



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS -ESCUELA DE  
PREGRADO

**EVOLUCIÓN DEL NICHU CLIMÁTICO DEL GÉNERO  
*ESCALLONIA* MUTIS EX L.F. (ESCALLONIACEAE) EN  
SUDAMÉRICA**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento  
parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en  
Medio Ambiente.

**María José Dibán Karmy**

Director del Seminario de Título Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo

2 de enero, 2018



## INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por el **Srta. María José Dibán Karmy** “**EVOLUCIÓN DEL NICHOS CLIMÁTICO DEL GÉNERO *ESCALLONIA* MUTIS EX L.F. (ESCALLONIACEAE) EN SUDAMÉRICA**”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente

**Director Seminario de Título:**

**Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo** \_\_\_\_\_

**Comisión Revisora y Evaluadora**

**Presidente Comisión:**

**Marco Méndez** \_\_\_\_\_

**Evaluador:**

**Alejandra González** \_\_\_\_\_

Santiago de Chile, 2 de enero de 2018

# Índice de contenido

Resumen.....	1
Abstract .....	3
Introducción .....	5
Hipótesis .....	14
Objetivo general.....	14
Objetivos específicos .....	14
Metodología .....	16
Selección de especies y obtención de coordenadas geográficas.....	16
Selección de variables bioclimáticas .....	19
Modelación del nicho climático.....	22
Obtención de los valores ponderados de la Predicción de Ocupación de Nicho .....	22
Reconstrucción filogenética.....	23
Modelos de evolución y conservatismo de nicho .....	26
Reconstrucción del área ancestral.....	27
Resultados .....	28
Nichos climáticos actuales del Género <i>Escallonia</i> .....	28
Ajuste de las modelaciones de nicho climático .....	29
Reconstrucción filogenética.....	30
Reconstrucción del clima ancestral.....	32
Modelos de evolución y conservatismo de nicho .....	36
Reconstrucción del rango de distribución ancestral .....	37
Discusión.....	40
Conclusión .....	46
Referencias.....	47
Anexos .....	53

## Índice de tablas

<b>Tabla 1:</b> Condiciones de temperaturas (°C), precipitaciones (mm) y altitud (m.s.n.m.) mínimas, máximas y promedios de cada zona de distribución del Género <i>Escallonia</i> , a partir de los promedios obtenidos de esas variables para cada especie. ....	11
<b>Tabla 2:</b> Cantidad de registros para cada especie utilizada, y país de distribución de cada una. ....	18
<b>Tabla 3:</b> Variables bioclimáticas utilizadas a partir de WorldClim (Hijmans y col., 2005), con la abreviación y el significado. ....	19
<b>Tabla 4:</b> Especies del Género <i>Escallonia</i> , y los outgroups utilizados junto con código, la localidad, coordenadas y secuencia del gen <i>Nia</i> obtenidas de GenBank, elaboradas por Zapata (2013). ....	24
<b>Tabla 5:</b> Estimaciones paleoclimáticas de temperatura media anual, y precipitación anual de localidades fósiles en Chile y Argentina (Hinojosa, 2005, Pino, 2016 y Gutiérrez, 2017). ....	26
<b>Tabla 6:</b> Valores de AUC obtenidos para cada especie por medio del análisis de modelación de nicho en MaxEnt. ....	29
<b>Tabla 7:</b> Resultados del análisis de conservatismo de nicho filogenético para cada variable bioclimática estudiada, y su valor respectivo de cada modelo de evolución: modelo Browniano (BM), Ornsted Uhlembeck (OU), y aleatorio (WN). Además, se muestran los resultados obtenidos de la señal filogenética por medio del parámetro “lambda” de Pagel (1999) para cada variable bioclimática estudiada. ....	36

## Índice de figuras

<b>Figura 1:</b> Mapa de distribución de los Géneros pertenecientes a la Familia Escalloniaceae .....	8
<b>Figura 2:</b> Mapa de distribución de las especies del Género <i>Escallonia</i> en Sudamérica.. .....	12
<b>Figura 3:</b> Análisis de Componentes Principales con las 19 variables bioclimáticas, y con todos los registros de las 35 especies escogidas, separadas por zonas geográficas. ....	21
<b>Figura 4:</b> Proporción de los tipos de clima de los PNO ponderados en los que actualmente se distribuye el Género <i>Escallonia</i> , según la clasificación de Nix (1991)...	28
<b>Figura 5:</b> Árbol filogenético de consenso obtenido a partir del análisis Bayesiano. ....	31
<b>Figura 6:</b> Reconstrucción del nicho climático de la temperatura media anual para el Género <i>Escallonia</i> en el tiempo.....	33
<b>Figura 7:</b> Reconstrucción del nicho climático de la (A) temperatura estacional (Bio 4), (B) temperatura promedio de la estación más húmeda (Bio 8), (C) temperatura promedio de la estación más cálida (Bio 10), y (D) temperatura promedio de la estación más fría (Bio 11), para el Género <i>Escallonia</i> en el tiempo.....	34
<b>Figura 8:</b> Reconstrucción del nicho climático de la (A) precipitación anual (Bio 12), (B) precipitación de la estación más húmeda (Bio 16), (C) precipitación de la estación más cálida (Bio 18), y (D) precipitación de la estación más fría (Bio 19). ....	35
<b>Figura 9:</b> Estimación de la distribución más probable para cada nodo de la filogenia de <i>Escallonia</i> , mediante el modelo DEC. ....	38
<b>Figura 10:</b> Estimación de la distribución del ancestro común más reciente para cada nodo, según el modelo DEC. Cada gráfico de torta representa la probabilidad relativa de áreas de distribución.....	39

## Lista de abreviaturas

Bio1: Temperatura media anual

Bio2: Rango medio diurno (Promedio  $T^{\circ}$  mensual ( $T^{\circ}$  max -  $T^{\circ}$  min))

Bio3: Isotermalidad (Bio2/Bio7) \* 100

Bio4: Temperatura estacional (desviación estándar \*100)

Bio5: Temperatura máxima del mes más cálido

Bio6: Temperatura mínima del mes más frío

Bio7: Rango anual de temperatura (Bio5-Bio6)

Bio8: Temperatura promedio de la estación más húmeda

Bio9: Temperatura promedio de la estación más seca

Bio10: Temperatura promedio de la estación más cálida

Bio11: Temperatura promedio de la estación más fría

Bio12: Precipitación anual

Bio13: Precipitación del mes más húmedo

Bio14: Precipitación del mes más seco

Bio15: Precipitación estacional (coeficiente de variación)

Bio16: Precipitación de la estación más húmeda

Bio17: Precipitación de la estación más seca

Bio18: Precipitación de la estación más cálida

Bio19: Precipitación de la estación más fría

ACMR: Ancestro común más reciente

HNT: Hipótesis de nicho tropical

## Resumen

En escala global se ha documentado que el gradiente de riqueza de Familias de angiospermas está asociado al clima actual. Además, en regiones tropicales se concentran los clados de angiospermas más antiguos, donde las especies más emparentadas tienden a crecer en biomas y climas similares, surgiendo así la “hipótesis de conservatismo de nicho tropical” (HNT), la cual respalda el posible origen tropical de la mayoría de los grupos de angiospermas. Por lo que la dispersión hacia zonas templadas ocurrió con descenso de las temperaturas, y el desarrollo de tolerancia a la congelación, con lo cual pudieron colonizar latitudes altas. Sudamérica está enmarcado en un contexto biogeográfico y climático asociado al desmembramiento de Gondwana, alzamiento de la Cordillera de los Andes, surgimiento de la corriente fría de Humboldt y la aparición del desierto de Atacama, lo cual llevó a la distribución disyunta en diversos Géneros, como *Escallonia*, el cual está compuesto por 39 especies distribuidas en Sudamérica, mayoritariamente a lo largo de la Cordillera de los Andes desde Costa Rica hasta Tierra del Fuego. De este modo, habita en distintos climas: tropical, mediterráneo y templado. Por lo que surgen las siguientes preguntas: (1) ¿Dónde y en qué tipo de clima se habría originado el Género *Escallonia*?, (2) dada su distribución actual y la filogenia ¿cómo evolucionó su nicho climático?

El objetivo general es predecir las condiciones climáticas y las zonas geográficas en las cuales se habría originado el Género *Escallonia* y analizar mediante qué modelo evolutivo habría cambiado su nicho climático en el tiempo hasta llegar a las condiciones actuales.

Se modeló el nicho de 35 especies del Género *Escallonia* con 9 variables bioclimáticas previamente seleccionadas a través de un PCA, posteriormente se obtuvieron los valores de PNO y PNO ponderados. Se reconstruyó la filogenia del género NIA, por medio de inferencia Bayesiana. Luego se realizó una reconstrucción de clima ancestral, área ancestral y de modelos de evolución.

Los resultados muestran que el ancestro común más reciente (ACMR) del Género *Escallonia* se originó hace  $52,17 \pm 0,85$  Ma, correspondiente al Eoceno temprano, con una temperatura media anual de  $13,8^{\circ}\text{C}$ , y precipitación anual de 1.081 mm, correspondiente a un clima mesotermal, en la zona centro y Sur de los Andes. Durante el Oligoceno, entre los  $\sim 32$  y 20 Ma., evoluciona el clima microtermal en las especies templadas. La colonización hacia los Andes Norte habría sido por expansión de área, siguiendo el clima mesotermal, cual se iba generando a medida que los Andes se elevaba. Por su parte, la separación Este-Oeste de las especies, y la colonización de Brasil, ocurrió por medio de expansión del rango de distribución desde los Andes centrales. Finalmente, *Escallonia* no se habría originado en la zona tropical y migrado hacia el Sur, como propone la HNT, sino que seguiría el patrón opuesto: hacia el trópico.

## Abstract

Broad-scale richness gradients of angiosperm families are closely related with actual climate. In addition, the older angiosperms clades are concentrated in tropic regions, so related species tend to grow in similar biomes, latitudes and climates, according to “tropical niche conservatism hypothesis” (TNCH), proposing that angiosperms probably have a tropical origin. Then, dispersion to temperate areas occur when global temperatures decrease, by evolving tolerance to freezing, allowing to invade high latitudes. South America has a biogeographic and climatic context associated to breakup of Gondwana, the uplift of Andes, emergence of the cold Humboldt Current, and Atacama Desert, which lead to disjunct distribution of diverse genus, like *Escallonia*, with 39 species distributed in South America, mostly along the Andes from Costa Rica to Tierra del Fuego. In this way, this genus habit in different climates: tropical, mediterranean, and temperate. So, the following questions arise: (1) where and in which climate *Escallonia* genus was originated? and (2) as we have its actual distribution and its phylogeny, how the climate niche of this genus evolved?

The aim of this study is to predict the ancestral climatic conditions and geographical distribution of *Escallonia* genus, and to analyze by which evolutionary model the climate niche would have changed in time until arriving at the present conditions.

The niche of 35 species of the genus *Escallonia* was modeled with 9 bioclimatic variables previously selected through a PCA, after which PNO and PNO weighted values were obtained. The phylogeny of the NIA gene was reconstructed by means of

Bayesian inference. Then an ancestral climate reconstruction, ancestral area and evolutionary models were carried out.

Our results show that the most recent common ancestor (MRCA) of *Escallonia* Genus was originated  $52,17 \pm 0,85$  My. ago, corresponding to the early Eocene, with an annual average temperature of  $13,8$  °C, and annual precipitation of 1.081 mm, corresponding to a mesothermal climate, in central and Southern Andes. During Oligocene, between the 32 and 20 My. microthermal climate evolves in the temperate species. Colonization to Northern Andes would be occur by areal expansion, following mesothermal climate, originated by the rising of Andes mountain. Meanwhile, East-West species separation, and Brasil colonization occur by areal expansion range from central Andes. Finally, the origin of *Escallonia* wasn't in tropical zone, with a posterior Southern Andes colonization, as TNCH proposed, but it would follow the opposite pattern: into the tropics.

## Introducción

Es ampliamente reconocido y documentado a nivel global el gradiente latitudinal de riqueza de familias de angiospermas, donde la mayor diversidad de familias se concentra en el ecuador y disminuye hacia los polos (Wright y col., 1993, Hawkins y col., 2003, Field y col., 2009). Este patrón se encuentra primariamente asociado al clima actual, donde las temperaturas y precipitaciones juegan un rol importante en la distribución de las especies (Clarke & Gaston 2006), postulándose que: (1) la temperatura controla la disponibilidad de nutrientes y la transpiración. Además, se sugiere que las variaciones térmicas estacionales también influyen, ya que mientras mayor sea ésta, asociada a latitudes medias y altas, más generalistas serán fisiológicamente los organismos, generando menor diversidad (Stevens, 1989); (2) que las energías lumínicas y químicas también afectan a la diversidad, pero diferenciadamente. Por ejemplo, se conoce el fuerte gradiente latitudinal de la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR), la cual es mayor en las latitudes bajas y menor en las altas, debido al ángulo de incidencia de la luz en la atmósfera terrestre. Por su parte, la energía química se obtiene a partir de los fotones, y se utiliza para construir la biomasa de los tejidos. Y, finalmente, (3) el agua provee los protones y electrones necesarios para la fotosíntesis, permite el movimiento y absorción de nutrientes, y es el solvente para las reacciones bioquímicas al interior de las plantas. Se ha documentado que la oscilación en la precipitación anual es baja en el trópico y en los polos, y es mayor en latitudes medias (Stevens, 1989). De éstos 3 factores, el más explicativo es la disponibilidad de

agua y el potencial de evapotranspiración, sin embargo, también es importante la combinación de todos los factores (Hawkins y col., 2003, Clarke & Gaston 2006).

Se ha propuesto que la fuerte correlación entre el clima y la riqueza de especies y familias no solo se debe a procesos ecológicos, sino que también a biogeográficos y evolutivos (Qian & Ricklefs 2004, Wiens & Donoghue 2004). Por ejemplo, se ha documentado que en regiones tropicales se concentran los clados de angiospermas más antiguos (Wiens & Donoghue 2004), y que existiría una relación filogenética entre especies emparentadas y los nichos ambientales que ocupan, así, especies más emparentadas tienden a crecer en biomas y climas similares, lo cual indica que los requerimientos ecológicos cumplirían con el conservatismo de nicho filogenético, (Crisp y col., 2009, Hawkins y col., 2011; Pérez y col., 2014), el cual se define como la tendencia de las especies a retener las características de su nicho fundamental a través del tiempo (Wiens & Graham 2005). A partir de estos antecedentes surge la “hipótesis de conservatismo de nicho tropical” (Wiens & Donoghue 2004), la cual propone que la alta riqueza de especies en las zonas tropicales se debe a que estas zonas tuvieron una gran extensión territorial y por largo período de tiempo hasta mediados del Cenozoico (Behrensmeyer y col., 1992), lo cual respalda el posible origen tropical de la mayoría de los grupos de angiospermas (Crane & Lidgard 1989, Francis & Curie 2003). De este modo, la dispersión hacia zonas templadas se restringió por el advenimiento del clima frío y la estacionalidad marcada desde mediados del Cenozoico en adelante (Donoghue, 2008, Kerkhoff y col., 2014), por lo que desarrollaron tolerancia a la congelación, con lo cual pudieron colonizar latitudes altas (Ricklefs, 2005).

Actualmente se pueden encontrar distintos biomas asociados a latitudes medias y altas, con climas fríos y/o secos. Según la clasificación de Whittaker (1970), en estas latitudes es posible distinguir tundra, taiga, savanna, desiertos, bosques templados, entre otros, cada uno asociado a rangos particulares de temperaturas y regímenes de precipitaciones. En Sudamérica, la evolución de sus biomas se enmarcan en un contexto biogeográfico y climático asociado al desmembramiento de Gondwana y los procesos tectónicos y climáticos ocurridos durante el Cenozoico y que culminan con el alzamiento de la Cordillera de los Andes, y la consecuente generación de la Diagonal Árida de Sudamérica (Hinojosa & Villagrán 1997, Villagrán & Hinojosa 1997). Este evento se considera uno de los más importantes en el aislamiento de los bosques del sur de Sudamérica de los bosques de latitudes medias y altas del continente (Villagrán & Armesto 2005). El surgimiento de la Diagonal Árida, junto con el cordón montañoso de Los Andes generaron disyunciones florísticas Neotropicales en diversas familias y Géneros, como *Escallonia*, *Azara*, *Crinodendron*, *Myrteola*, *Blepharocalyx*, *Myrceugenia*, *Polylepis*, *Tropaeolum* y *Chuquiraga* entre otros (Villagrán & Hinojosa 1997). Además, la orogénesis Andina ha tenido un importante efecto en la diversificación y unicidad de la biota (Richardson y col., 2001; Mittermeier y col., 2005; Kier y col., 2009), lo cual puede ser atribuido a que conforma una barrera biogeográfica para la dispersión este-oeste, aislando a los organismos por medio de procesos de vicarianza (Luebert y col., 2011), además de generar un gradiente de elevación que puede gatillar la diferenciación ecológica y especiación (Kozak & Wiens 2007). De este modo, diversos linajes de plantas diversificaron asociados a Los Andes, siendo unos

pocos exclusivos de estas zonas (Young y col., 2002), como es el caso de *Escallonia* Mutis ex L.f., perteneciente a la Familia Escalloniaceae (Zapata, 2013).

La Familia Escalloniaceae consta de siete Géneros: *Forgesia*, la cual se distribuye en las Islas Mauricio; *Valdivia*, la cual es endémica de Chile; *Escallonia* perteneciente a Sudamérica; *Eremosyne*, la cual es australiana; *Anopterus* distribuida en Australia y Tazmania; *Tribeles* de Chile y Argentina; y *Polyosma* la cual es el Género basal, distribuido en el sur de China, Sudeste de Asia, Australia y Nueva Caledonia (*Escallonia* in GBIF, 2017) (Figura 1).

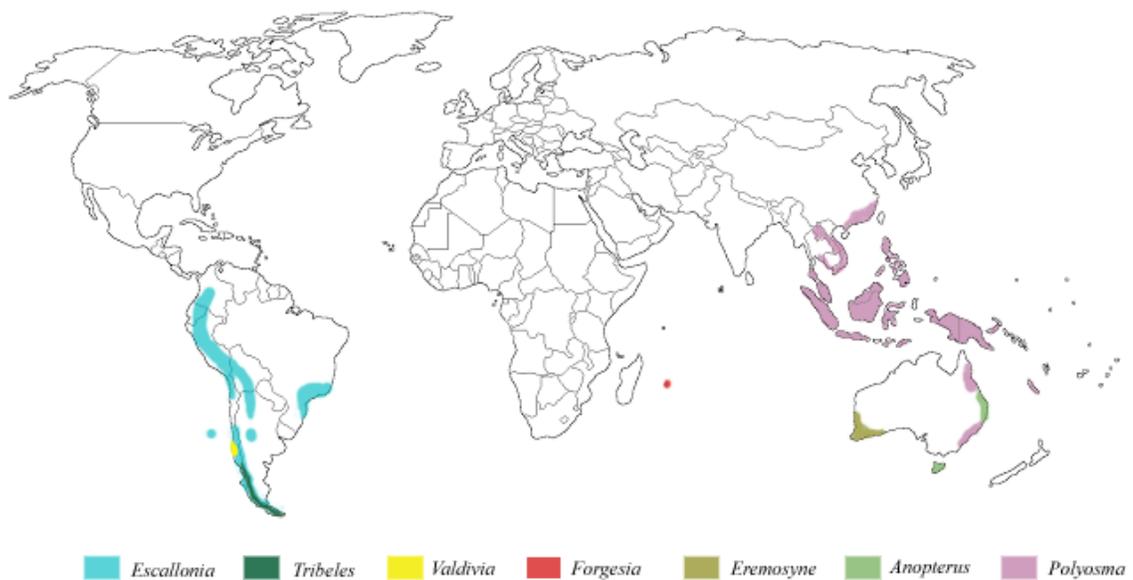


Figura 1: Mapa de distribución de los Géneros pertenecientes a la Familia Escalloniaceae

De éstos, *Escallonia* es uno de los más diversos, con 39 especies distribuidas en Sudamérica, y en su mayoría a lo largo de la Cordillera de los Andes desde Costa Rica hasta Tierra del Fuego, concentrándose la mayor diversidad en Los Andes norte y centro, seguido por Chile, y algunas en Paraguay, Uruguay, el archipiélago Juan

Fernández y las costas del sur de Brasil (Sede y col., 2013). Se puede agrupar en cuatro zonas, dividiendo la Cordillera de Los Andes en 3 grupos, según las características morfológicas propuesta por Gansser (1973) (Figura 2)

1. Los Andes sur: Esta zona abarca principalmente la zona centro, Sur de Chile, y Patagonia Argentina. Son 13 las especies que se distribuyen en esa zona. Predomina el clima mediterráneo y templado, que, según la clasificación de Köppen, corresponde a Csb y Cfb respectivamente (Köppen, 1936).
2. Los Andes centro: Abarca las zonas andinas del Norte de Chile, Perú, Bolivia y Argentina, abarcando parte de los Yungas, en su mayoría por sobre los 2.000 m.s.n.m. Comprende 11 especies con dicha distribución. Predomina el clima subpolar oceánico; subtropical con inviernos secos y veranos cálidos; y templado con inviernos secos y veranos suaves, correspondiendo a Cfc, Cwa y Cwb respectivamente (Köppen, 1936).
3. Los Andes norte: Las 6 especies que se distribuyen en el cordón montañoso de Los Andes del Norte, es decir, desde Panamá, Colombia y Ecuador, hasta aproximadamente los 4°S, en el Golfo de Guayaquil, en su mayoría por sobre los 2.000 m.s.n.m. Además, se distribuye en parte de Los Andes centrales, desde los 4°S hasta aproximadamente los 20°S, abarcando Perú y parte de Bolivia. Los tipos climáticos que predominan son tropical con invierno seco; ecuatorial; y oceánico mediterráneo con veranos suaves, siendo respectivamente Aw, Af y Csb (Köppen, 1936).

4. Sureste de Brasil: Abarca la zona Sur-Este de Brasil, e incluye una porción del Este de Uruguay. Incluye a 9 especies del Género, y se caracteriza por poseer en su mayoría un clima subtropical sin estación seca, con verano cálido; clima subtropical húmedo y oceánico frío, con lluvias abundantes en todo el año; y clima subtropical con estación fría seca y verano cálido y lluvioso, que según la clasificación de Köppen corresponde a Cfa, Cfc y Cwa respectivamente (Köppen, 1936).

De estas zonas, las especies que se distribuyen en la zona Sur-Este de Brasil y Uruguay, son las que habitan en condiciones más cálidas y lluviosas, y las especies chilenas en las más frías (Tabla 1).

Tabla 1: Condiciones de temperaturas (°C), precipitaciones (mm) y altitud (m.s.n.m.) mínimas, máximas y promedios de cada zona de distribución del Género *Escallonia*, a partir de los promedios obtenidos de esas variables para cada especie. En negrita se resaltan los valores mayores para cada variable climática.

		Bio 1: T° media anual	Bio 10: T° verano	Bio 11: T° invierno	Bio 12: Pp anual	Bio 18: Pp verano	Bio 19: Pp invierno	Altitud
Andes Sur	Mín.	5.6	9.5	1.4	591.8	29.0	328.6	239.4
	Máx.	14.4	17.6	11.5	1852.3	357.9	866.8	1585.8
	Prom.	9.6	14.3	5.1	1284.6	126.0	<b>580.2</b>	890.5
Andes Centro	Mín.	8.4	11.8	4.9	78.8	21.9	26.8	855.0
	Máx.	18.7	22.6	15.9	1372.9	437.7	440.2	2811.2
	Prom.	15.2	17.6	12.3	807.9	309.7	94.0	2059.8
Andes Norte	Mín.	11.1	11.6	10.1	871.2	211.5	49.6	2132.9
	Máx.	16.5	18.9	15.8	1674.3	464.1	369.7	3162.5
	Prom.	14.5	15.4	<b>13.1</b>	1185.1	346.4	219.6	<b>2531.2</b>
Brasil	Mín.	15.3	18.5	11.8	1484.5	449.1	219.7	678.6
	Máx.	17.3	21.2	13.4	1809.1	714.1	354.1	1284.9
	Prom.	<b>16.5</b>	<b>19.9</b>	12.8	<b>1584.9</b>	<b>529.0</b>	283.8	921.3

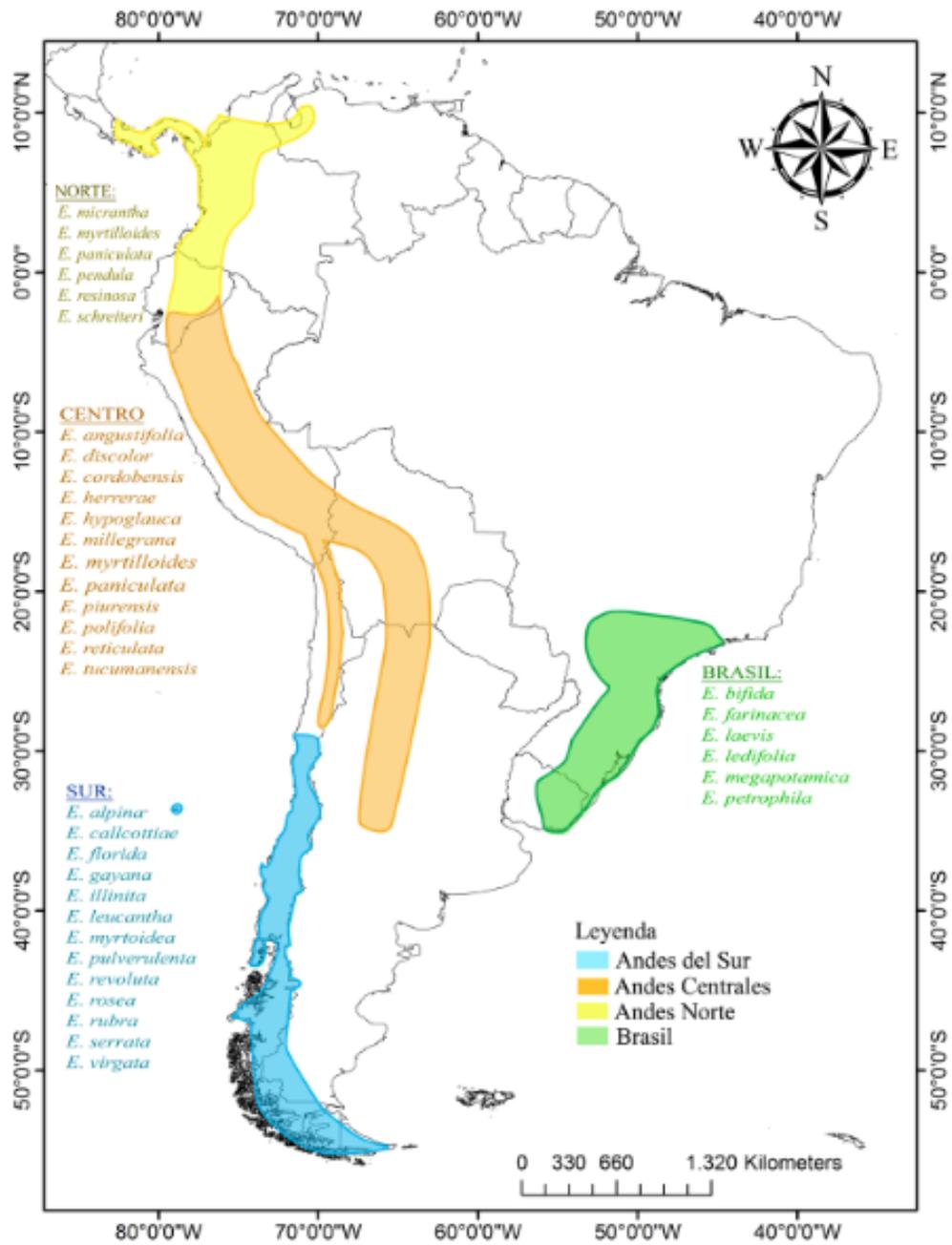


Figura 2: Mapa de distribución de las especies del Género *Escallonia* en Sudamérica. En amarillo se muestran las especies que habitan en Los Andes Norte; en naranja las de Los Andes Centrales; en celeste las de Los Andes Sur; y en verde las del Sureste de Brasil y parte de Uruguay.

La mayoría de las especies habitan cerca de fuentes de agua dulce, bosques abiertos, zonas costeras y cordilleranas (Brako & Zarucchi 1993). Algunas especies poseen una amplia distribución en los bosques templados (ej. *E. rubra*), o en los Andes Norte y centro (ej. *E. myrtilloides*), mientras que otras son más restringidas, por ejemplo *E. callcottiae* en el archipiélago Juan Fernández (Zapata, 2013).

Morfológicamente, se caracterizan por presentar desde arbustos (~ 1 m) a árboles medianos (~ 6 m), con hojas simples, filotaxia en espiral, margen serrado, y con variados tamaños. Las flores pueden ser simples o en inflorescencias en panículas con pocas o muchas flores, con gran variedad en el largo y forma de los órganos florales (Zapata, 2013). Algunas especies muestran cambios en los rasgos de morfología foliar según su distribución geográfica, siendo algunas especies muy similares entre sí, donde se dificulta su identificación (ej. *E. rubra*, *E. rosea* y *E. alpina*), existiendo además híbridos entre las especies (Sleumer, 1968). Desde el punto de vista filogenético, *Escallonia* sería un grupo monofilético (Lundberg, 2001, Tank & Donoghue 2010, Zapata, 2013), sin embargo, el origen geográfico no está muy claro.

De este modo, el Género *Escallonia* habita en distintos tipos climas, como el tropical, mediterráneo, templado e incluso desértico, por lo que surgen las siguientes preguntas: (1) ¿Dónde y en qué tipo de clima se habría originado el Género *Escallonia*?, (2) dada su distribución actual y la filogenia ¿cómo evolucionó su nicho climático?

## **Hipótesis**

1. Dado que la HNT propone que las especies se originaron bajo condiciones climáticas megatermales, se espera que el clima ancestral modelado para *Escallonia* sea de temperatura media anual mayor o igual a 22°C y precipitación media anual por sobre 549 mm (Nix 1991).
2. Dado que la HNT propone que los linajes tendrían un origen en latitudes tropicales, y que la condición microtermal es más reciente, entonces se espera que la presencia de nicho templado en *Escallonia* sea una condición derivada o anidada a clados actualmente tropicales.
3. Dado que la HNT propone que hay conservación de nicho filogenético, se espera que las especies más emparentadas entre sí posean un nicho climático actual similar.

## **Objetivo general**

Estimar el modo de evolución del nicho climático y su expresión geográfica en el Género *Escallonia*.

## **Objetivos específicos**

1. Estudiar el nicho climático actual del Género con las variables bioclimáticas más explicativas para su distribución, mediante una modelación de nicho.
2. Analizar la Predicción de Ocupación de Nicho (PNO) (Evans y col., 2009) para cada especie, para obtener un óptimo climático ponderado de cada biovariable.
3. Reconstruir la evolución de nicho climático del Género para cada biovariable, por medio de los valores de PNO y la filogenia del Género.

4. Comparar la reconstrucción obtenida con estimaciones paleoclimáticas continentales, incluyendo localidades con fósiles afines al Género *Escallonia*.
5. Evaluar conservatismo filogenético comparando modos de evolución Browniano (BM) y Ornstein–Uhlenbeck (OU) versus white noise (WN).
6. Reconstruir la historia biogeográfica y rango de distribución en la filogenia de *Escallonia*.

## Metodología

### **Selección de especies y obtención de coordenadas geográficas**

De las 39 especies del Género *Escallonia*, se utilizaron las 35 especies incluidas en el estudio de Zapata (2013). Para cada especie, se obtuvieron datos de registros a partir de las plataformas virtuales de Global Biodiversity Information Facility (GBIF), el Herbario Virtual Austral Americano, INCT- Herbario Virtual da Flora e dos Fungos, y de los herbarios del Museo Nacional de Historia Natural.

Posteriormente, se filtraron las coordenadas, eliminando las que caían en cursos de agua, en el centro de algún país, y también las coordenadas que no abarcan el rango de distribución natural de la especie.

La modelación de nicho se realizó con el programa MaxEnt (Phillip y col., 2006), el cual utiliza datos de presencia de especie y capas de variables ambientales, y las modela por medio del principio de Máxima entropía (Martínez, 2010). Se utilizaron mínimo 15 registros por cada especie, ya que según Hernández y col. (2006), MaxEnt puede generar buenos modelos predictivos con un mínimo de entre 10 y 20 presencias. De este modo, para las especies que tuvieran menos de 15 registros se generaron la cantidad de coordenadas necesarias para alcanzar ese número muestral, por medio del siguiente procedimiento: (1) por medio de ArcGis 10.1 se generó un área buffer de 20 km de diámetro en torno a cada punto. Se escogió esa distancia tomando como referencia la longitud de algunos Parques y Reservas Nacionales, los cuales, en algunos casos, se utiliza un dato geográfico para representar el parque, y en base a eso se han

realizado herbarios con la flora del lugar. (2) Luego se crearon puntos aleatorios dentro del área buffer, con una distancia mínima de 2,5 km entre ellos. Ésta distancia se escogió debido a que los datos climáticos utilizados están a una resolución de 1 km, por lo tanto, para que el nuevo punto creado no tenga el mismo valor climático que los otros, se escogió una distancia mínima mayor a 1 km. (3) Finalmente, se exportaron todos los puntos de cada especie a Google Earth, para confirmar que no estén en cursos de agua, ni en ciudades, y que cumplan el rango altitudinal acorde a cada especie.

A continuación, se muestra una tabla resumen (Tabla 2) con el número de registros utilizados por especie, incluyendo las nuevas coordenadas generadas.

Tabla 2: Cantidad de registros para cada especie utilizada, y país de distribución de cada una, siendo AR = Argentina, BO = Bolivia, BR = Brasil, CH = Chile, CO = Colombia, CR = Costa Rica, EC = Ecuador, PA = Panamá, PE = Perú y VE = Venezuela.

<b>Especie</b>	<b>Distribución</b>	<b>Registros</b>
<i>E. alpina</i>	CH, AR	44
<i>E. angustifolia</i>	CH, AR, PE	139
<i>E. bifida</i>	AR, BR	157
<i>E. callcottiae</i>	CH	17
<i>E. cordobensis</i>	AR	25
<i>E. discolor</i>	CO	27
<i>E. farinaceae</i>	BR	50
<i>E. florida</i>	CH	27
<i>E. gayana</i>	CH, VE	17
<i>E. herrerae</i>	PE	20
<i>E. hypoglauca</i>	AR, BO	22
<i>E. illinita</i>	CH, AR	30
<i>E. laevis</i>	BR	15
<i>E. ledifolia</i>	BR	19
<i>E. leucantha</i>	CH, AR	23
<i>E. megapotamica</i>	AR, BR	38
<i>E. micrantha</i>	EC, PE	17
<i>E. millegrana</i>	AR, BO	24
<i>E. myrtilloides</i>	AR, BO, PE, VE, PA, EC, CO, CR	334
<i>E. myrtoidea</i>	CH, AR	28
<i>E. paniculata</i>	BO, BR, CO, CR, PA, EC, VE, PE	147
<i>E. pendula</i>	CO, EC, PE, VE	43
<i>E. petrophila</i>	BR	21
<i>E. piurensis</i>	PE	18
<i>E. polifolia</i>	PE	19
<i>E. pulverulenta</i>	CH, PE	40
<i>E. resinosa</i>	PE, BO, BR, CO	33
<i>E. reticulata</i>	BO	15
<i>E. revoluta</i>	CH, PE	31
<i>E. rosea</i>	CH, AR	41
<i>E. rubra</i>	CH, AR, PE	57
<i>E. schreiteri</i>	AR, BO	27
<i>E. serrata</i>	CH, AR	14
<i>E. tucumanensis</i>	AR, BO	15
<i>E. virgata</i>	CH, AR	49

## Selección de variables bioclimáticas

Se obtuvieron las 19 variables bioclimáticas de WorldClim (Tabla 3), con una resolución de aproximadamente 1 km<sup>2</sup> (Hijmans y col., 2005), y por medio de un Análisis de Componentes Principales (PCA) se determinaron las variables de temperatura y precipitación más explicativas para la distribución de *Escallonia*, con las cuales se realizó la modelación de nicho, y el posterior análisis de los modelos de evolución. De éste, se obtuvo que el PCA 1 (52,3%) se ve explicado por las precipitaciones, y el PCA 2 (39,1%) por las temperaturas (Figura 3)

Tabla 3: Variables bioclimáticas utilizadas a partir de WorldClim (Hijmans y col., 2005), con la abreviación y el significado. Se destaca en negrita las variables seleccionadas a partir del PCA para utilizar en el estudio.

Variable	Significado
<b>Bio1</b>	<b>Temperatura media anual</b>
Bio2	Rango medio diario (Promedio T° mensual (T° max - T° min))
Bio3	Isotermalidad (Bio2/Bio7) * 100
<b>Bio4</b>	<b>Temperatura estacional (desviación estándar *100)</b>
Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango anual de temperatura (Bio5-Bio6)
<b>Bio8</b>	<b>Temperatura promedio de la estación más húmeda</b>
Bio9	Temperatura promedio de la estación más seca
<b>Bio10</b>	<b>Temperatura promedio de la estación más cálida</b>
<b>Bio11</b>	<b>Temperatura promedio de la estación más fría</b>
<b>Bio12</b>	<b>Precipitación anual</b>
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Precipitación estacional (coeficiente de variación)
<b>Bio16</b>	<b>Precipitación de la estación más húmeda</b>
Bio17	Precipitación de la estación más seca
<b>Bio18</b>	<b>Precipitación de la estación más cálida</b>
<b>Bio19</b>	<b>Precipitación de la estación más fría</b>

De las 19 biovariables se seleccionaron 9 para el análisis de modelación de nicho (Figura 3): 4 variables de precipitación, escogiéndose 2 que se correlacionan con el eje 1, el cual explica el mayor porcentaje de la varianza de los datos, siendo Bio12 (precipitación anual), con una correlación de 0,74; y la Bio16 (precipitación de la estación más húmeda), correlacionada en un 0,90. Además, se seleccionó la BIO 18 (precipitación de la estación más cálida), correlacionada en un 0,49 con el eje 1, y 0,72 con el eje 2; y Bio19 (precipitación de la estación más fría), correlacionada en un 0,57 con el eje 1, y 0,72 con el eje 2.

Dentro de las 5 variables de temperatura, se seleccionaron: Bio 1 (temperatura media anual), Bio 4 (temperatura estacional), Bio 8 (temperatura promedio de la estación más húmeda), Bio 10 (temperatura promedio de la estación más cálida), Bio 11 (temperatura promedio de la estación más fría). De estas variables, la temperatura de verano (Bio 10) a pesar de ser poco explicativa para la distribución, se incluyó dentro del análisis debido a que para las especies chilenas y argentinas es de gran importancia debido al tipo de clima mediterráneo, donde los veranos son secos y cálidos (Di Castri & Hajek 1976).

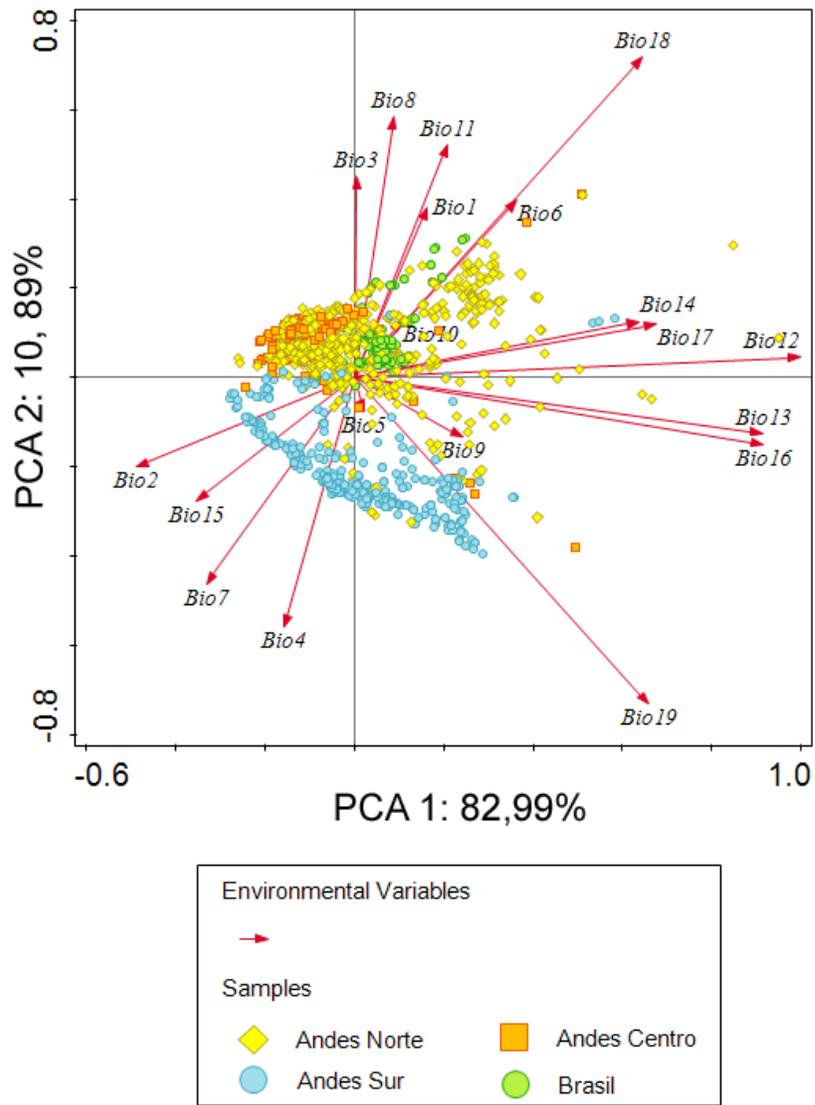


Figura 3: Análisis de Componentes Principales con las 19 variables bioclimáticas, y con todos los registros de las 35 especies escogidas, separadas por zonas geográficas.

## **Modelación del nicho climático**

Se realizó la modelación del nicho climático actual del Género *Escallonia* con las 9 variables bioclimáticas escogidas, con el programa MaxEnt (Phillips y col., 2006). Se utilizó un 25% de porcentaje de prueba aleatoria, donde se aleatoriza el 25% de los puntos y se evalúan los falsos negativos o las subpredicciones (que se prediga como ausente donde hay presencia de la especie), evaluándose así el funcionamiento del modelo. El parámetro de multiplicación de regularizador se dejó el valor por defecto, igual a 1. Además, se realizaron 50 réplicas por especie, y se utilizó la modalidad de bootstrap, donde se reponen las muestras utilizadas en la prueba aleatoria. Finalmente, para cuantificar en qué medida MaxEnt generó predicciones que difieran del azar, se utilizó el valor de AUC, el cual, mientras más cercano a 1 sea, quiere decir las predicciones difieren más del azar.

## **Obtención de los valores ponderados de la Predicción de Ocupación de Nicho**

A partir de las modelaciones obtenidas por MaxEnt de las predicciones de nicho climático, se obtuvieron valores de Predicción de Ocupación de Nicho (PNO) (Evans y col., 2009) para cada especie con cada variable climática, mediante el paquete de R studio “PHYLOCLIM” (Heibl, 2011), obteniéndose curvas de respuestas de probabilidades climáticas para cada especie.

A partir de éstas, se obtuvo la media ponderada de PNO para cada especie con cada variable climática, la cual consiste en multiplicar cada valor climático con su probabilidad de ocurrencia para una especie dada, y luego sumar todos los valores.

### **Reconstrucción filogenética**

Se obtuvieron 37 secuencias de la plataforma virtual “GenBank” (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) generadas por Zapata (2013) correspondientes a DNA nuclear, específicamente al gen NIA (regulador de la antocianina). 35 de esas secuencias corresponden a las especies del Género *Escallonia* mencionadas previamente, y las otras 2 son de *Valdivia gayana* y *Forgesia racemosa*, ambas pertenecientes a la familia *Escalloniaceae* y especies hermanas de *Escallonia*, las cuales se utilizaron como grupo externo (Tabla 4).

Tabla 4: Especies del Género *Escallonia*, y los outgroups utilizados junto con código, la localidad, coordenadas y secuencia del gen Nia obtenidas de GenBank, elaboradas por Zapata (2013).

<b>Especie</b>	<b>Código</b>	<b>Localidad</b>	<b>Latitud</b>	<b>Longitud</b>	<b>Gen Nia</b>
<i>E. alpina</i>	FZ331 (MO, CONC)	Santiago, Chile	-33,30	-70,32	KC355564
<i>E. angustifolia</i>	FZ324 (MO, HUSA)	Arequipa, Perú	-16,56	-71,45	KC355566
<i>E. bifida</i>	WP169 (MO, SPF)	Minas Gerais, Brasil	-22,49	-45,08	KC355572
<i>E. callcottiae</i>	FZ127A (MO)	Valparaíso, Chile	-33,64	-78,83	KC355575
<i>E. cordobensis</i>	JH3286 (MO, L, K)	Córdoba, Argentina	-30,85	-64,50	KC355576
<i>E. discolor</i>	FZ84 (ANDES)	Cundinamarca, Colombia	4,99	-74,15	KC355578
<i>E. farinacea</i>	WP152 (MO, SPF)	Sao Paulo, Brasil	-22,76	-45,55	KC355583
<i>E. florida</i>	FZ431 (MO, CONC)	Araucanía, Chile	-38,58	-71,63	KC355584
<i>E. gayana</i>	PB904 (E, CONC)	Araucanía, Chile	-38,47	-71,72	KC355587
<i>E. herrerae</i>	FZ190 (MO, MOL)	Cuzco, Perú	-13,47	-72,50	KC355588
<i>E. hypoglauca</i>	FZ304 (MO, LPB)	Santa Cruz, Bolivia	-17,83	-64,72	KC355590
<i>E. illinita</i>	FZ127 (MO, CONC)	Santiago, Chile	-33,01	-70,90	KC355595
<i>E. laevis</i>	LF87 (MO, SPF)	Paraná, Brasil	-25,24	-48,83	KC355599
<i>E. ledifolia</i>	LF59 (MO, SPF)	Santa Catarina, Brasil	-27,84	-49,65	KC355601
<i>E. leucantha</i>	FZ383 (MO, CONC)	Bío-Bío, Chile	-37,81	-73,14	KC355605
<i>E. megapotamica</i>	LF72 (MO, SPF)	Santa Catarina, Brasil	-26,10	-49,83	KC355608
<i>E. micrantha</i>	FZ242 (MO, MOL)	Cajamarca, Perú	-7,08	-79,05	KC355610
<i>E. millegrana</i>	FZ289 (MO, LPB)	Cochabamba, Bolivia	-17,84	-65,46	KC355611
<i>E. myrtilloides</i>	BH23603 (INB)	San José, Costa Rica	9,60	-83,83	KC355613
<i>E. myrtoidea</i>	FZ497 (MO, CONC)	Maule, Chile	-35,92	-71,37	KC355620
<i>E. paniculata</i>	FZ245 (MO, MOL)	Piura, Perú	-5,37	-79,58	KC355623
<i>E. pendula</i>	FZ206 (MO, MOL)	Cajamarca, Perú	-6,87	-78,11	KC355626
<i>E. petrophila</i>	LF44 (MO, SPF)	Santa Catarina, Brasil	-28,06	-49,37	KC355630
<i>E. piurenensis</i>	FZ239 (MO, MOL)	Cajamarca, Perú	-7,33	-78,81	KC355631
<i>E. polifolia</i>	FZ224 (MO, MOL)	Amazonas, Perú	-6,71	-77,85	KC355632
<i>E. pulverulenta</i>	FZ361 (MO, CONC)	Bío-Bío, Chile	-37,69	-72,73	KC355636
<i>E. resinosa</i>	FZ182 (MO, MOL)	Cuzco, Perú	-13,18	-72,29	KC355637
<i>E. reticulata</i>	AL360 (MO)	Chuquisaca, Bolivia	-19,81	-63,72	KC355640
<i>E. revoluta</i>	FZ359 (MO, CONC)	Bío-Bío, Chile	-37,64	-72,79	KC355643
<i>E. rosea</i>	FZ531 (MO, CONC)	Los Ríos, Chile	-40,18	-73,44	KC355652
<i>E. rubra</i>	FZ406 (MO, CONC)	Bío-Bío, Chile	-37,39	-71,46	KC355656
<i>E. schreiteri</i>	NL58 (MO)	Santa Cruz, Bolivia	-17,86	-64,63	KC355658
<i>E. serrata</i>	KFC1662A (MO)	Tierra del Fuego, Argentina	-54,94	-66,93	KC355660
<i>E. tucumanensis</i>	FZ10377C (MO, SI)	Salta, Argentina	-22,33	-64,72	KC355663
<i>E. virgata</i>	FZ370 (MO, CONC)	Bío-Bío, Chile	-37,81	-73,02	KC355664
<i>Forgesia racemosa</i>	JF425 (REU)	Eden, Réunion	-21,00	55,63	KC355671
<i>Valdivia gayana</i>	FZ99 (MO, CONC)	Los Lagos, Chile	-39,88	-73,42	KC355672

Posteriormente, se alinearon con el programa BioEdit (Hall, 2011), obteniéndose un largo total de 890 pares de bases. Se reconstruyó la filogenia por medio de análisis Bayesiano a través del programa BEAST 2 (Bouckaert y col., 2014), utilizando mejor modelo de sustitución nucleotídica de TIM3 + G (AIC = 8.310,6), y se realizó un análisis mediante MCMC con 10.000.000 de generaciones. Se utilizaron 2 puntos de calibración por medio del modelo de reloj estricto, correspondiendo al registro fósil de *Escallonia* con afinidad a tres especies actuales y chilenas: *E. rubra*, *E. myrtoidea*, y *E. rosea*, de la formación Cura Mallín, VII Región (Troncoso & San Martín 1999), datado entre 22 y 26 Ma. (Flynn y col., 2008); y un fósil asignado al Género *Escallonia* sin describir aún (Gandolfo & Wilf 2013) en la Formación Laguna del Hunco, datada entre 51,81 y 52,45 Ma. (Wilf y col., 2003), el cual se relacionó para este estudio con *E. micrantha*, *E. millegrana*, *E. pendula*, *E. herrerae*, y *E. pulverulenta*, debido a similitudes morfológicas. Para determinar si se alcanzó la convergencia se utilizó el programa Tracer v1.6 (Rambaut & Drummond 2007).

Finalmente, para la reconstrucción climática y evolutiva del nicho, se utilizaron los valores obtenidos de la ponderación de los PNO. De este modo, se realizó la reconstrucción de caracteres ancestrales para cada nodo con la función de R Studio “APE” (Paradis y col., 2004). Además, se comparó con el paleoclima estimado para 5 localidades fósiles de Chile y Argentina por Hinojosa (2005), Pino (2016) y Gutiérrez (2017), mostrados en la Tabla 5

Tabla 5: Estimaciones paleoclimáticas de temperatura media anual, y precipitación anual de localidades fósiles en Chile y Argentina (Hinojosa, 2005, Pino, 2016 y Gutiérrez, 2017).

	<b>Localidad</b>	<b>Edad (Ma)</b>	<b>Temperatura media anual (°C)</b>	<b>Precipitación anual (mm)</b>
F. Laguna del Hunco	Patagonia, Argentina	52	17,2 ( $\pm 2,3$ )	1673 ( $\pm 426$ )
F. Quinamávida	VII - IX Región, Chile	45 – 46	18,3 ( $\pm 2,1$ )	888 ( $\pm 426$ )
F. Río Turbio	Patagonia, Argentina	40 – 43	17,7 ( $\pm 2,1$ )	2514 ( $\pm 426$ )
F. Río Leona	Patagonia, Chile	26 – 33	9,2 ( $\pm 2,1$ )	820 ( $\pm 470$ )
F. Navidad - Goterones	V Región, Chile	23 – 29	15,6 ( $\pm 2,4$ )	1280 ( $\pm 426$ )
F. Navidad- Cerro Los Pololos	VI Región, Chile	12	17,7 ( $\pm 2,8$ )	1008 ( $\pm 423$ )

### **Modelos de evolución y conservatismo de nicho**

Para evaluar el conservatismo de nicho filogenético, se comparó los modelos de evolución: (1) Browniano (BM), modelo de cambio gradual y continuo; (2) Ornstein-Uhlenbeck (OU), de selección estabilizadora, siendo un modelo con uno o más óptimos; y (3) white noise (WN), el cual corresponde a variación aleatoria. De éstos, solo BM y OU son indicadores que el nicho se está conservando a través de la filogenia (Butler & King 2004).

Este análisis se realizó con la función “fitContinuous” (Harmon y col., 2010) de R Studio. Finalmente, se utilizó el criterio de Akaike para evaluar el mejor ajuste del modelo.

La señal filogenética se evaluó por medio del parámetro Lambda de Pagel (1999), el cual varía entre 0 y 1, siendo 0 cuando no existe señal filogenética, lo cual, generalmente significa que el carácter varía aleatoriamente en la filogenia, o que los rasgos evaluados se expresan en tiempo ecológico.

## Reconstrucción del área ancestral

Para estimar el área de distribución más probable para cada nodo de la filogenia, se utilizó el paquete BioGeoBEARS (“BioGeography with Bayesian Evolutionary Analysis in R Scripts”, Matzke, 2013). Se utilizaron seis modelos probabilísticos que operan bajo el modelo de máxima verosimilitud: DEC (Dispersal – Extinction – Cladogenesis; Ree y col., 2008), DIVA (Dispersal – Vicariance Analysis; Yu y col., 2010), y BAYAREA (Landis y col., 2013). El primero corresponde principalmente a un modelo de dispersión, el segundo a vicarianza, y el tercero a simpatría (Matzke, 2014).

Los tres modelos utilizan dos parámetros:  $d$ , correspondiente a la tasa de dispersión; y  $e$ , correspondiente a la tasa de extinción. Además, para cada uno, se utilizó un modelo que incluyera el parámetro  $j$ , el cual corresponde al efecto fundador, es decir, el surgimiento de una nueva zona de distribución respecto al ancestro común más reciente (Matzke, 2013).

## Resultados

### **Nicho climático actual del Género *Escallonia***

Actualmente *Escallonia* se distribuye en condiciones climáticas amplias, donde, según Nix (1991), el 46% de las especies del Género habitan en un clima microtermal (temperatura media anual  $< 14\text{ }^{\circ}\text{C}$ , y precipitación media anual entre 719 - 3000 mm), el 54% en mesotermal (MAT entre  $14 - 22\text{ }^{\circ}\text{C}$ , y MAP entre  $> 549\text{ mm}$ ), y 0% en megatermal (MAT  $> 22^{\circ}\text{C}$ , y MAP  $> 549\text{ mm}$ ), donde se destaca que las especies de Los Andes Sur son principalmente de condiciones microtermales; las de Brasil, Andes Centrales y Norte son en su mayoría mesotermiales (Figura 4)

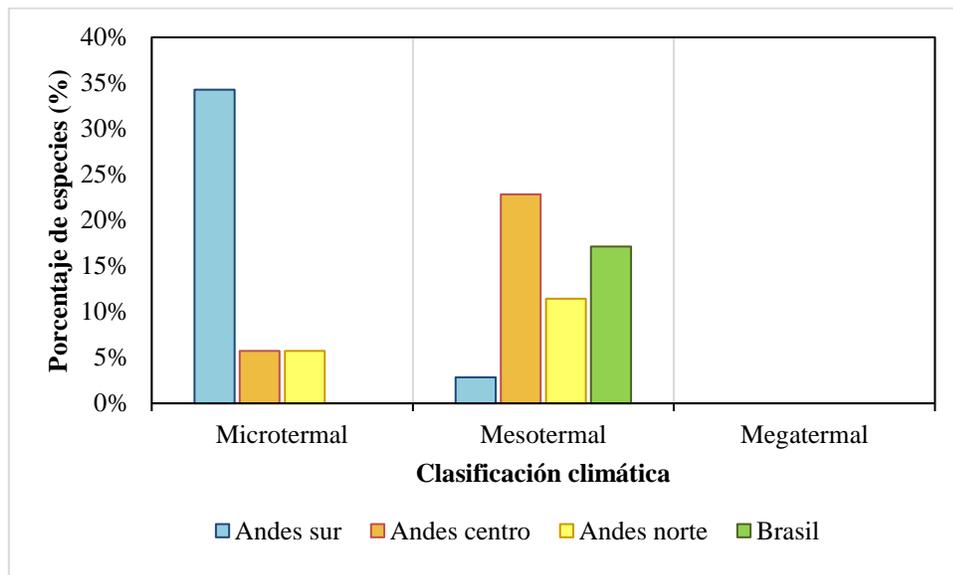


Figura 4: Proporción de los tipos de clima de los PNO ponderados en los que actualmente se distribuye el Género *Escallonia*, según la clasificación de Nix (1991).

## Ajuste de las modelaciones de nicho climático

Se cuantificó por medio del valor de AUC la medida en que MaxEnt generó predicciones que difieran del azar, donde todos los valores obtenidos son entre 0,96 y 0,99 (Tabla 6), por lo que las modelaciones de nicho climático obtenidas para cada especie son precisas.

Tabla 6: Valores de AUC obtenidos para cada especie por medio del análisis de modelación de nicho en MaxEnt.

<b>Especie</b>	<b>AUC</b>	<b>Especie</b>	<b>AUC</b>
<i>E. alpina</i>	0.992	<i>E. myrtilloides</i>	0.979
<i>E. angustifolia</i>	0.996	<i>E. myrtoidea</i>	0.998
<i>E. bifida</i>	0.981	<i>E. paniculata</i>	0.987
<i>E. callcottiae</i>	0.999	<i>E. pendula</i>	0.986
<i>E. cordobensis</i>	0.998	<i>E. petrophila</i>	0.998
<i>E. discolor</i>	0.993	<i>E. piurensis</i>	0.998
<i>E. farinácea</i>	0.986	<i>E. polifolia</i>	0.998
<i>E. florida</i>	0.998	<i>E. pulverulenta</i>	0.990
<i>E. gayana</i>	0.998	<i>E. resinosa</i>	0.992
<i>E. herrerae</i>	0.985	<i>E. reticulata</i>	0.996
<i>E. hypoglauca</i>	0.994	<i>E. revoluta</i>	0.979
<i>E. illinita</i>	0.994	<i>E. rosea</i>	0.998
<i>E. laevis</i>	0.963	<i>E. rubra</i>	0.979
<i>E. ledifolia</i>	0.999	<i>E. schreiteri</i>	0.992
<i>E. leucantha</i>	0.996	<i>E. serrata</i>	0.990
<i>E. megapotamica</i>	0.988	<i>E. tucumanensis</i>	0.989
<i>E. micrantha</i>	0.983	<i>E. virgata</i>	0.993
<i>E. millegrana</i>	0.982		

## Reconstrucción filogenética

La reconstrucción filogenética mediante inferencia bayesiana muestra un árbol (Figura 5), en el cual 10 nodos no tuvieron buen soporte estadístico, los cuales poseen una probabilidad posterior menor a 0,95. El ancestro común más reciente (ACMR) del Género data de  $52,17 \pm 0,85$  Ma, con una divergencia del clado 1 y 2 a los  $40 \pm 7$  y  $46 \pm 6$  Ma respectivamente, los cuales incluyen especies de los Andes Norte y centro, a excepción de *E. pulverulenta*, de los Andes Sur. Posteriormente, el clado 3 posee un tiempo de divergencia de  $26,2 \pm 3$  Ma, el cual está conformado en su mayoría especies de los Andes Sur, a excepción de *E. myrtilloides* y *E. polifolia*, de los Andes Norte y centro, respectivamente. El clado 4 incluye en su totalidad especies de los Andes Sur, con un tiempo de divergencia de  $13,7 \pm 4$  Ma. Finalmente, el clado 5 agrupa especies de los Andes centrales y Brasil, con una edad de  $10,7 \pm 2$  Ma.

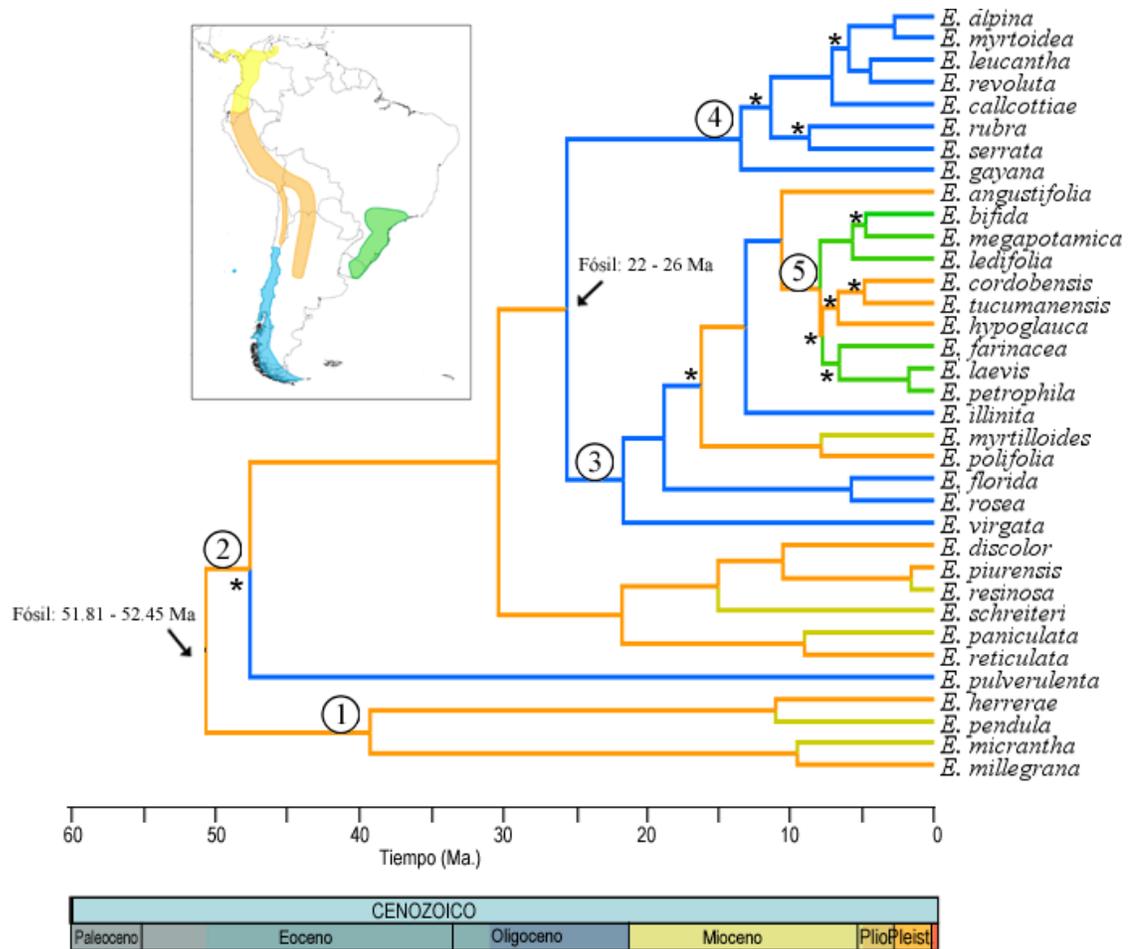


Figura 5: Árbol filogenético de consenso obtenido a partir del análisis Bayesiano. En el recuadro superior izquierdo se muestra la distribución del Género con la nomenclatura de colores correspondiente de cada nodo. La flecha negra corresponde a los nodos utilizados para calibrar la filogenia, con su respectiva edad y dato utilizado. Los números dentro de un círculo corresponde a la nomenclatura que se utilizará para nombrar los nodos. Con un asterisco (\*) se marcan los nodos no soportados, con probabilidad posterior menor a 0,95.

## Reconstrucción del clima ancestral

La temperatura media anual en la cual se habría originado el Género corresponde a los 13,8°C, con una precipitación anual de 1.081 mm, esto es un clima micro a mesotermal según Nix (1991, Tabla 5). La comparación de esta temperatura media anual (Bio 1) con estimaciones de temperatura del registro fósil, se observa que, si bien, en ambos casos se obtienen condiciones mesotermales, la reconstrucción filogenética es de ~3°C menos (Figura 6). Además, se observa que aproximadamente a partir de los 32 Ma y hasta y probablemente posterior a los 20 Ma, a juzgar por el registro fósil, el clima microtermal evoluciona en las *Escallonia* australes, separándose de aquellas mesotermales que habitan en los Andes norte y centro, y Brasil, a excepción de *E. polifolia* y *E. myrtoidea* de los Andes centro y norte respectivamente (Figura 6). Por su parte, dentro de las especies chilenas, *E. pulverulenta* se encuentra en el límite entre las condiciones meso y microtermales, mientras que *E. callcottiae* es la única especie mesotermal.

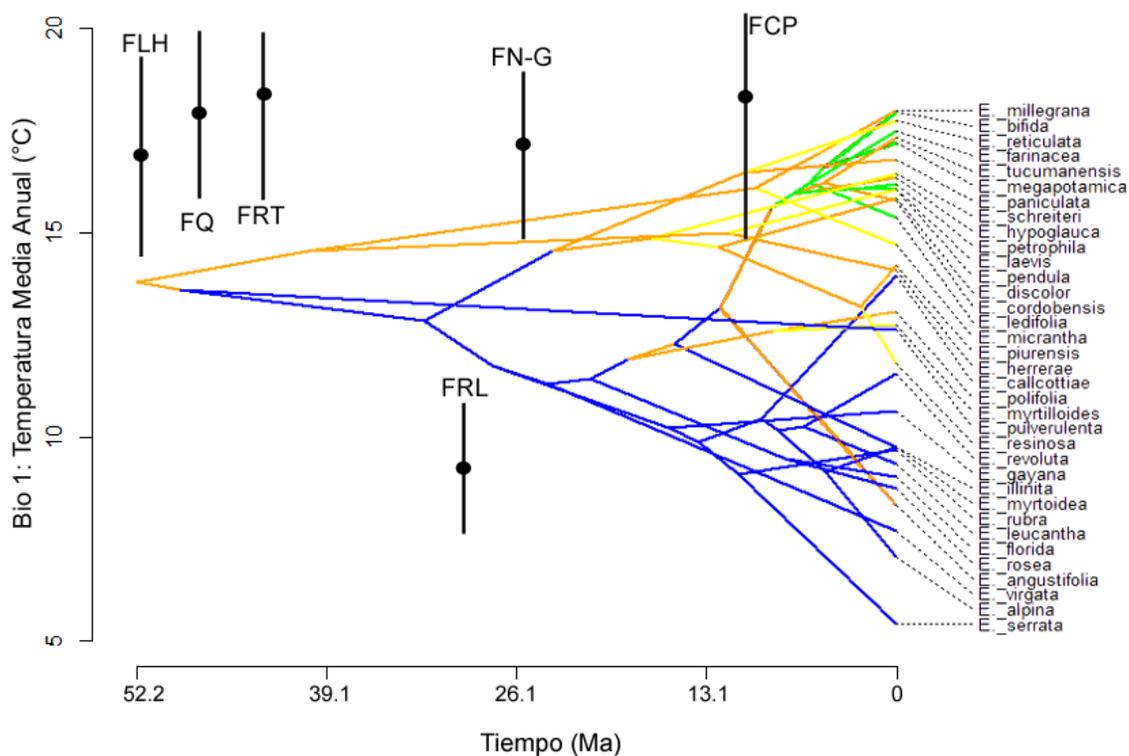


Figura 6: Reconstrucción del nicho climático de la temperatura media anual para el Género *Escallonia* en el tiempo. En rojo se representan las temperaturas estimadas para cuatro formaciones: Formación Laguna el Hunco (FLH), Formación Quinamávida (FQ), Formación Río Turbio (FRT), Formación Río Leona (FRL), Formación Navidad-Goterones (FN-G), y Formación Navidad-Cerro Los Pololos (FCP). Los puntos representan las estimaciones, y las barras los rangos de error estándar.

Además, en la Figura 7 se observa un patrón similar para la temperatura estacional, temperatura promedio de la estación más húmeda y temperatura promedio de la estación más fría, donde además se observa una estructura en la reconstrucción filogenética asociada a la distribución de las especies. Sin embargo, no se aprecia un patrón claro para la temperatura promedio de la estación más cálida. Según estas reconstrucciones, en un comienzo habría sido un clima con baja estacionalidad térmica, oscilando entre los 10,6 y 16°C.

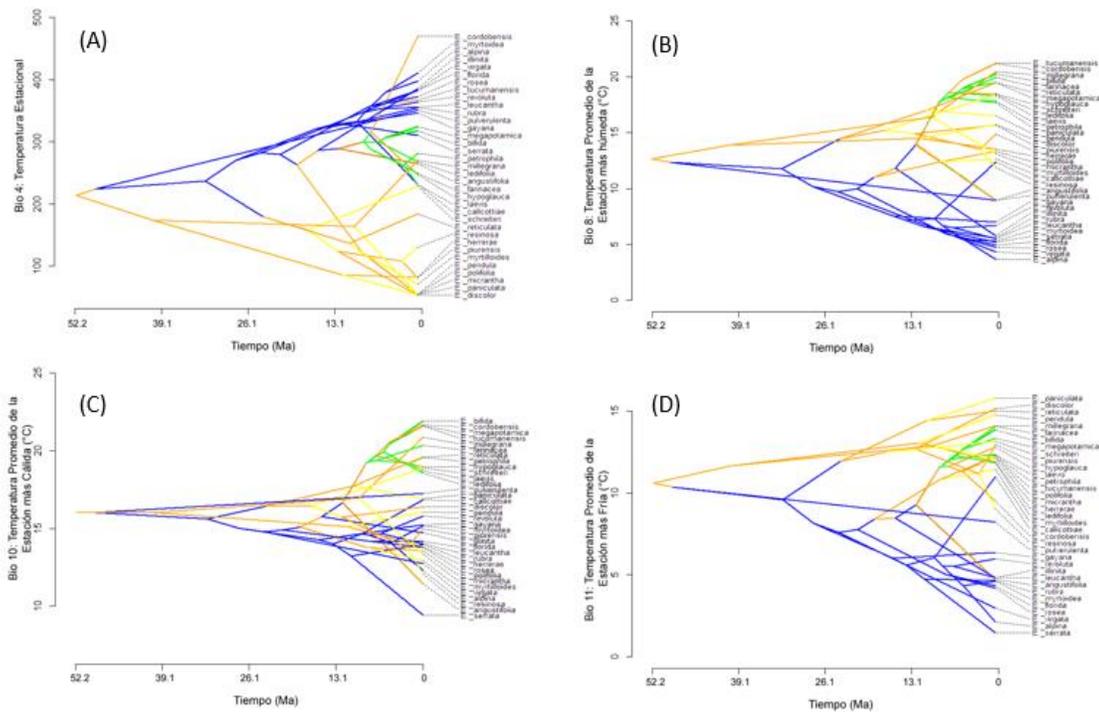


Figura 7: Reconstrucción del nicho climático de la (A) temperatura estacional (Bio 4), (B) temperatura promedio de la estación más húmeda (Bio 8), (C) temperatura promedio de la estación más cálida (Bio 10), y (D) temperatura promedio de la estación más fría (Bio 11), para el Género *Escallonia* en el tiempo.

Al comparar la reconstrucción ancestral de la precipitación anual con las estimaciones paleoclimáticas se obtiene un mejor ajuste, ya que coincide con los rangos de error de éstas, obteniéndose una precipitación de 1.081 mm, sin embargo, no hay estructuración en los nichos en la distribución actual, al igual que con la precipitación de la estación más húmeda. Sin embargo, para las precipitaciones de la estación más cálida, y de la más fría se observa una mayor estructuración actual en los nichos climáticos, asociada a la separación de los clados aproximadamente a partir de los 47 Ma (Figura 8).

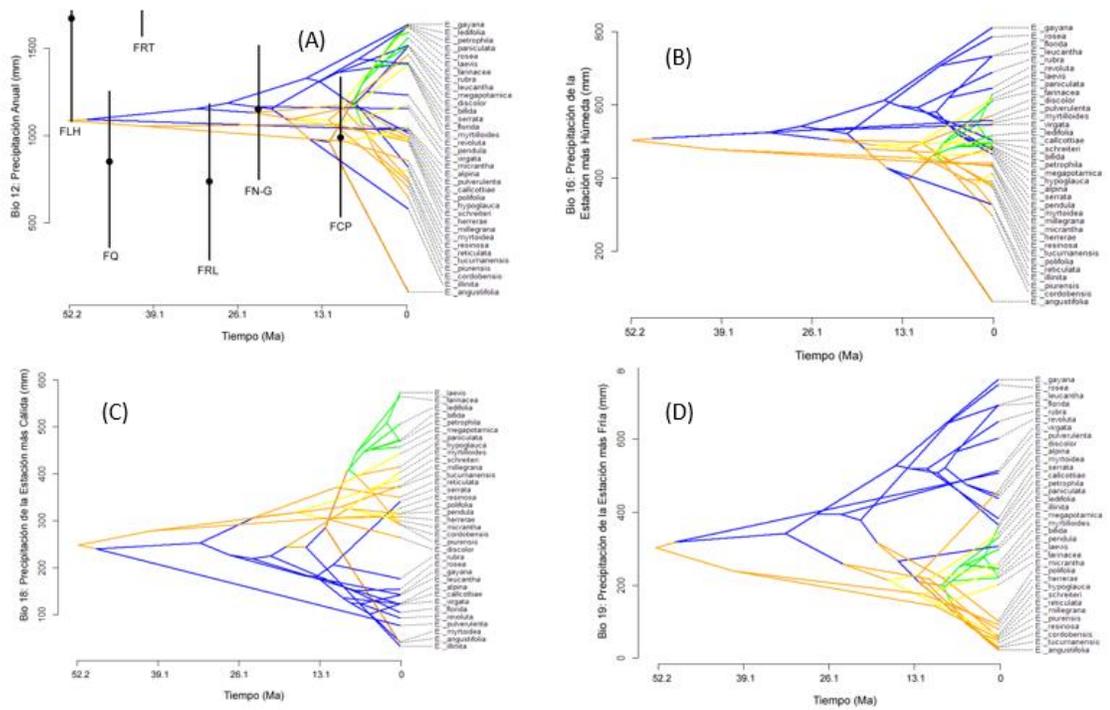


Figura 8: Reconstrucción del nicho climático de la (A) precipitación anual (Bio 12), (B) precipitación de la estación más húmeda (Bio 16), (C) precipitación de la estación más cálida (Bio 18), y (D) precipitación de la estación más fría (Bio 19). En rojo se representan las precipitaciones anuales estimadas para cuatro formaciones: Formación Laguna el Hunco (FLH), Formación Quinamávida (FQ), Formación Río Turbio (FRT), Formación Río Leona (FRL), Formación Navidad-Goterones (FN-G), y Formación Cerro Los Pololos (FCP). Los puntos representan las estimaciones, y las barras los rangos de error.

## Modelos de evolución y conservatismo de nicho

Según los resultados obtenidos de los modelos de evolución (Tabla 7), se obtuvo que existe conservación de nicho filogenético, siguiendo en su mayoría un modelo de cambio gradual en el tiempo (BM), a excepción de la Bio 10, Bio 12 y Bio 16 cuyos modelos de evolución corresponden a selección estabilizadora (OU).

Tabla 7: Resultados del análisis de conservatismo de nicho filogenético para cada variable bioclimática estudiada, y su valor respectivo de cada modelo de evolución: modelo Browniano (BM), Ornsted Uhlembeck (OU), y aleatorio (WN), donde en verde se indica los valores más altos para cada variable. Además, se muestran los resultados obtenidos de la señal filogenética por medio del parámetro “lambda” de Pagel (1999) para cada variable bioclimática estudiada. En verde se resaltan las variables que poseen señal filogenética. Además, se muestra el valor de significancia p –value al comparar con 0 y 1.

Variables	BM	OU	WN	Lambda ( $\lambda$ )	p-value (distinto de 1)	p-value (distinto de 0)
Bio 1	<b>0,68</b>	0,32	< 0,01	1	<b>1</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Bio 4	<b>0,73</b>	0,27	< 0,01	1	<b>1</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Bio 8	<b>0,77</b>	0,23	< 0,01	1	<b>1</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Bio 10	0,15	<b>0,84</b>	< 0,01	0,95	<b>1</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Bio 11	<b>0,71</b>	0,29	< 0,01	0,97	<b>1</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Bio 12	0,04	<b>0,65</b>	0,31	0	<0,01	1
Bio 16	0,08	<b>0,58</b>	0,33	0	<0,01	1
Bio 18	<b>0,56</b>	0,44	< 0,01	1	<b>1</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Bio 19	<b>0,72</b>	0,28	< 0,01	1	<b>1</b>	<b>&lt; 0,01</b>

Al evaluar lambda se obtuvo que 7 de las 9 variables poseen señal filogenética (Tabla 7). Las variables Bio 12 y Bio 16 no tienen señal filogenética, es decir, dichas variables climáticas varían aleatoriamente en la filogenia, y, por ende, son independientes al grado de parentesco.

## **Reconstrucción del rango de distribución ancestral**

Para la reconstrucción del rango de distribución ancestral se obtuvo que el modelo con mejor ajuste fue DEC ( $\text{LnL} = -44,98$ ), con  $d = 0,005$ ,  $e = 0$ , y  $j = 0$  (Figura 9 y Figura 10), sugiriendo que la distribución inicial más probable habría comprendido toda la zona de Los Andes centro y sur, que posteriormente éstas áreas sufrieron procesos de vicarianza, contrayéndose cada rango de distribución y segregándose en ambas zonas ( $\sim 50 - 40$  Ma). Luego, desde el sur ocurrió una expansión de área abarcando la zona centro y sur ( $\sim 40 - 27$  Ma), seguido nuevamente por un proceso de vicarianza entre centro y sur ( $\sim 37 - 15$  Ma). Finalmente, por medio de un efecto fundador se colonizó la zona norte desde los Andes centrales ( $\sim 10$  Ma); Brasil desde los Andes del sur ( $\sim 12$  Ma); y nuevamente los Andes centrales desde Brasil ( $\sim 8$  Ma).

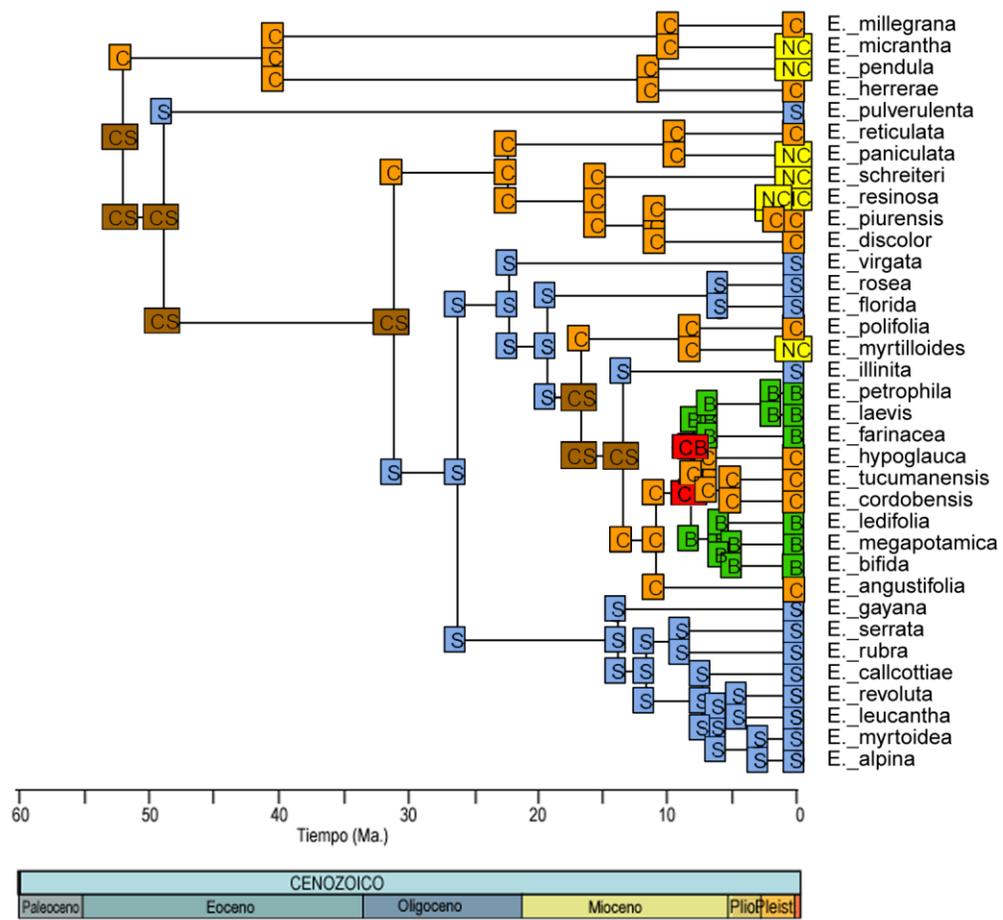


Figura 9: Estimación de la distribución más probable para cada nodo de la filogenia de *Escallonia*, mediante el modelo DEC, dónde N corresponde a los Andes Norte, siendo Perú el límite sur; C, los Andes centrales, comprendiendo los Yungas y la zona Este de la Cordillera; S, los Andes Sur, abarcando Chile centro-sur; y B, las de Brasil.

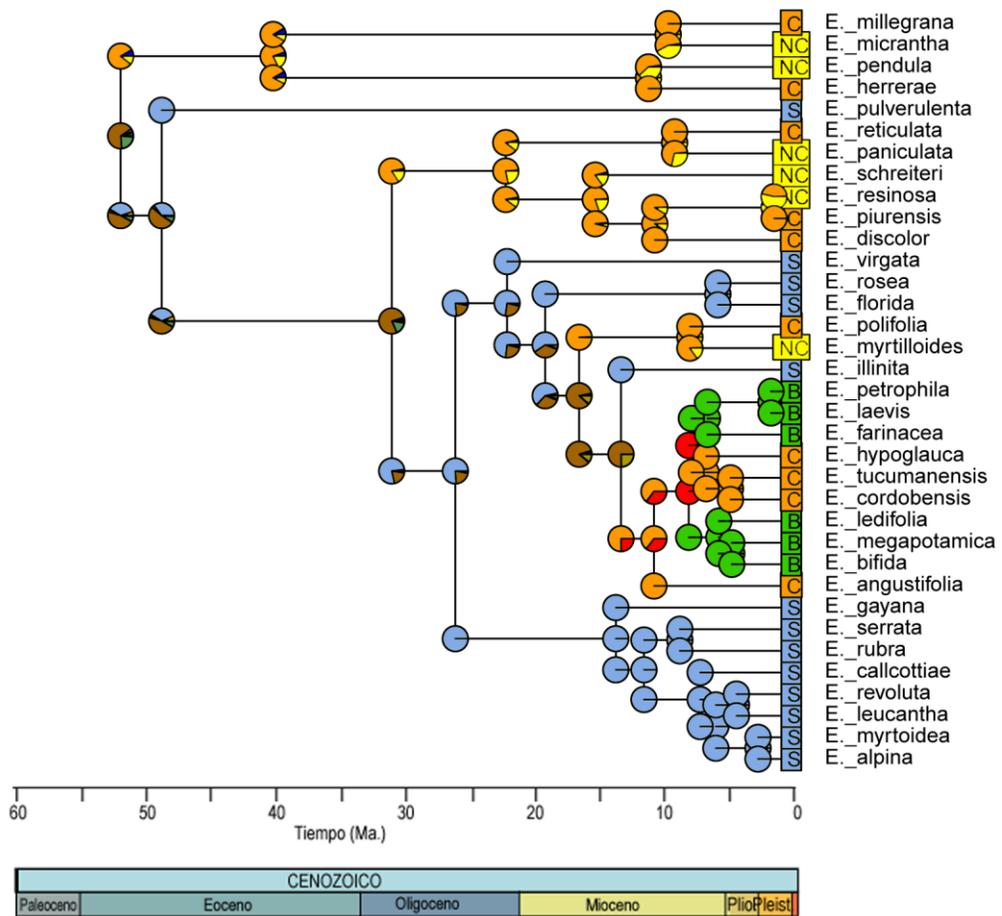


Figura 10: Estimación de la distribución del ancestro común más reciente para cada nodo, según el modelo DEC. Cada gráfico de torta representa la probabilidad relativa de áreas de distribución.

## Discusión

Nuestra reconstrucción filogenética (Figura 5) indica que los clados templados se encuentran anidados a aquellos de los Andes Norte y centro (Figura 6 y Figura 8). Esta topología concordaría con una de las predicciones de la Hipótesis de Nicho Tropical (HNT) de Wiens & Donoghue (2004) la cual sugiere que clados templados se encontrarían anidados a clados tropicales. Similar topología también fue recuperada por Zapata (2013) pero incluía, sin soporte a la especie chilena *E. pulverulenta*. En nuestro análisis se mantiene incierta la posición de esta especie (0,52 de probabilidad a posteriori), agrupándose al interior del clado 2 (Figura 5). Sin embargo, al comparar la morfología foliar y floral de *E. pulverulenta* con las otras especies del Género, ésta resulta ser más similar a las especies del clado basal (nodo 1), las cuales se caracterizan por presentar hojas sobre 7 cm de largo, e inflorescencia en panícula tubular con abundante número de flores. Contrario a lo que ocurre con las especies chilenas, las cuales poseen hojas pequeñas, en su mayoría en promedio a 2,5 cm de largo, y llegando a un máximo de 6 cm de largo con inflorescencia en panícula con menor número de flores (Figura Anexo 17). Es necesario clarificar la posición filogenética de *E. pulverulenta* para refutar con precisión esta predicción de la HNT. Sin embargo, la presencia en el registro fósil de Laguna del Hunco (Eoceno de Patagonia Argentina) de restos de *Escallonia* similares a *E. pulverulenta* y las especies del clado 1 (Wilf com pers) sugieren un origen austral y por ende un anidamiento de los taxa tropicales dentro clados templados.

De acuerdo a la HNT, los clados tropicales se habrían expandido hacia latitudes templadas durante el Eoceno, cuando las condiciones eran más cálidas durante este período. El ACMR en *Escallonia* tendría una edad de 52,17 Ma, tiempo del óptimo termal del Eoceno Temprano y nuestro análisis de distribución del área ancestral DEC sugiere que *Escallonia* se habría distribuido en forma continua desde el centro al sur del margen Oeste de Sudamérica (Figura 9, y Figura 10). Este resultado no concuerda con lo previamente descrito por Zapata (2013), quien sugiere que *Escallonia* se habría originado en los Andes Tropicales (Andes centro y Norte de nuestro análisis, Figura 2) expandiendo su distribución hacia el sur incluyendo el sur de Brasil. Como se mencionó, el ACMR de *Escallonia* sería del Eoceno temprano. Durante este período las estimaciones paleoclimáticas sugieren temperaturas globales de entre 8° a 12°C más elevado que en la actualidad (Zachos, 2001), gradientes de temperaturas ecuador-polo menos pronunciado y condiciones tectónicas en la cual Sudamérica, Antártica y Australia se encontraban unidos, y los Andes no poseía las alturas actuales (Jaramillo & Cardenas 2013, Hinojosa & Villagrán 1997). La presencia de *Escallonia* en el registro fósil de Laguna del Hunco (42°S Patagonia Argentina) indica que el Género se habría distribuido en el área bajo condiciones de clima mesotermal con temperaturas medias anuales de  $17,2 \pm 2,3$  °C y precipitaciones de  $1673 \pm 426$  mm. (Hinojosa 2005). Nuestra estimación de 13.8°C y precipitaciones anuales de 1000 mm (Figura 6 y Figura 8), si bien levemente inferior a 14°C, concuerda con un clima mesotermal para el Eoceno temprano. Estas condiciones mesotermales se habrían extendido en latitudes medias (> 30° S) y altas del Paleoceno y Eoceno de Sudamérica (Jaramillo & Cardenas 2013) lo que implica que el área de diversificación inicial del género fuese en latitudes templadas.

La actual distribución de las especies andinas centro-norte que incluyen el clado 1, *E. herrerae*, *E. pendula*, *E. micrantha* y *E. millegrana*, actualmente habitan latitudes tropicales pero bajo condiciones de clima mesotermal (Tabla Anexo 1), desde los 1669 m.s.n.m. en la selva montana de Yungas (*E. millegrana*) hasta por sobre los 2200 a 2800 metros en los Andes Centro y Norte (Tabla Anexo 1), condiciones no presentes durante el Eoceno.

Las condiciones microtermales que observamos en nuestro modelo de reconstrucción de temperatura media anual (Figura 6) habrían surgido durante el Oligoceno y son coincidentes con los descensos globales de temperatura (Zachos et al. 2001) y el registro fosil de patagonia austral (Gutiérrez y col., 2017).

Finalmente, la HNT postula que los linajes habrían ocupado latitudes altas conservando su nicho. Efectivamente, nuestro análisis muestra la conservación de nicho (modelo Browniano de evolución, Tabla 7) a excepción de la Bio 10, Bio 12 y Bio 16 cuyos modos de evolución corresponden a Orstein – Uhlembeck (OU), en el cual los rasgos evolucionan constreñidos por selección hacia a un óptimo, como en el caso de sección estabilizadora (Hansen, 1997). Cuando opera un modelo de evolución BM, indica que la diferencia entre las especies se acumula en el tiempo, debido a que, al heredar el nicho de su ancestro, divergen lentamente. Por su parte, cuando opera un modelo de evolución OU, indica que los rasgos están evolucionando muy lento en relación a los cambios ambientales, y las especies tardan en adaptarse a un nuevo óptimo (Cooper y col., 2010), además, se obtiene una respuesta multimodal luego de la especiación, donde hay un solo óptimo por rama en la filogenia (Butler & King, 2004).

Por lo expuesto previamente, el Género *Escallonia* no se habría originado en latitudes tropicales, y migrado hacia zonas templadas como propone la HNT, sino que habría seguido el patrón opuesto, conservando su nicho mesotermal, similar a lo propuesto para *Nothofagus* (Hinojosa y col., 2016). El análisis de distribución del área ancestral DEC sugiere que *Escallonia* se habría distribuido en la zona central y sur de Cordillera de Los Andes, y, que posteriormente se habría segregado entre centro y sur, finalizando con la colonización de la zona norte de Los Andes y Brasil, por medio de procesos de vicarianza y dispersión (ampliación de rango).

Según los modelos de distribución asociados a la cladogénesis propuesto por Matzke (2014), habría ocurrido una simpatria al comienzo (~52 Ma), encontrándose especies distribuidas en los Andes Centro-Sur, Centrales y Sur, siendo esta última la zona de distribución que se mantuvo en el tiempo en *E. pulverulenta*. Posteriormente, a los  $\sim 31 \pm 5$  Ma ocurrió vicarianza, separando la zona Centro-Sur, en Centro y Sur. Este evento concuerda con el período de separación entre Antártica y Australia, el cual comenzó alrededor de los 38 Ma (Hinojosa & Villagrán 1997), lo cual llevó a que disminuyeran las temperaturas oceánicas globales, seguido por la glaciación del Este de la Antártica, y el descenso en el nivel del mar (Kvasov & Verbitski 1981), pronunciándose el gradiente térmico entre el trópico y el polo sur. Por su parte, en los Andes de Patagonia se documentó la presencia del efecto de sombra de lluvia hace 34 Ma (Gutiérrez y col., 2017). Además, para ese período ya había comenzado a alzarse la Cordillera de los Andes, alcanzando  $\sim 1500$  m.s.n.m. a los  $\sim 25$  Ma (Garreaud y col., 2010). De este modo, los nuevos hábitats en altura habrían proporcionado condiciones

climáticas más frías, y le habría permitido habitar en latitudes tropicales, pero en zonas mesotermales.

Posteriormente, en el Mioceno, entre los  $15 \pm 3$  Ma ocurre una ampliación en la distribución del clado de los Andes Sur, hacia los Andes centrales, seguido por un proceso de vicarianza a los  $13 \pm 3$  Ma, separándose *E. illinita* hacia el Sur, del clado del centro. Además, ocurre la principal dispersión hacia los Andes Norte en distintos clados de la filogenia, pero en el mismo rango temporal, entre los 15 y 5 Ma, a excepción de *E. resinosa*, la cual es la más reciente (0,1 a 3 Ma). En este período ocurren fuertes pulsos de alzamiento Andino, alcanzando entre 3 y 4 km de altura, entre los 15 y 10 Ma (Garreaud y col., 2010; Gutiérrez y col., 2017), como también, la separación entre Antártica y Sudamérica, entre los 23 y 12 Ma, lo cual llevó a la glaciación completa de Antártica, y el descenso en las temperaturas oceánicas globales (Kvasov & Verbitski 1981). Este evento, en conjunto con el surgimiento de la Corriente de Humboldt habría influido en el origen del Desierto de Atacama (Alpers & Brimhall 1988; Hinojosa & Villagrán 1997).

A los  $8 \pm 2$  Ma ocurre una expansión de rango desde Los Andes centrales a Brasil, coexistiendo en simpatria ambas zonas, y posteriormente, una vicarianza hacia Los Andes centrales. Este evento es posterior a las transgresiones marinas ocurridas entre 15 y 13 Ma, donde se ha propuesto que la Patagonia Argentina, y las costas del Este de Brasil estaban sumergidas (Hernández y col., 2005), pudiendo actuar como barrera vicariante entre las especies distribuidas en Brasil y los Andes centrales.

Destaca en nuestro análisis el anidamiento de las especies distribuidas en Brasil junto a clados templados, lo cual se contradice en parte con la HNT. Sin embargo, este patrón se observa también en el Género *Myrceugenia* (Murillo y col., 2016), donde se ha propuesto que inicialmente existía un área de distribución mayor a la actual y continua que se fragmentó por la combinación de cambios geológicos y climáticos que ocurrieron durante el Mioceno (23 a 5 Ma.), como los pulsos finales de levantamiento Andino, el consecuente efecto sombra de lluvia, vientos húmedos del Este y Oeste, y las transgresiones del mar Paranaense (Landrum, 1981; Hinojosa & Villagrán 1997).

## Conclusión

Nuestro trabajo sugiere que el ACMR de *Escallonia* se habría distribuido en la zona centro y Sur de la Cordillera de los Andes, bajo los 30° de paleolatitud Sur, en condiciones mesotermales durante el Eoceno. Esto estaría apoyado por el registro fósil más antiguo del género (Patagonia Argentina) y la ausencia de condiciones mesotermales en latitudes tropicales. A partir del aumento del gradiente térmico Ecuador polo como producto de la caída global de las temperaturas del límite Eoceno/Oligoceno, *Escallonia* habría colonizado nuevas áreas en latitudes bajas, como los Andes Norte, siguiendo su nicho mesotermal, el cual se iba generando a medida que los Andes se elevaba. De este modo, los nuevos hábitats andinos habrían mantenido las condiciones mesotermales, funcionando como corredor biológico para *Escallonia*. Por su parte, el surgimiento de la Corriente de Humboldt, el origen del Desierto de Atacama, y las trasngresiones marinas del mar Paranaense habrían influido en la separación Este-Oeste de las especies, y la colonización de Brasil, por medio de expansión del rango de distribución desde los Andes centrales. La condición microtermal sería derivada, y habría evolucionado más recientemente (Oligoceno) en las especies que habitan en zonas templadas.

Por lo expuesto previamente, *Escallonia* no se habría originado en la zona tropical y migrado hacia el Sur, como propone la HNT, sino que seguiría el patrón opuesto, hacia el trópico, como ocurre con el Género *Nothofagus* (Hinojosa y col., 2016).

## Referencias

- Alpers, C. N. y Brimhall, G. H. 1988. Middle Miocene climatic change in the Atacama Desert, northern Chile: Evidence from supergene mineralization at La Escondida. *Geological Society of America Bulletin*, 100: 1640-1656.
- Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., Dimichelle, W. A., Potts, R., Sues, H., y Wing, S. 1992. *Terrestrial ecosystems through time. Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*, University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.H., Xie, D., Suchard, M. A., Rambaut, A., y Drummond A. J. 2014. BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology*, 10: e1003537.
- Brako, L., y Zarucchi, J. L. 1993. Catalogue of the flowering plants and Gymnosperms of Peru. *Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.*, 45: 1-1286.
- Clarke, A. y Gaston, K. J. 2006. Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273: 2257-2266.
- Cooper, N., Jetz, W. y Freckleton, R. P. 2010. Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism. *Journal of evolutionary biology*, 23: 2529-2539.
- Crane, P. R. y Lidgard, S. 1989. Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science*, 246: 675-678.
- Crisp, M. D., Arroyo, M. T., Cook, L. G., Gandolfo, M. A., Jordan, G. J., McGlone, M. S., Weston, P. H., Westoby, M., Wilf, P., y Linder H. P. 2009. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature*, 458: 754-756.
- Di Castri, F. y Hajek, E. R. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile. pp 128. Santiago, Chile.
- Donoghue, M. J. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (Supplement 1): 11549-11555.
- Escallonia* Mutis ex L. f. in GBIF Secretariat (2017). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist Dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2017-12-11. (Última consulta: 5 de marzo 2017).

- Evans, M. E., Smith, S. A., Flynn R. S., y Donoghue, M. J. 2009. Climate, niche evolution, and diversification of the “bird-cage” Evening Primroses (*Oenothera*, Sections *Anogra* and *Kleinia*). *The American Naturalist*, 173: 225-240.
- Field, R., Hawkins, B. A., Cornell, H. V., Currie, D. J., Diniz-Filho J. A., Guégan, J. F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O’Brien, E. y Turner, J. R. 2009. Spatial species- richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of biogeography*, 36: 132-147.
- Flynn, J. J., Charrier, R., Croft, D. A., Gans, P. B., Herriott, T. M., Wertheim, J. y Wyss, A. R. 2008. Chronologic implications of new Miocene mammals from the Cura-Mallín and Trapa Trapa formations, Laguna del Laja area, south central Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, 26: 412-423.
- Francis, A. P. y Currie, D. J. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, 161: 523-536.
- Gansser, A. 1973. Facts and theories on the Andes Twenty-sixth William Smith Lecture. *Journal of the Geological Society*, 129(2), 93-131.
- Garreaud, R. D., Molina, A. y Farias, M. 2010. Andean uplift, ocean cooling and Atacama hyperaridity: a climate modeling perspective. *Earth and Planetary Science Letters*, 292: 39-50.
- Gutiérrez, N. M. 2017. Evidencias sedimentológicas, paleoclimáticas y paleoecológicas del levantamiento de la Cordillera de Los Andes patagónicos
- Gutiérrez, N. M, Le Roux, J. P., Vásquez, A., Carreño, C., Pedroza, V., Araos, J., Oyarzún, J. L., Pino, J. P., Rivera, H. A. y Hinojosa, L. F. 2017. Tectonic events reflected by palaeocurrents, zircon geochronology, and palaeobotany in the Sierra Baguales of Chilean Patagonia. *Tectonophysics*, 695: 76-99.
- Hall, T. 2011. BioEdit: an important software for molecular biology. *GERF Bull Biosci*, 2: 60-1.
- Hansen, T. F. 1997. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution*, 1341-1351.
- Harmon, L. J., Losos, J. B., Davies, J. T., Gillespie, R. G., Gittleman J. L., Jennings, W. B., Kozak, K. H., McPeck, M. A., Moreno-Roark, F., Near, T. J., Purvis, A., Ricklefs, R. E., Schluter, D., Schlute II, J. A., Seehausen, O., Sidlauskas, B. L., Torres-Carvajal, O., Weir, J. T. y Mooers, A. O. 2010. Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative data. *Evolution*, 64: 2385-2396.
- Hawkins, B. A, Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J. F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O’Brien, E. M., Porter, E. y Turner, J.

- R. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84: 3105-3117.
- Hawkins B. A., Rodríguez M. A. y Weller, S. G. 2011. Global angiosperm family richness revisited: linking ecology and evolution to climate. *Journal of Biogeography*, 38: 1253-1266.
- Heibl, C. 2011. PHYLOCLIM: integrating phylogenetics and climatic niche modelling. R package version 0.9-4. (En línea). URL: (<https://cran.r-project.org/web/packages/phyloclim/phyloclim.pdf>) (Accedido: 20 de mayo, 2016)
- Hernández, P. A., Graham, C. H., Master, L. L., y Albert, D. L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29: 773-785.
- Hernández, R. M., Jordan, T. E., Farjat, A. D., Echavarría, L., Idleman, B. D., y Reynolds, J. H. 2005. Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 19: 495-512.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25: 1965-1978.
- Hinojosa, L. F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista geológica de Chile*, 32: 95-115.
- Hinojosa, L. F., Gaxiola, A., Pérez, M. F., Carvajal, F., Campano, M. F., Quattrocchio, M., Nishida, H., Huemura, K., Yabe, A., Bustamante, R. y Arroyo M. T. 2016. Non-congruent fossil and phylogenetic evidence on the evolution of climatic niche in the Gondwana genus *Nothofagus*. *Journal of Biogeography*, 43: 555-567.
- Hinojosa, L. F. y Villagrán, C. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 225-240.
- Jaramillo, C. y Cárdenas, A. 2013. Global warming and neotropical rainforests: A historical perspective. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41: 741-766.
- Kerckhoff, A. J., Moriarty, P. E. y Weiser, M. D. 2014. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 8125-8130.
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T. M., Jetz, W., Ibsch, P. L., Nowicki, C., Mutke, J. y Barthlott, W. 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and

- mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 9322-9327.
- Köppen, W. 1936. Das geographische System der Klimate. *Handbuch der Klimatologie* (ed. by W. Köppen and R. Geiger), Vol. 1 Part C pp. 1-44. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Kozak, K. H. y Wiens, J. J. 2007. Climatic zonation drives latitudinal variation in speciation mechanisms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274: 2995-3003.
- Kvasov, D. D. y Verbitsky, M. Y. 1981. Causes of Antarctic glaciation in the Cenozoic. *Quaternary Research*, 15: 1-17.
- Landis, M. J., Matzke, N. J., Moore, B. R. y Huelsenbeck, J. P. 2013. Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic biology*, 62: 789-804.
- Landrum, L. R. 1981. The phylogeny and geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Brittonia*, 33: 105-129.
- Luebert, F., Hilger, H. H. y Weigend, M. 2011. Diversification in the Andes: age and origins of South American *Heliotropium* lineages (Heliotropiaceae, Boraginales). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 90-102.
- Lundberg, J. 2001. Phylogenetic studies in the Euasterids II: with particular reference to Asterales and Escalloniaceae. Tesis de Doctorado, Faculty of Science and Technology, Uppsala University, Suecia.
- Martínez, N. 2010. Apuntes sobre modelación de nichos ecológicos. Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental.
- Matzke, N. J. 2013. Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. Universidad de California, Berkeley.
- Matzke, N. J. 2014. Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*, 63: 951-970.
- Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffman, M., Pilgrm, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J. y Fonseca, G. D. 2005. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Conservation International. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Murillo, J.C., Stuessy, T. F. y Ruiz, E. 2016. Explaining disjunct distributions in the flora of southern South America: evolutionary history and biogeography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Journal of Biogeography*.

- Nix, H. A. 1991. An environmental analysis of Australian rainforests. The rainforest legacy: Australian national rainforests study, 2: 1-26.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401: 877.
- Paradis, E., Claude, J. y Strimmer, K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20: 289-290.
- Pérez, F., Hinojosa, L. F., Ossa, C. G., Campano, F. y Orrego, F. 2014. Decoupled evolution of foliar freezing resistance, temperature niche and morphological leaf traits in Chilean Myrceugenia. *Journal of Ecology*, 102: 972-980.
- Pino, J. P. 2016. Cambios en la composición y diversidad florística asociados al clima durante el Mioceno en el Sur de Sudamérica: el caso de la Formación Navidad (Chile Central). Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. y Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190: 231-259.
- Qian, H. y Ricklefs, R. E. 2004. Taxon richness and climate in angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effects? *The American Naturalist*, 163: 773-779.
- Rambaut, A. y Drummond, A. J. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC evolutionary biology*, 7: 214.
- Ree, R. H., Smith, S. A. y Baker, A. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57: 4-14.
- Richardson, J. E., Pennington, R. T., Pennington, T. D. y Hollingsworth, P. M. 2001. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science*, 293: 2242-2245.
- Ricklefs, R. E. 2005. Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity. *Biologiske Skrifter*, 55: 583-603.
- Sede, S. M., Dürnhöfer, S. I., Morello, S. y Zapata, F. 2013. Phylogenetics of *Escallonia* (Escalloniaceae) based on plastid DNA sequence data. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 173:442-451.
- Sleumer, H. O. 1968. Die Gattung *Escallonia* (Saxifragaceae). North-Holland Publishing Company. 146 p.
- Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American naturalist*, 240-256.

- Tank, D. C. y Donoghue, M. J. 2010. Phylogeny and phylogenetic nomenclature of the Campanulidae based on an expanded sample of genes and taxa. *Systematic Botany*, 35: 425-441.
- Troncoso, A. y San Martín, J. 1999. Presencia del Género *Escallonia* (Magnoliopsida, Escalloniaceae) en el Terciario de Chile Central. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 48: 29-36.
- Villagrán, C. y Armesto, J. J. 2005. Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile. *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*, 99-116.
- Villagrán, C. y Hinojosa, L. F. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 1-267.
- Whittaker, R. H. 1970. *Communities and ecosystems*. Segunda edición, Universidad de California, Estados Unidos.
- Wiens, J. J., y Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology and evolution*, 19: 639-644.
- Wiens, J. J. y Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 519-539.
- Wilf, P., Cúneo, N. R., Johnson, K. R., Hicks, J. F., Wing, S. L. y Obradovich, J. D. 2003. High plant diversity in Eocene South America: evidence from Patagonia. *Science*, 300: 122-125.
- Wright, D. H., Currie, D. J. y Maurer, B. A. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, 66-74.
- Young, K. R., Ulloa, C. U., Luteyn, J. L. y Knapp, S. 2002. Plant evolution and endemism in Andean South America: an introduction. *The Botanical Review*, 68: 4-21.
- Yu, Y., Harris, A. J. y He, X. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56: 848-850.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686-693.
- Zapata, F. 2013. A multilocus phylogenetic analysis of *Escallonia* (Escalloniaceae): diversification in montane South America. *American Journal of Botany*, 100: 526-545.

## Anexos

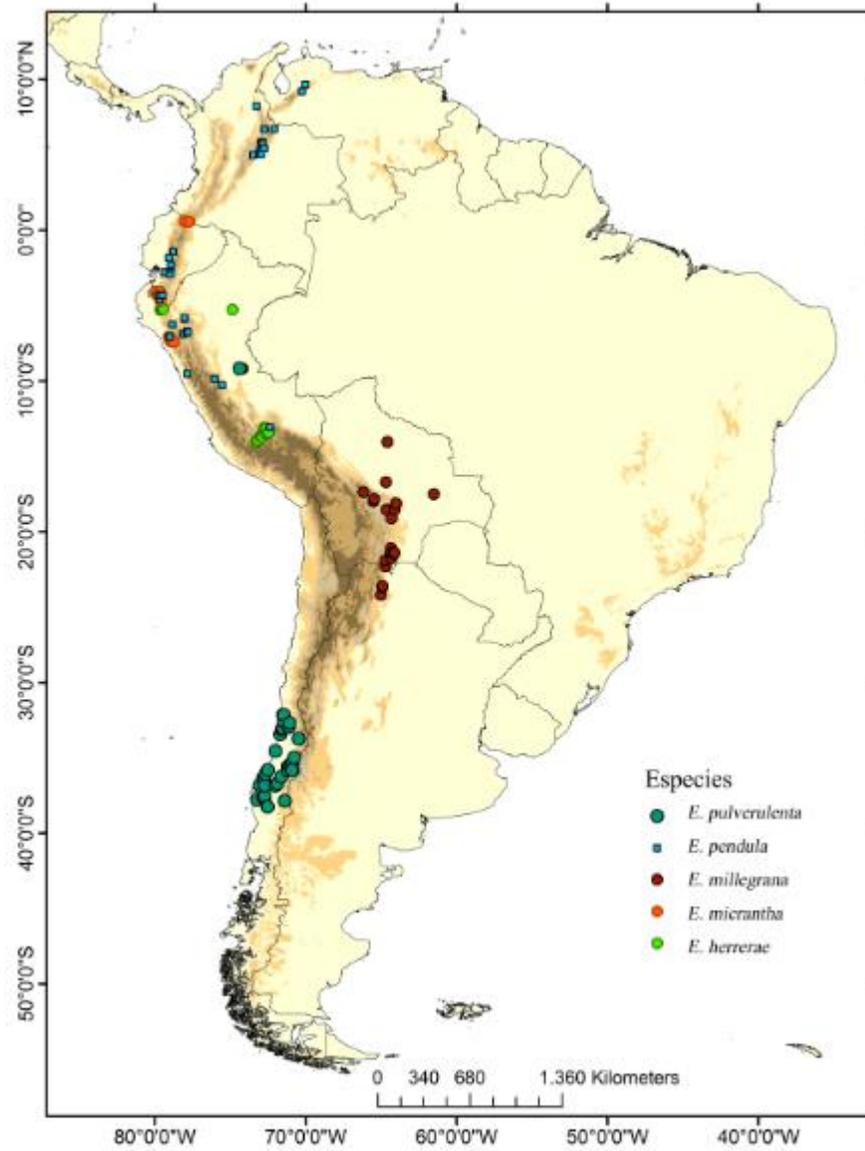


Figura Anexo 1: Mapa de distribución de las especies del clado 1, y *E. pulverulenta*.

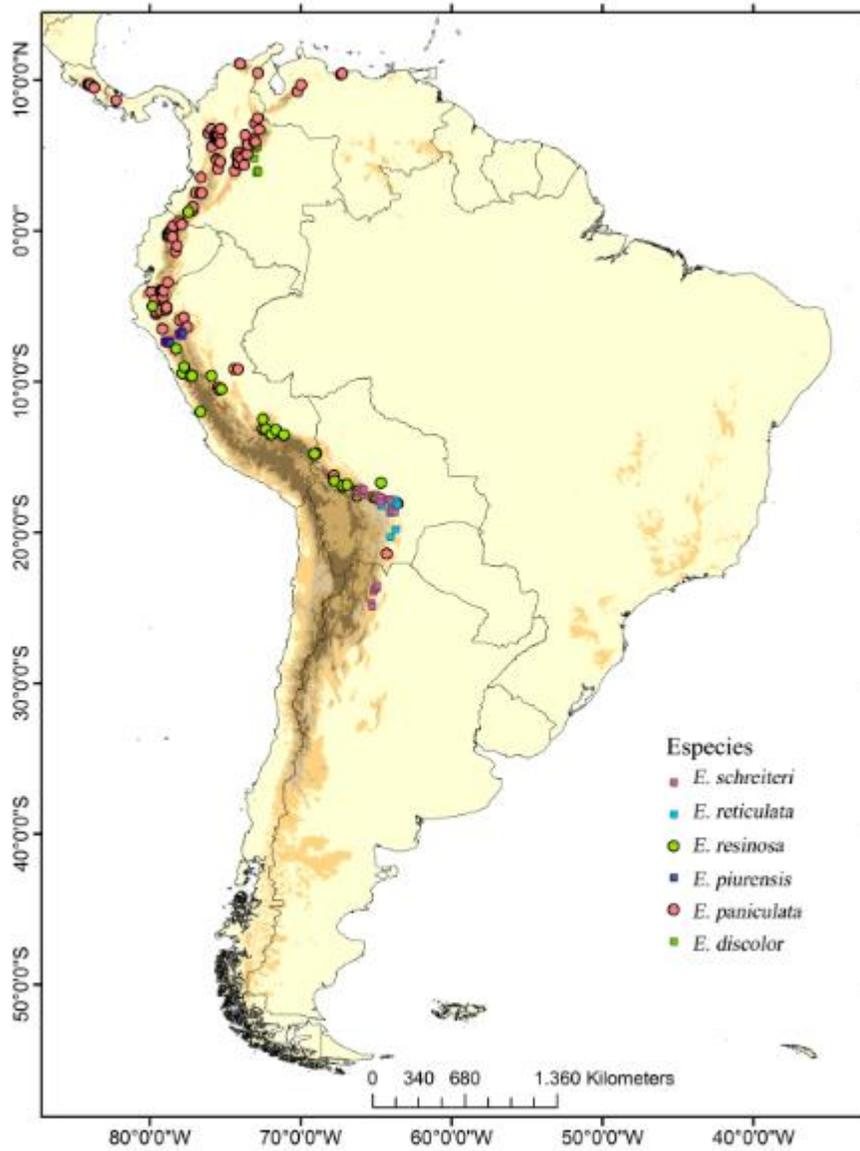


Figura Anexo 2: Mapa de distribución de las especies del clado 2.

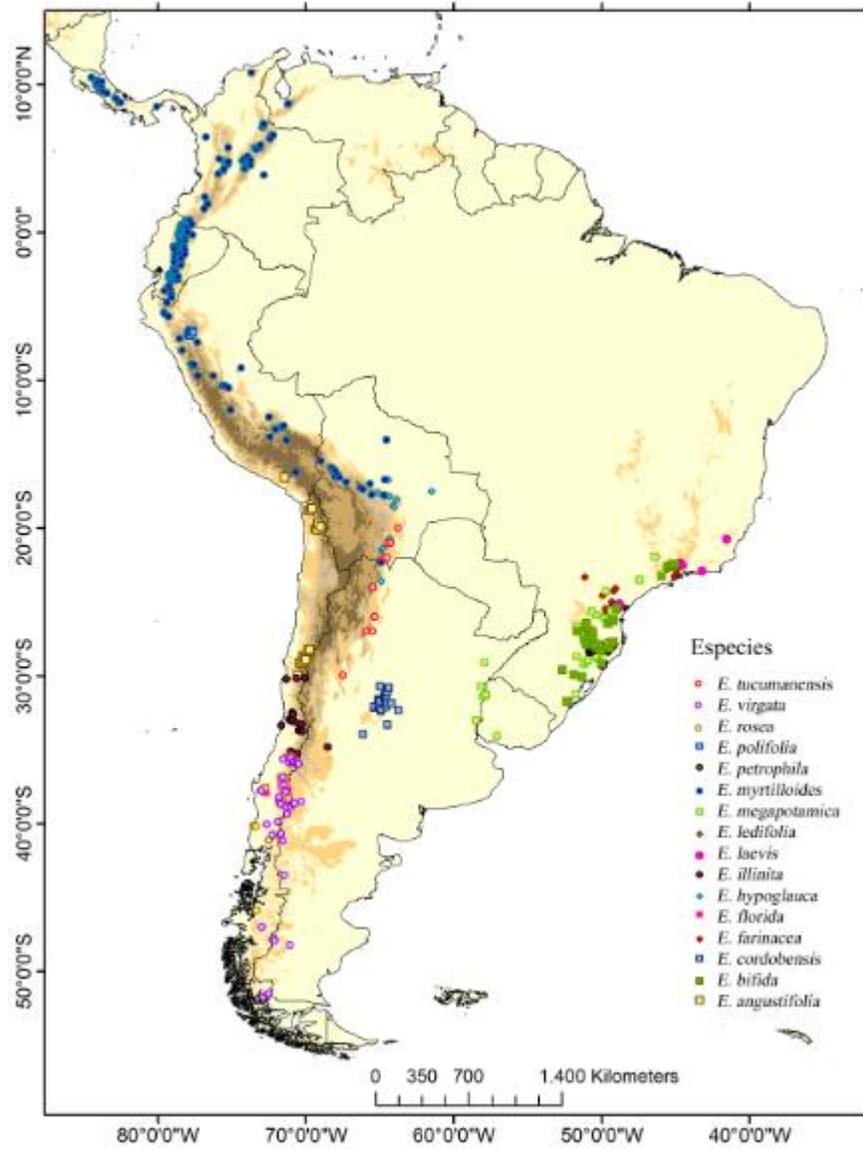


Figura Anexo 3: Mapa de distribución de las especies del clado 3 y 5.



Figura Anexo 4: Mapa de distribución de las especies del clado 4.

Tabla Anexo 1: Valores obtenidos de PNO ponderado para cada especie en las 9 variables bioclimáticas analizadas.

<b>Especie</b>	<b>Bio 1</b>	<b>Bio 4</b>	<b>Bio 8</b>	<b>Bio 10</b>	<b>Bio 11</b>	<b>Bio 12</b>	<b>Bio 16</b>	<b>Bio 18</b>	<b>Bio 19</b>
<i>E. alpina</i>	7,1	398,5	3,5	12,3	2,0	1038,1	479,9	123,9	447,7
<i>E. angustifolia</i>	8,4	265,5	8,9	11,4	4,6	101,8	62,6	40,1	26,7
<i>E. bifida</i>	17,0	295,8	17,7	20,6	13,3	1484,5	508,5	487,3	271,1
<i>E. callcottiae</i>	13,9	231,8	12,3	16,9	11,0	1011,4	503,5	123,1	367,3
<i>E. cordobensis</i>	15,7	471,4	21,2	21,7	9,5	642,5	297,3	291,4	34,8
<i>E. discolor</i>	15,8	52,3	15,6	16,4	15,1	1459,7	572,4	263,8	458,4
<i>E. farinea</i>	17,4	249,5	19,9	20,3	14,0	1553,8	612,3	563,2	222,1
<i>E. florida</i>	9,1	383,9	4,8	14,2	4,3	1407,2	734,7	105,4	690,4
<i>E. gayana</i>	10,6	347,7	6,9	15,2	6,3	1633,7	813,1	142,8	761,8
<i>E. herrerae</i>	14,1	81,1	13,5	13,8	11,9	960,8	431,8	307,7	95,7
<i>E. hypoglauca</i>	16,3	247,9	18,5	19,0	12,8	976,6	484,6	414,1	82,5
<i>E. illinita</i>	9,8	386,7	5,6	14,7	4,7	575,9	328,5	33,4	308,6
<i>E. laevis</i>	16,0	232,0	17,8	18,7	12,3	1588,2	630,2	571,4	225,3
<i>E. ledifolia</i>	15,3	268,2	18,3	18,6	11,8	1630,2	516,6	504,6	331,4
<i>E. leucantha</i>	9,4	356,5	5,4	14,0	4,7	1506,7	734,2	141,6	692,7
<i>E. megapotamica</i>	17,1	324,6	19,5	21,6	13,3	1506,0	485,1	456,4	298,5
<i>E. micrantha</i>	14,7	52,9	13,0	13,3	12,1	1041,0	435,4	299,6	202,8
<i>E. millegrana</i>	17,9	270,6	20,5	20,9	14,1	853,8	440,6	373,4	57,3
<i>E. myrtilloides</i>	12,7	69,7	12,6	12,9	11,4	1402,7	552,0	402,1	260,7
<i>E. myrtoidea</i>	9,8	412,3	5,2	15,2	4,5	816,9	466,5	42,9	438,5
<i>E. paniculata</i>	16,7	52,6	16,5	16,9	15,8	1624,4	617,2	441,2	342,3
<i>E. pendula</i>	16,0	53,4	15,7	16,1	14,8	1168,5	470,9	314,5	237,2
<i>E. petrophila</i>	16,1	282,3	17,7	19,6	12,3	1627,4	487,3	468,2	360,2
<i>E. piurenensis</i>	14,2	80,2	14,8	15,0	12,9	700,7	327,7	291,0	53,1
<i>E. polifolia</i>	13,0	53,1	13,3	13,5	12,2	988,2	383,5	314,9	104,8
<i>E. pulverulenta</i>	12,6	352,1	8,8	17,2	8,2	1027,0	558,2	77,7	508,1
<i>E. resinosa</i>	11,8	129,7	11,8	12,1	9,0	800,6	415,0	326,6	44,6
<i>E. reticulata</i>	17,7	184,4	19,5	19,6	15,0	747,8	376,3	348,9	61,9
<i>E. revoluta</i>	11,6	365,6	6,5	15,8	5,9	1226,4	646,5	93,7	601,9
<i>E. rosea</i>	8,8	373,6	4,6	13,8	4,1	1621,4	788,2	154,7	746,8
<i>E. rubra</i>	9,7	355,9	5,4	14,0	4,6	1511,4	690,5	176,0	647,1
<i>E. schreiteri</i>	16,4	228,5	18,4	18,9	13,1	975,4	498,9	387,5	67,8
<i>E. serrata</i>	5,5	310,9	5,0	9,4	1,4	1411,2	477,6	339,5	384,0
<i>E. tucumanensis</i>	17,3	368,3	21,2	21,6	12,2	733,3	390,8	371,3	32,0
<i>E. virgata</i>	7,8	384,1	4,2	12,7	2,9	1149,6	546,4	122,4	513,5

Tabla Anexo 2: Valores de altura mínima, máxima y promedio en la que habita cada especie, donde S los Andes Sur; C, Los Andes Centrales; B, Brasil; y N a Los Andes Norte y Centro.

<b>Especie</b>	<b>Altura mínima</b>	<b>Altura máxima</b>	<b>Altura promedio</b>	<b>Zona</b>
<i>E. alpina</i>	31	2787	1419.3	S
<i>E. angustifolia</i>	1130	3940	2481.3	C
<i>E. bifida</i>	7	1863	1008.7	B
<i>E. callcottiae</i>	5	428	239.4	S
<i>E. cordobensis</i>	298	2005	855	C
<i>E. discolor</i>	203	3840	2449.6	C
<i>E. farinacea</i>	603	1897	968.7	B
<i>E. florida</i>	157	2251	1091.7	S
<i>E. gayana</i>	47	1184	561.6	S
<i>E. herrerae</i>	125	3949	2811.2	C
<i>E. hypoglauca</i>	203	3470	2260.5	C
<i>E. illinita</i>	61	3694	1459.4	S
<i>E. laevis</i>	9	2503	1284.9	B
<i>E. ledifolia</i>	768	1639	1047.2	B
<i>E. leucantha</i>	27	1824	588.7	S
<i>E. megapotamica</i>	2	1318	678.6	B
<i>E. micrantha</i>	196	3406	2427.9	N
<i>E. millegrana</i>	146	2865	1669.2	C
<i>E. myrtilloides</i>	27	4816	3029.5	N
<i>E. myrtoidea</i>	225	3396	1585.8	S
<i>E. paniculata</i>	90	3482	2132.9	N
<i>E. pendula</i>	159	4209	2241.6	N
<i>E. petrophila</i>	2	1415	766.2	B
<i>E. piurensis</i>	1588	3036	2328.9	C
<i>E. polifolia</i>	1938	3576	2709.3	C
<i>E. pulverulenta</i>	7	1824	585.3	S
<i>E. resinosa</i>	203	4733	3162.5	N
<i>E. reticulata</i>	614	2385	1654.7	C
<i>E. revoluta</i>	3	1827	713.9	S
<i>E. rosea</i>	27	1705	1000.2	S
<i>E. rubra</i>	0	1824	687.5	S
<i>E. schreiteri</i>	1171	3532	2193	N
<i>E. serrata</i>	7	1824	540.7	S
<i>E. tucumanensis</i>	387	2063	1378.1	C
<i>E. virgata</i>	4	2291	1102.6	S

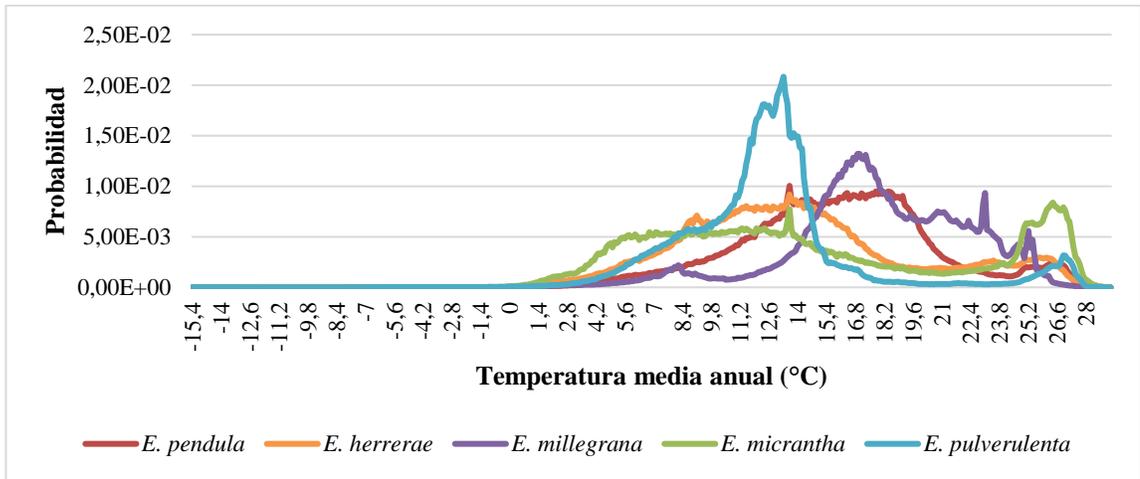


Figura Anexo 5: PNO de la temperatura media anual (Bio 1) para el clado 1.

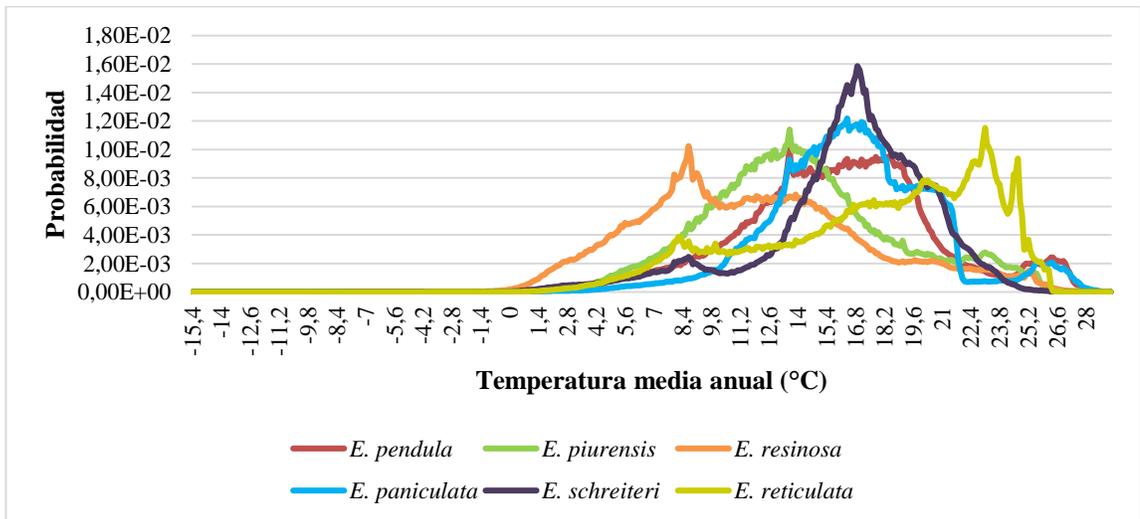


Figura Anexo 6: PNO de la temperatura media anual (Bio 1) para el clado 2.

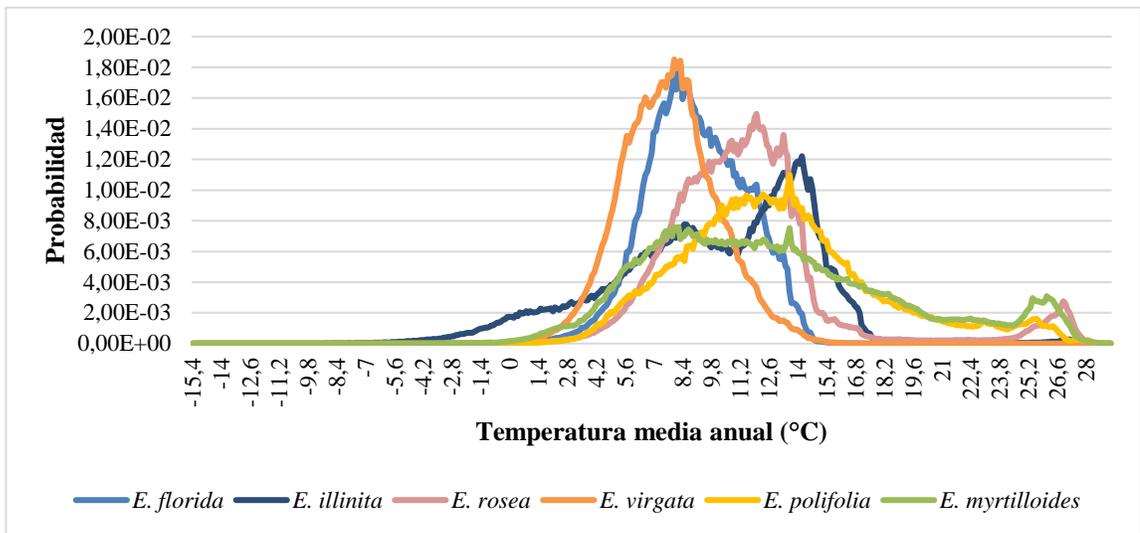


Figura Anexo 7: PNO de la temperatura media anual (Bio 1) para el clado 3.

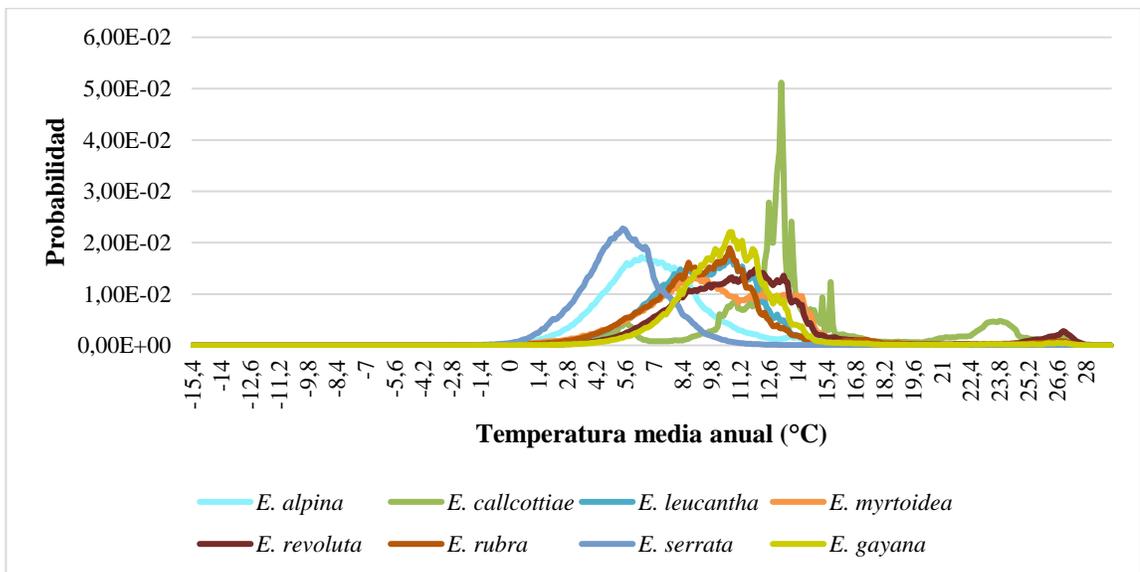


Figura Anexo 8: PNO de la temperatura media anual (Bio 1) para el clado 3.

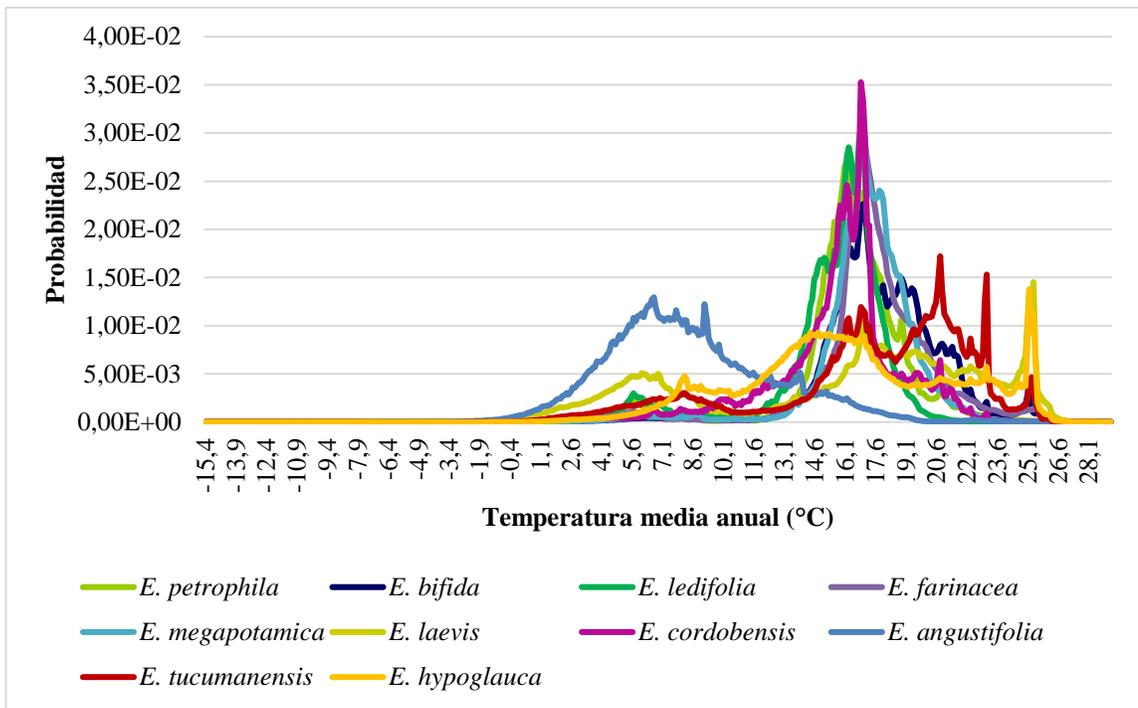


Figura Anexo 9: PNO de la temperatura media anual (Bio 1) para el clado 5.

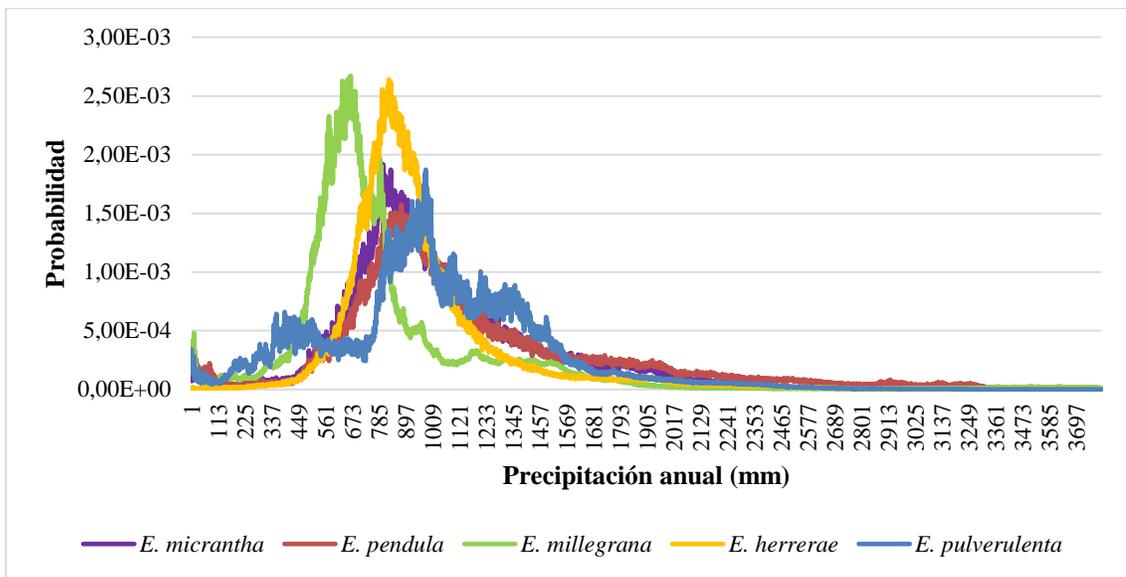


Figura Anexo 10: PNO de la precipitación anual (Bio 12) para el clado 1.

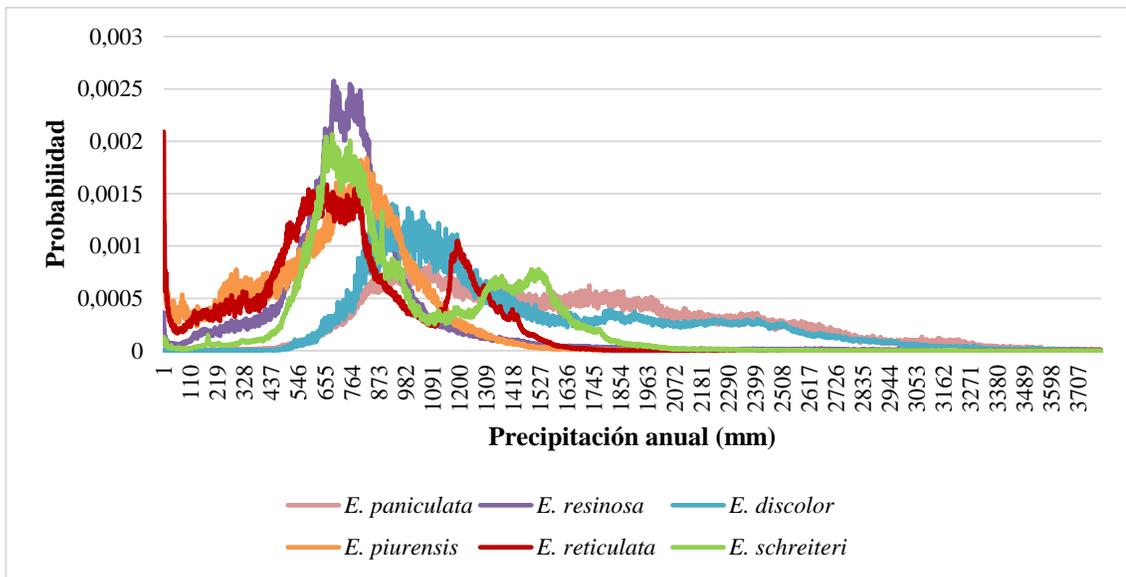


Figura Anexo 11: PNO de la precipitación anual (Bio 12) para el clado 2.

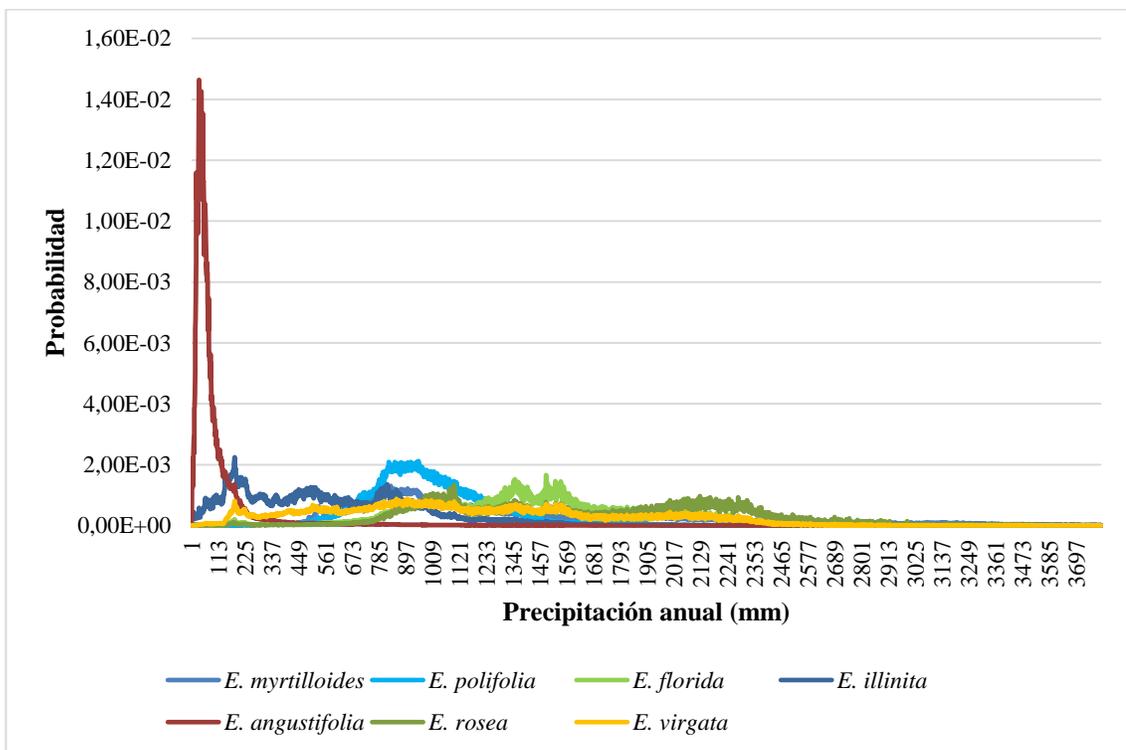


Figura Anexo 12: PNO de la precipitación anual (Bio 12) para el clado 3.

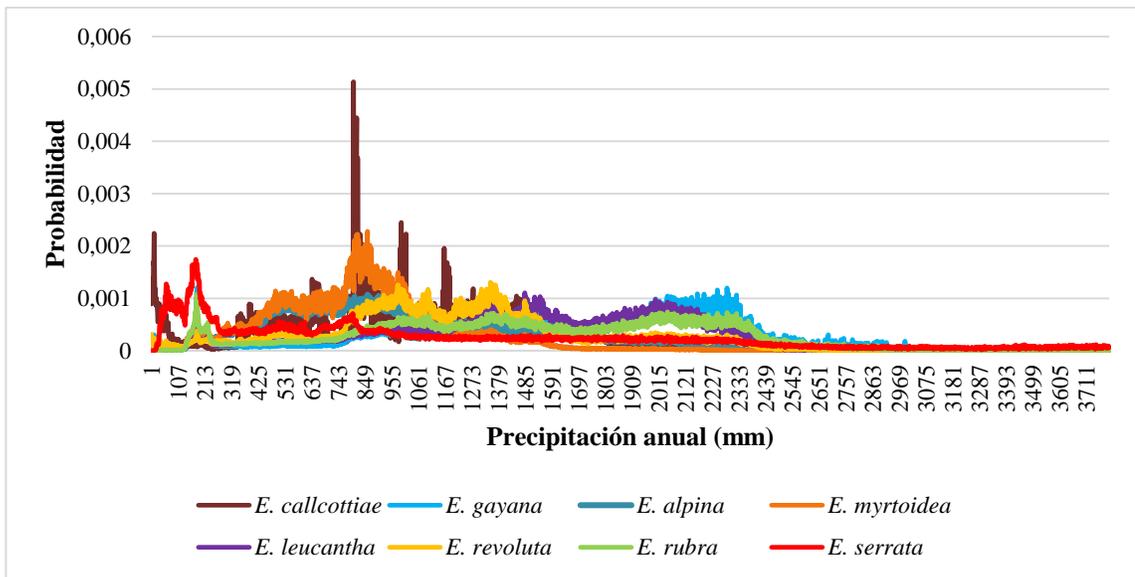


Figura Anexo 13: PNO de la precipitación anual (Bio 12) para el clado 4.

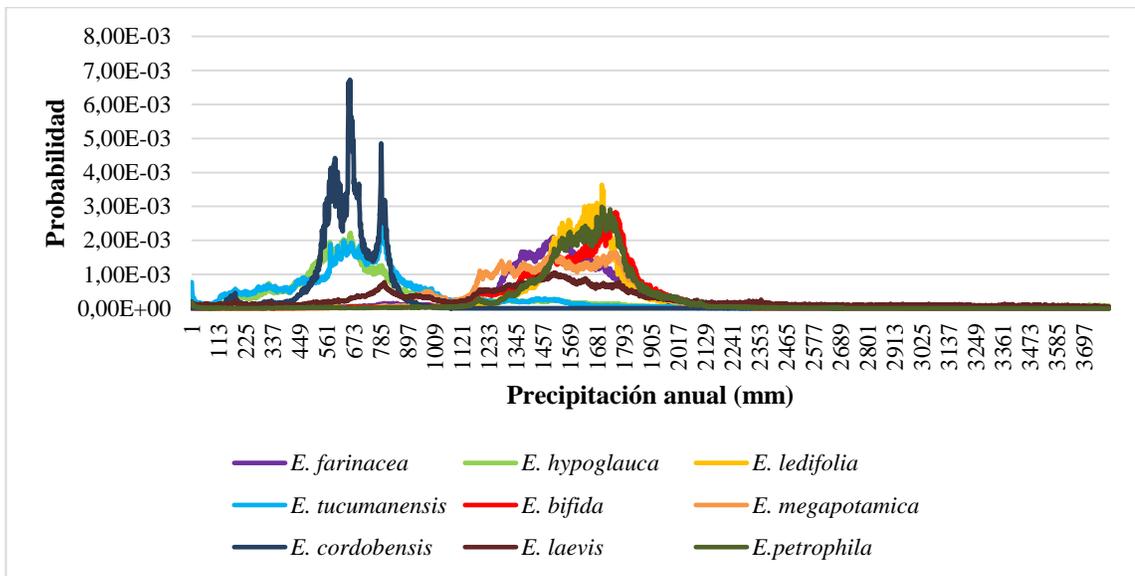


Figura Anexo 14: PNO de la precipitación anual (Bio 12) para el clado 5.

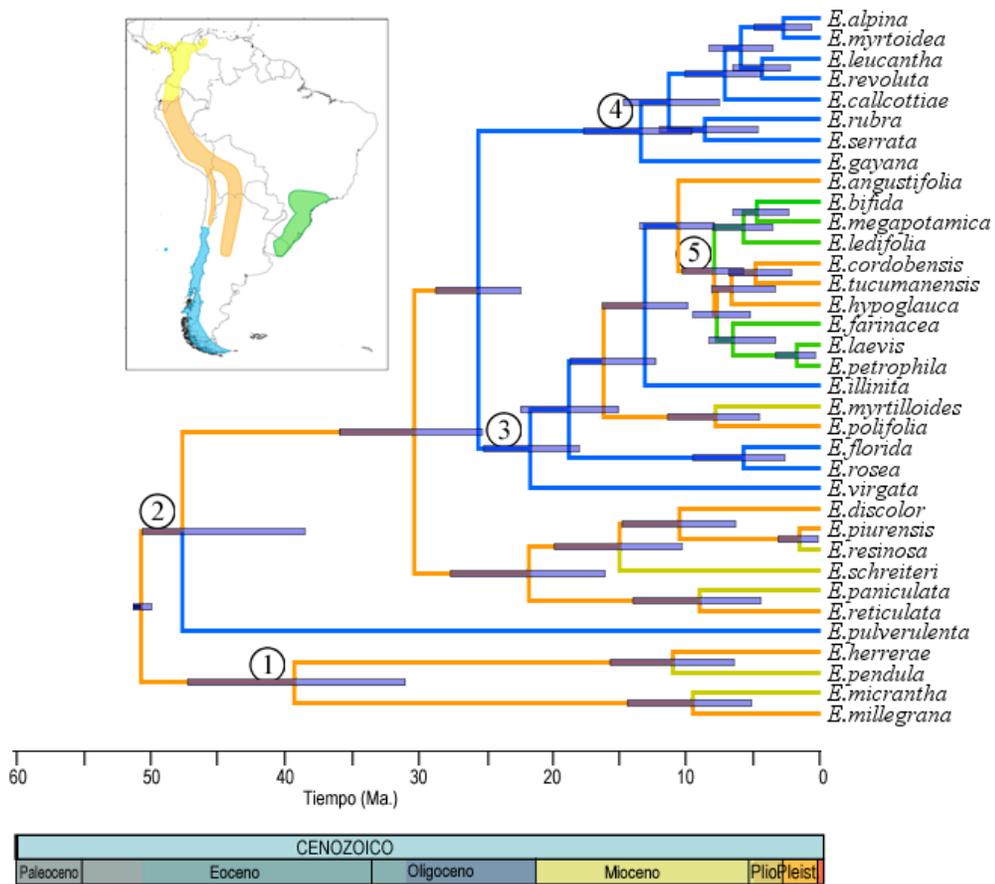


Figura Anexo 15: Filogenia obtenida por el inferencia Bayesiana. Las barras indican el 95% de HPD.

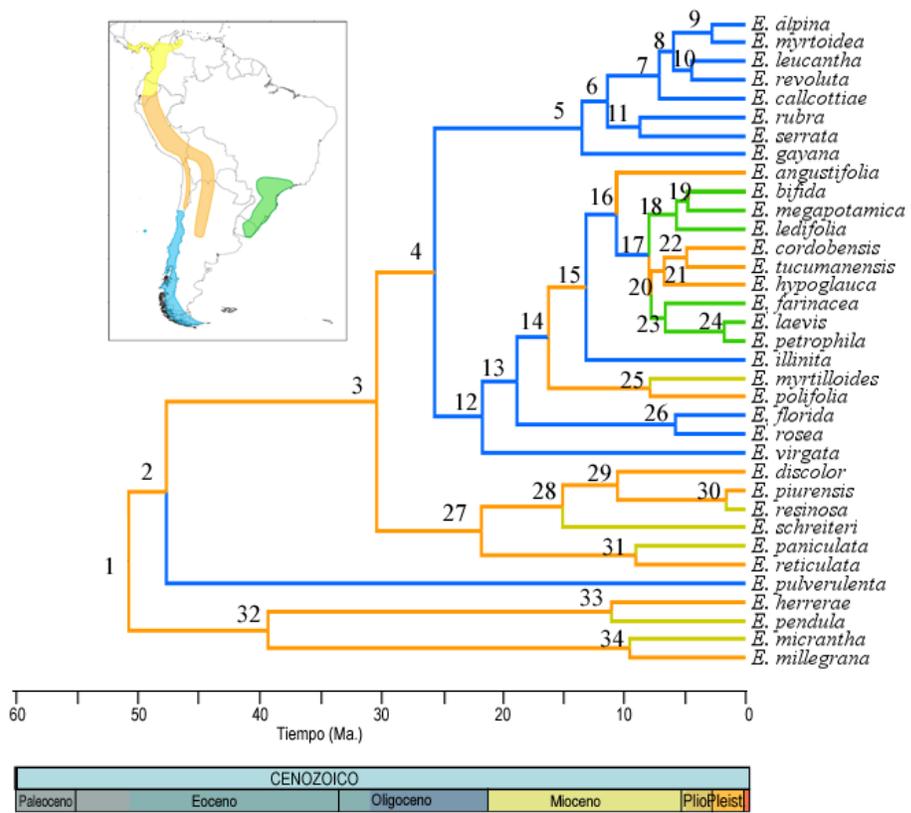


Figura Anexo 16: Número asignado a cada nodo de la reconstrucción filogenética mediante análisis Bayesiano

Tabla Anexo 3: Valores obtenidos de la reconstrucción del clima ancestral para cada nodo en la filogenia.

<b>Nodo</b>	<b>Bio1</b>	<b>Bio4</b>	<b>Bio8</b>	<b>Bio10</b>	<b>Bio11</b>	<b>Bio12</b>	<b>Bio16</b>	<b>Bio18</b>	<b>Bio19</b>
<b>1</b>	13,8	210,4	12,8	16,2	10,8	1095,4	510,5	254,8	304,7
<b>2</b>	14,5	215,7	12,6	16,0	10,5	1147,1	525,7	268,5	319,8
<b>3</b>	14,5	304,0	8,2	14,4	6,6	1250,3	581,7	191,7	475,6
<b>4</b>	15,8	316,3	7,6	14,4	6,2	1296,0	605,5	179,9	515,5
<b>5</b>	14,9	322,4	7,2	14,1	5,7	1274,2	587,7	175,6	506,1
<b>6</b>	13,3	324,8	7,5	14,6	6,2	1190,0	571,2	143,9	493,5
<b>7</b>	11,0	358,2	6,2	14,4	5,1	1165,4	577,2	119,1	523,0
<b>8</b>	11,0	389,7	4,9	14,0	3,9	1006,8	507,9	95,3	469,7
<b>9</b>	12,5	360,1	6,0	14,7	5,3	1299,5	652,7	118,1	605,9
<b>10</b>	12,5	329,7	5,9	12,5	3,9	1399,0	585,3	230,4	512,4
<b>11</b>	14,3	306,4	8,0	14,3	6,4	1221,7	567,2	190,6	461,7
<b>12</b>	14,4	293,2	8,6	14,4	6,9	1207,6	557,0	203,2	437,5
<b>13</b>	14,4	251,6	10,5	14,7	8,3	1091,2	478,5	240,2	319,6
<b>14</b>	16,3	294,4	11,3	15,6	8,1	928,5	404,9	224,6	262,5
<b>15</b>	16,0	291,1	14,9	17,0	9,6	942,0	369,4	304,5	182,2
<b>16</b>	16,3	296,7	17,3	18,8	11,2	1155,4	437,2	390,6	201,1
<b>17</b>	16,3	297,8	18,3	19,7	12,1	1358,7	472,1	439,4	253,4
<b>18</b>	16,3	313,7	19,3	21,1	13,1	1426,1	484,6	455,5	266,6
<b>19</b>	17,0	300,0	18,4	19,4	11,8	1163,0	462,0	418,6	176,0
<b>20</b>	12,8	324,9	19,3	20,0	11,7	973,7	430,9	390,7	110,5
<b>21</b>	9,5	388,2	20,6	21,1	11,1	783,2	373,0	351,2	59,1
<b>22</b>	9,5	267,7	18,6	19,6	12,7	1458,1	545,8	502,5	236,5
<b>23</b>	9,1	260,7	18,0	19,3	12,4	1557,9	554,4	514,0	274,0
<b>24</b>	10,0	124,8	12,1	13,7	10,6	1160,7	471,4	319,1	228,4
<b>25</b>	10,0	350,2	6,0	14,1	5,1	1412,0	693,3	154,4	624,9
<b>26</b>	8,7	174,1	14,8	16,6	12,2	1121,4	505,2	313,7	249,5
<b>27</b>	10,6	157,3	15,4	16,5	12,6	1067,0	488,6	322,8	200,2
<b>28</b>	10,2	104,9	14,6	15,3	12,7	1058,3	466,8	299,5	217,1
<b>29</b>	10,6	104,9	13,8	14,1	11,5	853,2	403,2	305,7	105,0
<b>30</b>	14,7	137,0	16,9	17,7	14,3	1164,5	499,6	367,9	217,9
<b>31</b>	15,0	206,4	13,0	16,3	11,1	1056,6	499,1	244,5	293,4
<b>32</b>	14,5	153,9	14,5	16,1	12,3	1027,7	468,0	289,8	210,4
<b>33</b>	13,4	96,1	14,6	15,3	13,0	1052,3	456,9	304,0	181,1
<b>34</b>	16,3	159,1	16,0	16,8	12,8	974,2	448,0	320,9	156,9

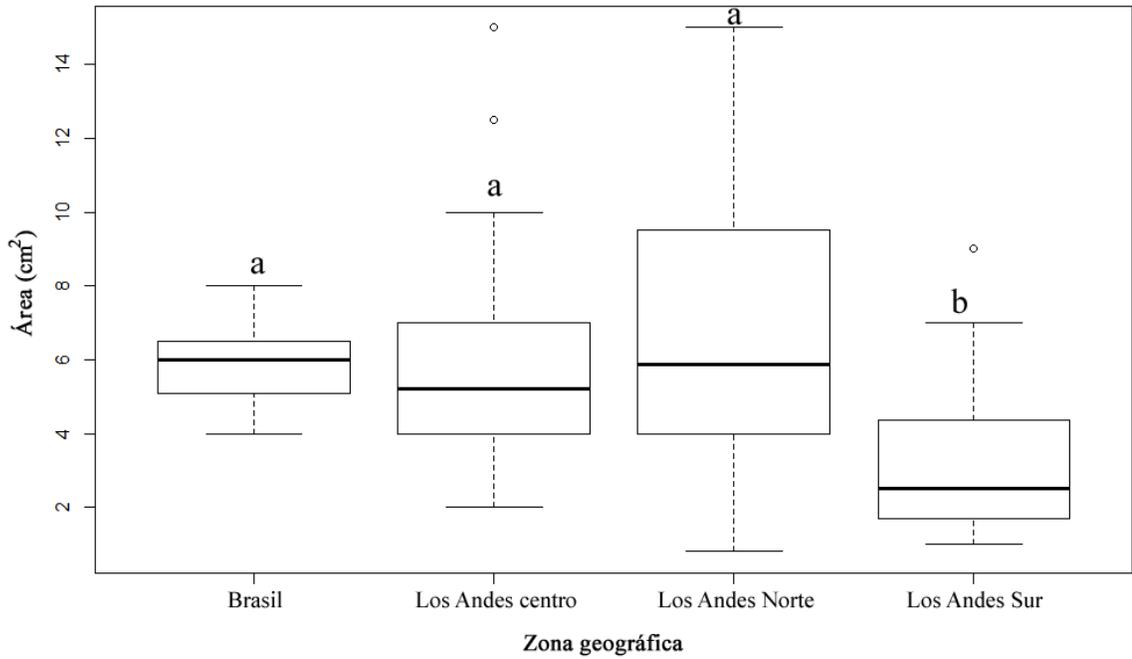


Figura Anexo 17: Comparación entre las áreas foliares de las especies según su zona geográfica, y a partir de datos de largo y ancho obtenidos de literatura y de herbarios digitales, como: Neotropical Herbarium Specimens, Herbario Virtual Austral Americano, SEINet: Arizona – New Mexico Chapter, Cooperative Taxonomic Resource for American Myrtaceae, Natural History Museum.