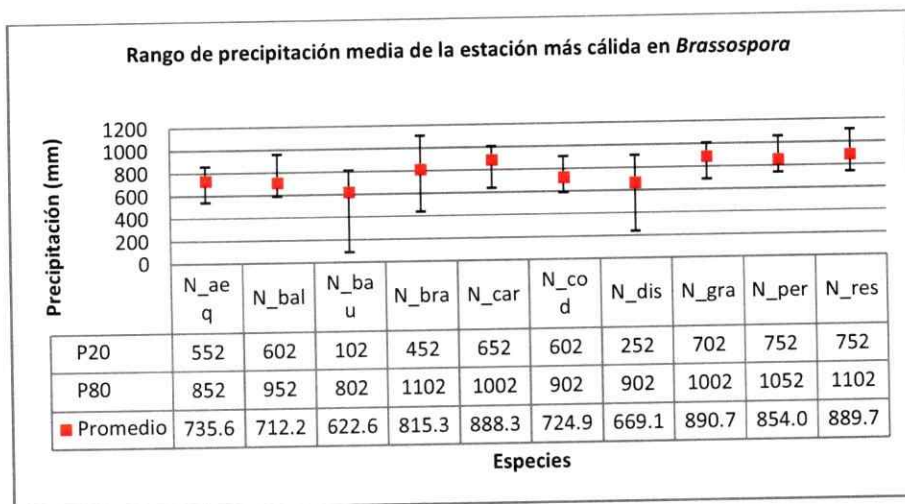


Figura 10 Rangos de precipitación media de la estación más cálida para cada especie del subgénero *Fuscospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

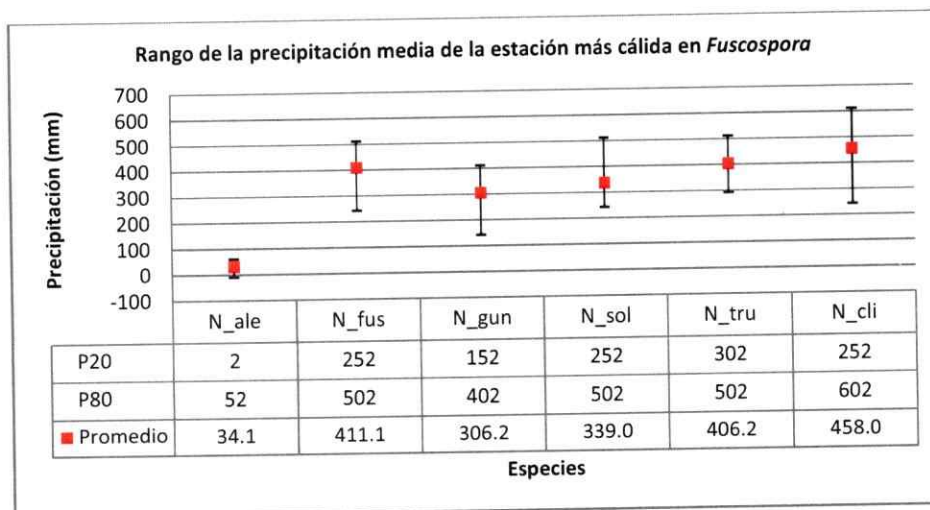


Figura 11 Rangos de precipitación media de la estación más cálida para cada especie del subgénero *Fuscospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

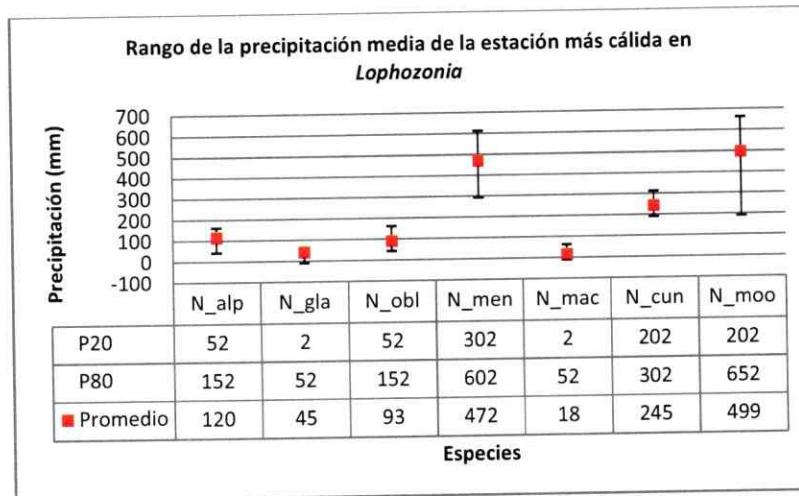


Figura 12 Rangos de precipitación media de la estación más cálida para cada especie del subgénero *Fuscospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de Precipitación anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

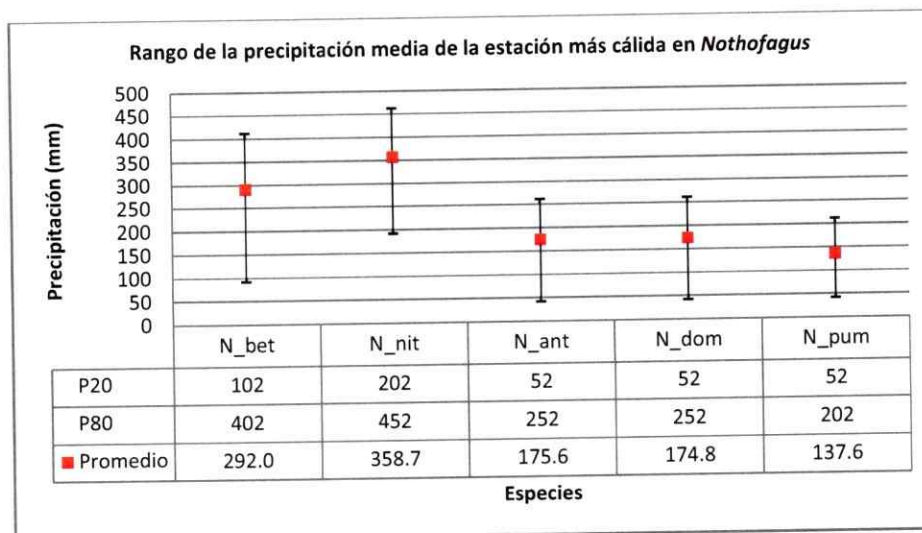


Figura 13 Rangos de temperatura media anual para cada especie del subgénero *Brassospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

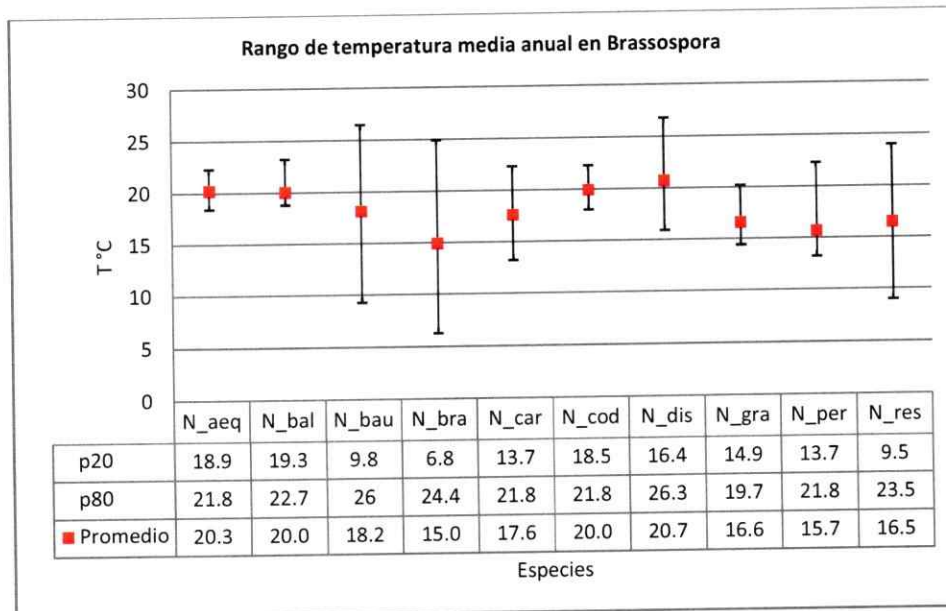


Figura 15 Rangos de temperatura media anual para cada especie del subgénero *Brassospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

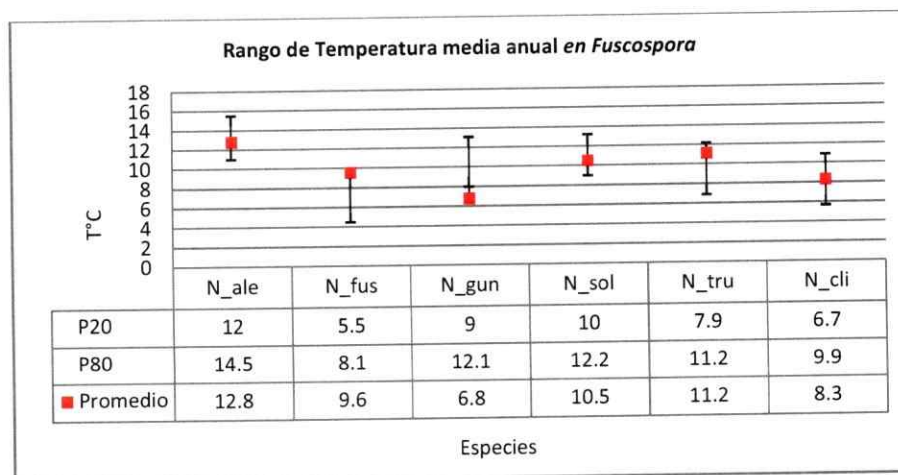


Figura 16 Rangos de temperatura media anual para cada especie del subgénero *Lophozonia*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

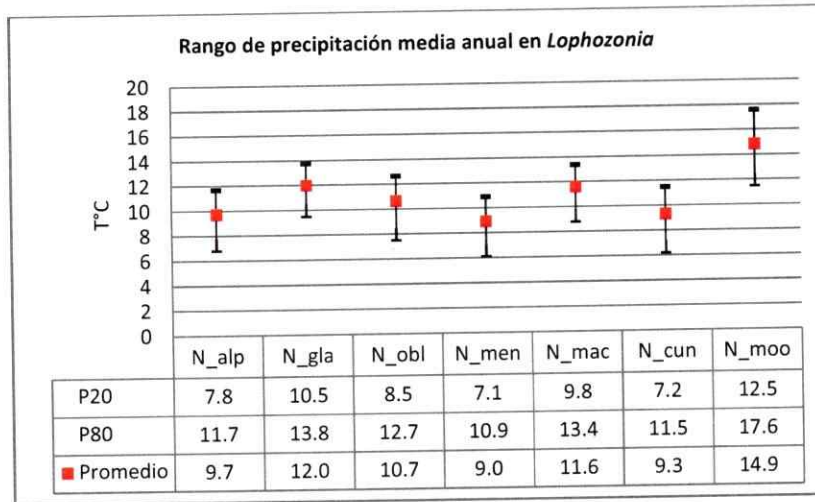


Figura 17 Rangos de temperatura media anual para cada especie del subgénero *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media anual, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

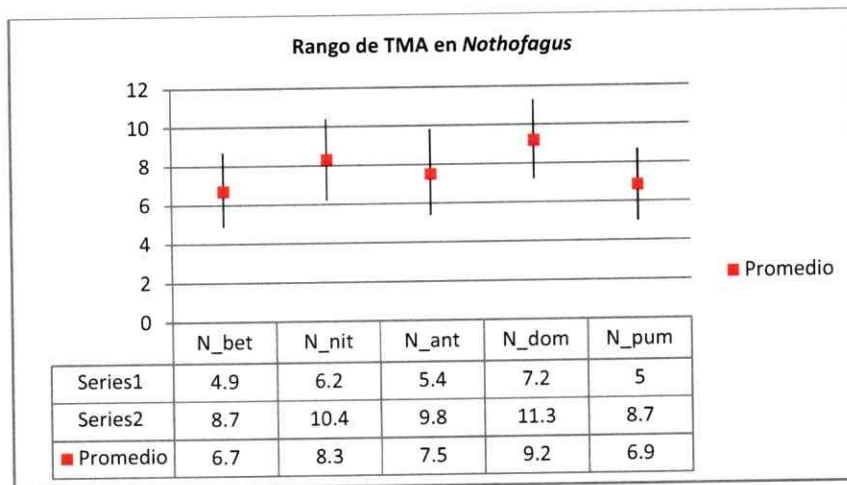


Figura 18 Rangos de temperatura media de la estación más fría para cada especie del subgénero *Brassospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media de la estación más fría, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

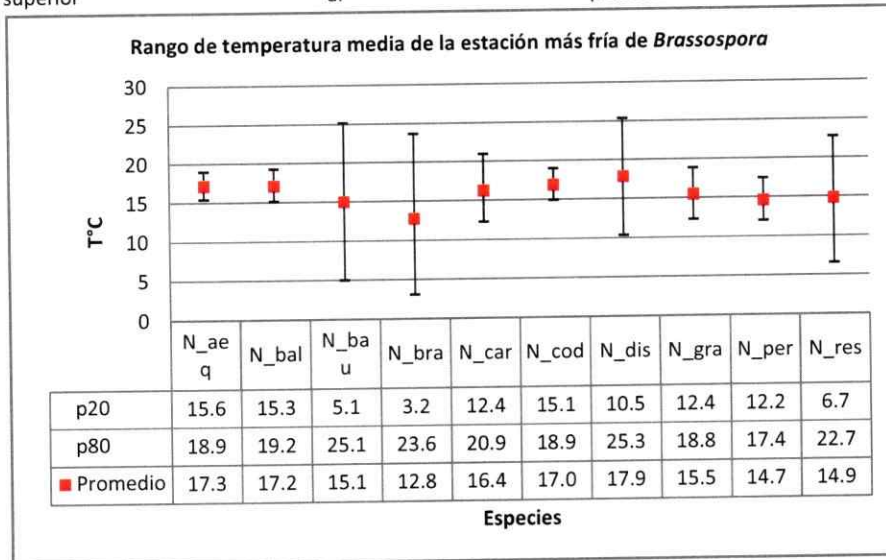


Figura 19 Rangos de temperatura media de la estación más fría para cada especie del subgénero *Fuscospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media de la estación más fría, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80.

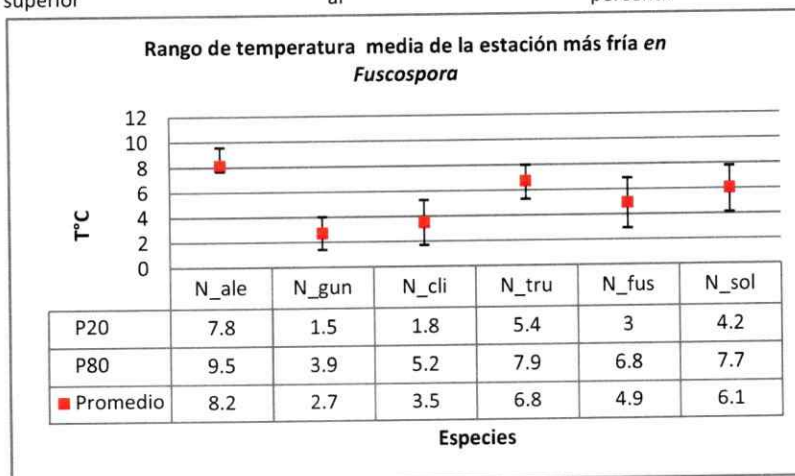


Figura 20 Rangos de temperatura media de la estación más fría para cada especie del subgénero *Lophozonia*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media de la estación más fría, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80

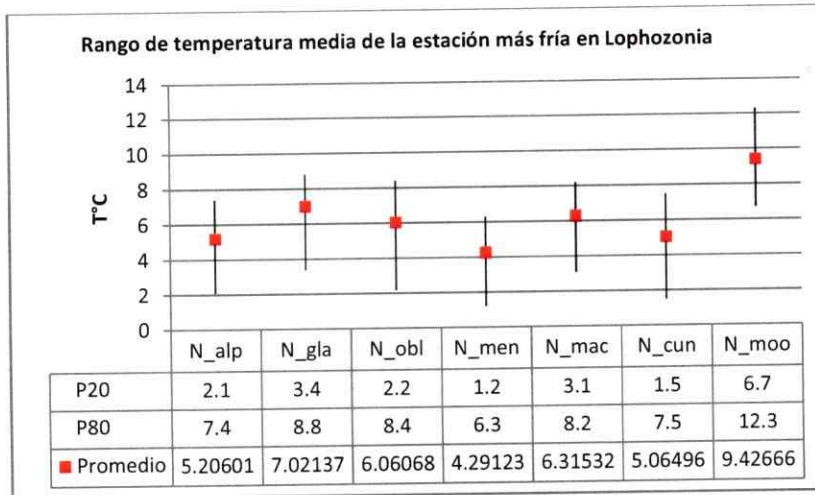


Figura 21 Rangos de temperatura media de la estación más fría para cada especie del subgénero *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media de la estación más fría, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80

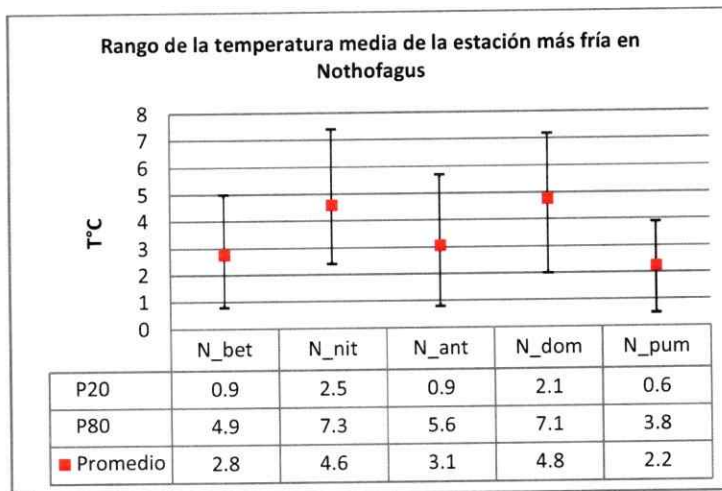


Figura 21 Rangos de temperatura media de la estación más cálida para cada especie del subgénero *Brassospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media de la estación más cálida, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80

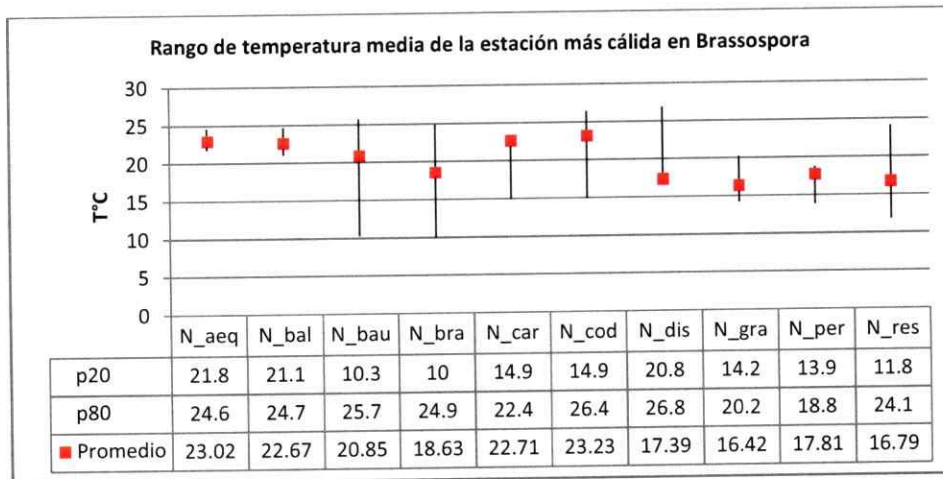


Figura 22 Rangos de temperatura media de la estación más cálida para cada especie del subgénero *Fuscospora*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media de la estación más cálida, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80

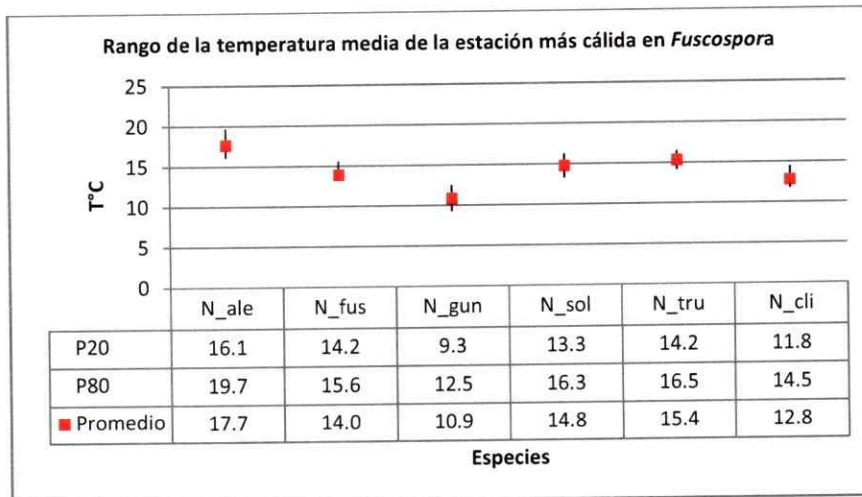


Figura 23 Rangos de temperatura media de la estación más cálida para cada especie del subgénero *Lophozonia*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media de la estación más cálida, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80

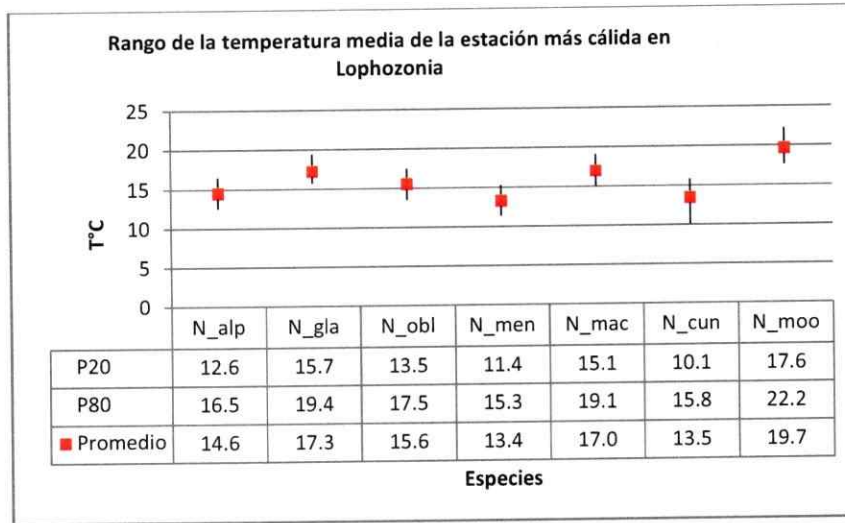
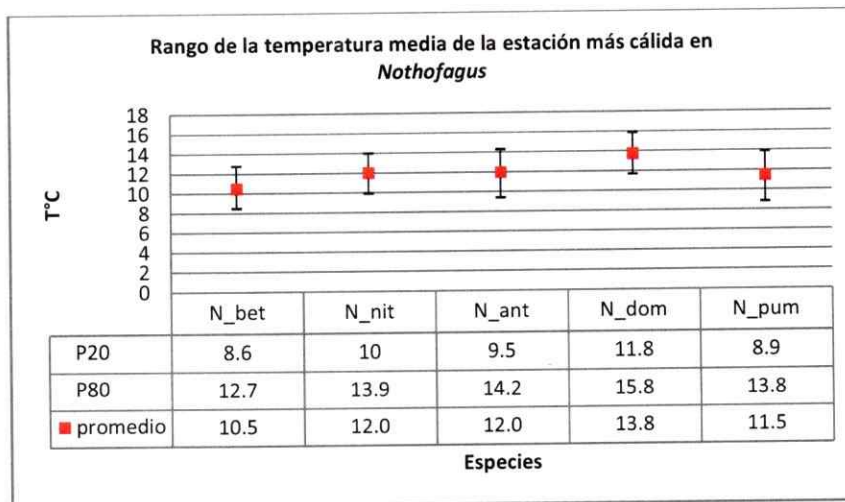


Figura 24 Rangos de temperatura media de la estación más cálida para cada especie del subgénero *Nothofagus*. El cuadro rojo representa el promedio ponderado extraído de la Predicción de la Ocupación de Nicho para cada especie. Las barras en color negro corresponden al rango de temperatura media de la estación más cálida, el límite inferior corresponde al percentil 20 y el límite superior al percentil 80



Anexo 6 Estimaciones ancestrales de cada variable climática por nodo interno de la filogenia

Tabla 1 Estimación de tolerancia climática ancestral de Precipitación Anual (PA)

Nodo internos	Age	PA (mm)
1	72.1	1692.3
2	57.7	1786.7
3	43.3	1869.3
4	28.8	1650.6
5	14.4	1424.8
6	14.4	1657.6
7	7.2	1403.8
8	28.8	2170.5
9	14.4	1844.6
10	9.6	1742.8
11	7.2	2797.8
12	7.2	2829.2
13	9.6	2686.1
14	7.2	1802.6
15	19.2	2165.9
16	2.4	2334.7
17	43.2	2532.9
18	28.8	1455.0
19	14.4	1595.2
20	9.6	1712.0
21	4.8	1760.3
22	48.1	1534.9
23	24.0	1673.4
24	12.0	1545.8
25	24.0	1239.0
26	12.0	1342.1
27	6.0	1263.7

Tabla 2 Estimación de tolerancia climática ancestral de Precipitación media de la estación más cálida (PEMC)

Nodo interno	Age	PEMC (mm)
1	72.1	373.7
2	57.7	426.4
3	43.3	475.2
4	28.8	353.4
5	14.4	259.1
6	14.4	325.9
7	7.2	286.6
8	28.8	645.9
9	14.4	653.7
10	9.6	620.9
11	7.2	808.7
12	7.2	913.5
13	9.6	949.2
14	7.2	431.4
15	19.2	591.8
16	2.4	622
17	43.2	652
18	28.8	276
19	14.4	317.9
20	9.6	319.3
21	4.8	326.1
22	48.1	286
23	24	355.2
24	12	361.4
25	24	129
26	12	109.1
27	6	82.7

Tabla 3 Estimación de tolerancia climática ancestral de Precipitación media de la estación más seca (PEMS)

Nodo interno	Age	PEMS (mm)
1	72.1	254.4
2	57.7	277.7
3	43.3	299.8
4	28.8	248.3
5	14.4	195.8
6	14.4	249.4
7	7.2	216.1
8	28.8	373.4
9	14.4	301.4
10	9.6	275.1
11	7.2	518.9
12	7.2	532.6
13	9.6	467.2
14	7.2	279.3
15	19.2	299.7
16	2.4	326.3
17	43.2	406.8
18	28.8	260.4
19	14.4	362.7
20	9.6	391.7
21	4.8	388.6
22	48.1	215.5
23	24.0	286.6
24	12.0	236.9
25	24.0	105.7
26	12.0	95.1
27	6.0	71.4

Tabla 4 Estimación de tolerancia climática ancestral de Temperatura media anual (TMA)

Nodo interno	Age	TMA (°C)
1	72.1	12.4
2	57.7	12.9
3	43.3	12.9
4	28.8	10.0
5	14.4	8.6
6	14.4	8.4
7	7.2	7.3
8	28.8	16.0
9	14.4	19.0
10	9.6	20.0
11	7.2	16.0
12	7.2	15.6
13	9.6	15.9
14	7.2	13.4
15	19.2	16.1
16	2.4	15.3
17	43.2	13.8
18	28.8	11.4
19	14.4	9.6
20	9.6	10.1
21	4.8	10.7
22	48.1	11.5
23	24.0	10.9
24	12.0	11.7
25	24.0	11.2
26	12.0	10.9
27	6.0	11.2

Tabla 4 Estimación de tolerancia climática ancestral de Temperatura media de la Estación más Fría (TmeEF)

Nodos internos	Age	TmeMF
1	72.1	8.3
2	57.7	9.1
3	43.3	9.3
4	28.8	5.8
5	14.4	4.3
6	14.4	3.8
7	7.2	3.2
8	28.8	13.0
9	14.4	14.6
10	9.6	13.6
11	7.2	15.0
12	7.2	15.2
13	9.6	15.0
14	7.2	10.0
15	19.2	13.7
16	2.4	13.4
17	43.2	11.4
18	28.8	7.1
19	14.4	5.5
20	9.6	5.7
21	4.8	6.1
22	48.1	7.0
23	24.0	6.2
24	12.0	7.1
25	24.0	6.4
26	12.0	6.3
27	6.0	6.8

Tabla 5 Estimación de tolerancia climática ancestral de Temperatura media de la Estación más cálida (TmeEC)

Nodos internos	Age	TmeMC
1	72.1	16.1
2	57.7	16.4
3	43.3	16.4
4	28.8	14.0
5	14.4	13.3
6	14.4	12.2
7	7.2	11.6
8	28.8	18.9
9	14.4	22.1
10	9.6	23.3
11	7.2	18.1
12	7.2	18.3
13	9.6	17.3
14	7.2	17.0
15	19.2	19.4
16	2.4	18.6
17	43.2	16.3
18	28.8	15.1
19	14.4	13.4
20	9.6	14.1
21	4.8	15.0
22	48.1	15.4
23	24.0	14.6
24	12.0	15.0
25	24.0	15.6
26	12.0	15.3
27	6.0	16.1

Anexo 7 Grado de sobreposición de nicho por especies de la Prueba de Equivalencia

	N_aeq	N_bal	N_bsu	N_bra	N_car	N_cod	N_dis	N_per	N_res	N_gra	N_alp	N_gla	N_leo	N_msc	N_obli	N_cun	N_min	N_mo	N_abt	N_gun	N_diff	N_tou	N_fus	N_sol	N_snt	N_do	N_be	N_pu	N_ni	
	1																													
BRASSOPORA																														
N_ae	0.461	1																												
N_bal	0.117	0.295	1																											
N_bs	0.059	0.086	0.019	1																										
N_bra	0.15	0.179	0.107	0.499	1																									
N_car	0.474	0.036	0.411	0.046	0.124	1																								
N_cod	0.063	0.081	0.027	0.366	0.37	0.041	1																							
N_dis	0.147	0.247	0.207	0.307	0.144	0.182	0.182	1																						
N_per	0.03	0.037	0.014	0.459	0.414	0.02	0.40	0.127	1																					
N_res	0.093	0.019	0.083	0.58*	0.702	0.083	0.424	0.439	0.48	1																				
N_gra	0	0	0	0.01	0.002	0	0.011	0.01	0.003	0.005	1																			
N_alp	0.001	0.005	0	0.016	0.004	0	0.016	0.016	0.006	0.007	0.337	1																		
N_gla	0	0.001	0	0.008	0.001	0	0.007	0.004	0.002	0.002	0.337	0.604	1																	
N_leo	0	0	0	0.006	0	0	0.019	0.054	0.002	0.001	0.298	0.314	0.348	1																
N_msc	0.004	0.011	0	0.044	0.035	0	0.033	0.106	0.017	0.04	0.509	0.474	0.392	0.248	1															
N_obli	0.002	0.006	0	0.027	0.046	0	0.024	0.048	0.013	0.027	0.623	0.324	0.27	0.209	0.568	1														
N_cun	0	0.001	0	0.12	0.046	0	0.057	0.054	0.051	0.052	0.059	0.034	0.019	0.018	0.099	0.124	1													
N_min	0.098	0.266	0.059	0.086	0.095	0.059	0.063	0.254	0.031	0.096	0.243	0.318	0.225	0.154	0.332	0.261	0.036	1												
N_mo	0	0.461	0	0	0	0	0.001	0	0	0	0.05	0.133	0.144	0.181	0.044	0.035	0	0.012	1											
N_abt	0	0	0	0.015	0.018	0	0.024	0.029	0.013	0.022	0.397	0.022	0.084	0.083	0.315	0.569	0.184	0.068	0.006	1										
N_gun	0	0	0	0.093	0.044	0	0.032	0.05	0.031	0.042	0.18	0.09	0.065	0.056	0.199	0.327	0.519	0.081	0.001	0.472	1									
N_diff	0.003	0.007	0	0.13	0.08	0	0.038	0.18	0.034	0.096	0.175	0.171	0.107	0.065	0.356	0.234	0.114	0.207	0	0.059	0.154	1								
N_tou	0.001	0.003	0	0.111	0.055	0	0.03	0.102	0.03	0.058	0.218	0.125	0.083	0.066	0.311	0.315	0.302	0.151	0.001	0.238	0.476	0.394	1							
N_fus	0.005	0.014	0.005	0.065	0.065	0	0.027	0.157	0.02	0.081	0.293	0.28	0.212	0.135	0.463	0.357	0.146	0.319	0.007	0.167	0.264	0.467	0.461	1						
N_sol	0	0.001	0	0.035	0.026	0	0.057	0.036	0.024	0.033	0.234	0.047	0.033	0.042	0.25	0.324	0.211	0.038	0.001	0.41	0.214	0.049	0.137	0.086	1					
N_snt	0.001	0.004	0	0.105	0.073	0	0.06	0.139	0.042	0.088	0.341	0.16	0.115	0.1	0.505	0.463	0.147	0.175	0.005	0.419	0.291	0.425	0.421	0.345	0.545	1				
N_do	0.001	0.003	0.001	0.055	0.057	0.001	0.09	0.059	0.045	0.065	0.15*	0.022	0.015	0.029	0.192	0.196	0.159	0.024	0	0.273	0.147	0.051	0.091	0.062	0.621	0.35	1			
N_be	0.001	0.002	0	0.016	0.01	0	0.039	0.011	0.011	0.015	0.318	0.071	0.055	0.068	0.275	0.334	0.085	0.06	0.003	0.386	0.154	0.046	0.115	0.081	0.616	0.51	0.53	1		
N_pu	0.001	0.002	0.001	0.097	0.084	0	0.063	0.158	0.04	0.097	0.123	0.097	0.012	0.012	0.272	0.239	0.181	0.052	0	0.337	0.231	0.26	0.286	0.209	0.558	0.53	0.40	0.33	1	
N_ni																														