

UNIVERSIDAD CATÓLICA DE LA SANTÍSIMA CONCEPCIÓN

FACULTAD DE CIENCIAS



**Facultad de  
Ciencias**

Universidad Católica de la Santísima Concepción

Abundancia y distribución de ceras de hojas  
en *Tillandsia landbeckii* Phil. del Desierto de  
Atacama, Chile

Por

MANLIO FRANCISCO LANDAHUR ESCALONA

Memoria entregada a la Facultad de Ciencias de la Universidad Católica de la Santísima Concepción para optar al título profesional de Químico Ambiental.

Profesor Guía: Dr. Sergio Contreras Quintana

Concepción

2022



**Facultad de  
Ciencias**

Universidad Católica de la Santísima Concepción

### *Acta de Certificación*

Certifico que el trabajo de Tesis se realizó bajo mi dirección y ha sido aprobado.

Profesor Guía: Dr. Sergio Contreras Q.

\_\_\_\_\_

Declaro que el contenido de esta tesis no se ha presentado total o parcialmente para optar a otro Título o Grado Académico.

***Manlio Francisco Landahur Escalona***

\_\_\_\_\_

**Nota del Informe de Práctica o Tesis: 6.30**

Fecha de aprobación del Examen de Título y Grado:

\_\_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de 2022

Ministro de Fe: \_\_\_\_\_

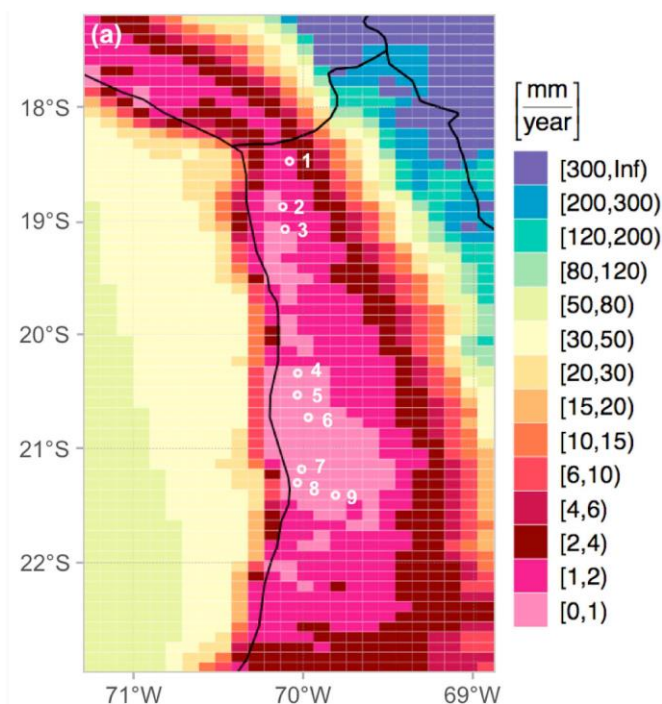
\_\_\_\_\_

## RESUMEN

En el desierto hiperárido de Atacama, la disponibilidad de agua juega un papel crucial para permitir la supervivencia de las plantas. Junto con las escasas precipitaciones, la niebla marina ocurre con frecuencia a lo largo de la costa escarpada que alimenta parches monoespecíficos aislados de vegetación de *Tillandsia*. En este estudio, investigamos la abundancia y distribución de ceras de hoja en los individuos bromelia *Tillandsia landbeckii* (planta CAM) para evaluar las adaptaciones a nivel molecular como respuesta a condiciones extremadamente áridas. Analizamos n-alcenos de cadena larga y ácidos grasos en especímenes vivos ( $n = 59$ ) recolectados de los principales ecosistemas de dunas de *Tillandsia* a través de un transecto costero de 350 km. Encontramos que la composición de la cera de la hoja estaba dominada por n-alcenos con concentraciones (promedio total de  $160.8 \pm 91.4 \mu\text{g} / \text{g}$ ) hasta tres veces más altas que los ácidos grasos ( $66.7 \pm 40.7 \mu\text{g} / \text{g}$ ), probablemente como una adaptación al ambiente hiperárido. Se encontraron diferencias significativas en la distribución de la cera foliar (Longitud Media de la Cadena [ACL] e Índice de Preferencia de Carbono [IPC]) en la zona norte en relación con las zonas central y sur. Encontramos fuertes correlaciones negativas entre el CPI de ácidos grasos y el LCA de n-alceno con precipitación y evaporación superficial que apuntan a adaptaciones a escala fina a la baja disponibilidad de humedad a lo largo del transecto costero. Además, nuestros datos indican que el predominio de los n-alcenos está reflejando la función de la cera en la prevención de la pérdida de agua de las hojas. Las condiciones hiperáridas y el buen potencial de conservación tanto de los n-alcenos como de los ácidos grasos los convierten en trazadores ideales para estudiar el cambio climático del Holoceno tardío en el desierto de Atacama.

## INTRODUCCIÓN

La costa noroeste de Sudamérica está caracterizada por bajas precipitaciones y un desierto costero que abarca desde Perú hasta el norte de Chile; política y geográficamente separado en el Desierto de Sechura (costa peruana entre Piura [5,1° S] y Tacna [18,1°S]) y el Desierto de Atacama (costa chilena entre Arica [18,12°S] y la región de Coquimbo [30°S]) (Contreras *et al.*, 2010; Pinto *et al.*, 2006). El relieve general del Desierto de Atacama presenta cuatro características principales de oeste a este: a) una estrecha llanura litoral que termina en un gran acantilado, b) una cadena montañosa costera con picos de 1500 m llamada Cordillera de la costa, con elevaciones de aproximadamente 1000-1600 m.s.n.m separando la llanura costera del Valle Central (Jaeschke *et al.*, 2019), c) una "Depresión Intermedia" que es una llanura longitudinal situada a unos 1000 m de elevación, y d) la Cordillera de los Andes que termina en un altiplano con picos de más de 6 Km de altura (Cereceda *et al.*, 2008).

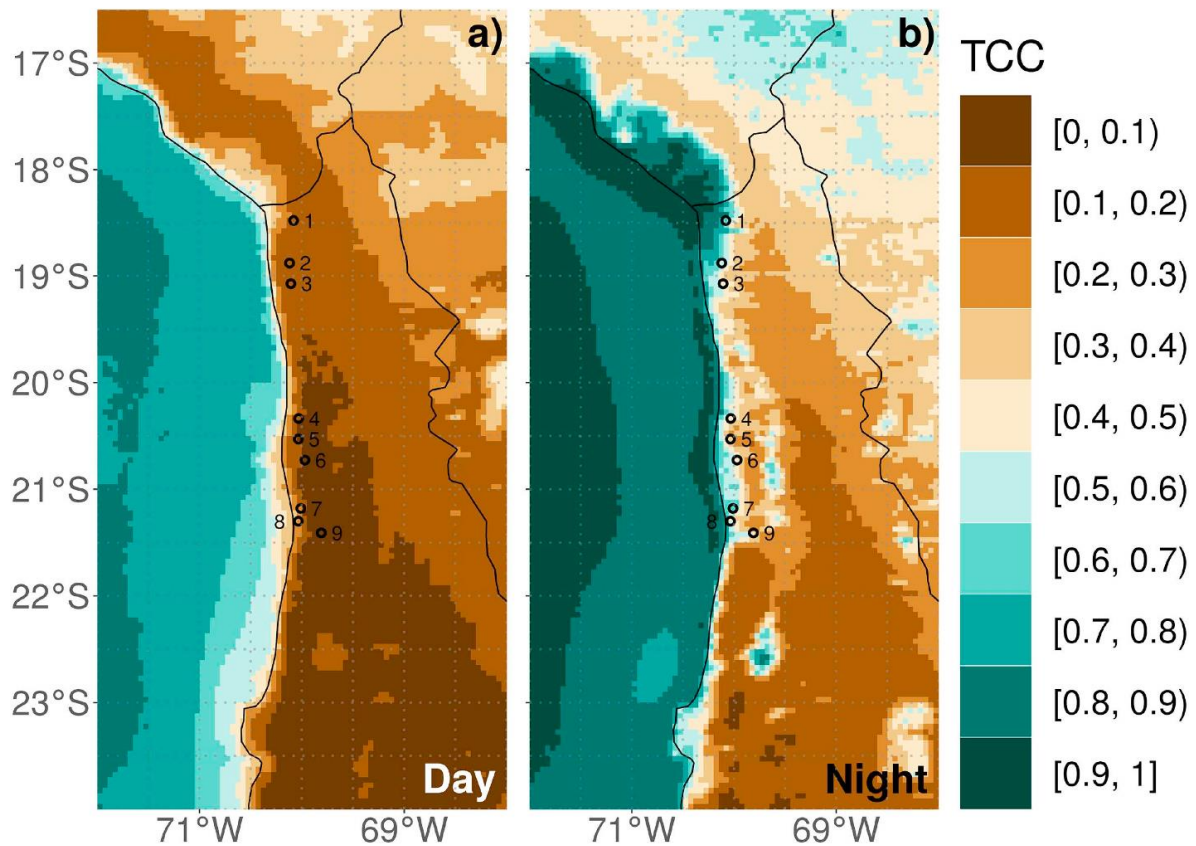


**Figura 1.** Estimaciones de la precipitación media anual (PAM) derivadas del modelo de investigación y previsión meteorológica (WRF) (Reyers *et al.*, 2019; Reyers, 2019). Los números corresponden a las estaciones muestreadas a lo largo del Desierto de Atacama.

El Desierto de Atacama es considerado uno de los desiertos más áridos del planeta Tierra, por lo cual es considerado un hábitat extremo para el desarrollo de la vida (McKay *et al.*, 2003). La aridez en el Desierto de Atacama es causada principalmente por aguas costeras frías que caracterizan la corriente de Humboldt, sumado a la surgencia de aguas aún más frías a lo largo de la costa, lo que crea una inversión térmica que impide la precipitación en zonas costeras (Houston y Hartley, 2003). La aridez aumenta su intensidad por el pronunciado efecto de sombra de lluvia de los Andes hacia el oeste, el cual bloquea efectivamente la transferencia de humedad de la cuenca del Amazonas (Houston y Hartley, 2003). Como resultado, el Desierto de Atacama posee un núcleo hiperárido caracterizado por precipitaciones menores a  $2 \text{ mm a}^{-1}$  (Fig. 1) y localizado entre los  $19^{\circ}\text{S}$  y  $22^{\circ}\text{S}$  (Voigt *et al.*, 2019; Ritter *et al.*, 2019).

Su condición árida limita el crecimiento y la supervivencia de plantas, lo que da lugar a extensas zonas sin vegetación especialmente en el núcleo hiperárido del Desierto de Atacama (Rundel y Dillon, 1998). Debido a los bajos niveles de precipitación, los cuales disminuyen de norte a sur dentro del núcleo hiperárido (e.g. Arica  $1,6 \text{ mm año}^{-1}$  e Iquique  $0,9 \text{ mm año}^{-1}$ ) la niebla es una importante fuente de humedad en el Desierto de Atacama (Pinto *et al.*, 2006).

La niebla debe su existencia a la formación de bancos de estratocúmulos nubosos que se sitúan por debajo de los 1000 m, que cuando son interceptados por laderas costeras de la cordillera de la costa dan lugar a una zona de niebla conocida como garúa en Perú y camanchaca en Chile (Pinto *et al.*, 2006). Se considera generalmente que el cinturón de niebla costera está restringido a distancias de hasta unos pocos kilómetros de la línea de costa y elevaciones de 100 a 1200 m (Caviedes, 1973; Prohaska, 1973). Sin embargo, la capa de niebla puede penetrar tierra adentro hasta 60 km de la costa, como lo determinó Koepcke (1961). Por lo tanto, la poca humedad (precipitación y niebla) que recibe el Desierto de Atacama no es constante (Fig. 2) y varía geográficamente (e.g. latitud, distancia de la costa y elevación).

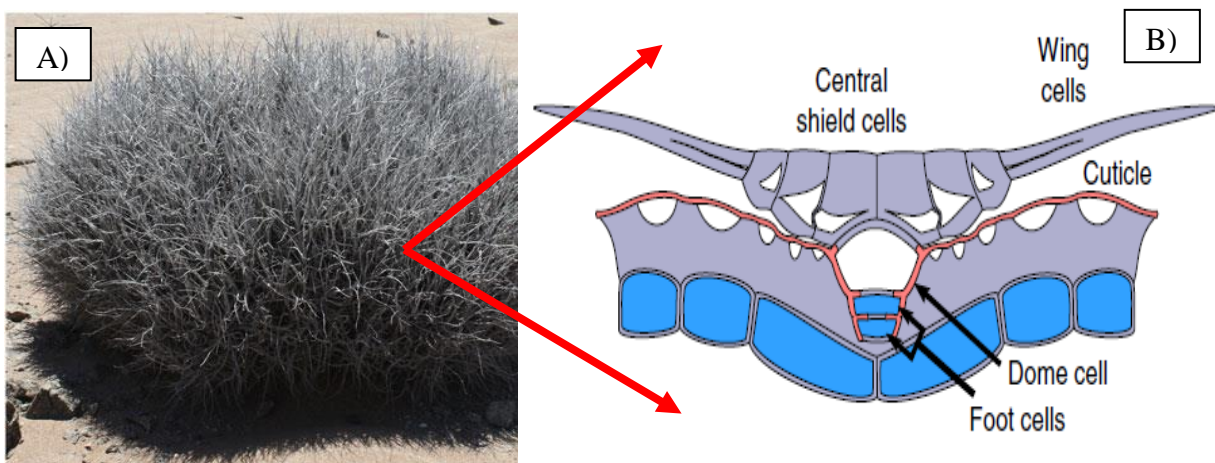


**Figura 2.** La cobertura total de nubes a) diurna y b) nocturna, se promedió a lo largo de un período de 15 años, de 2003 a 2017, utilizando el espectrorradiómetro de formación de imágenes de resolución moderada (MODIS). La ubicación de las poblaciones de Tillandsiales se indica con círculos negros (Jaeschke *et al.*, 2019). Los números corresponden a las estaciones muestreadas en el Desierto de Atacama.

El aumento de humedad en la zona de niebla permite el desarrollo de vegetación aislada en pequeñas colinas llamadas lomas, que también se desarrollan tierra adentro a través de áreas de baja elevación de la cordillera costera y permitiendo el paso de la niebla tierra adentro (Abele, 1981) y creando corredores de mayor humedad, formando lomas de vegetación (Pinto, 1999; Muñoz-Schick *et al.*, 2001; Pinto, 2001). Estos corredores de niebla están distribuidos de forma muy desigual y las lomas suelen estar aisladas entre sí por grandes extensiones de paisaje estéril. Entre estas formaciones de lomas, destacan las lomas “tilandsiales”, comunidades de vegetación especializadas para vivir en el Desierto de Atacama.

La especie dominante de este tipo de formación en el Desierto de Atacama es la *Tillandsia landbeckii* Phil. (Bromeliaceae; Tillandsioideae; Tillandsia subg. Diaphoranthema), una de las 15 especies del género *Tillandsia* que debido a las condiciones extremadamente áridas adaptaron su método de captación de agua (Latorre, 2011). De éstas 15, sólo 3 están presentes en el Desierto de Atacama costero en el norte de Chile: *T. landbeckii*, *T. marconae* y *T. virescens*. Las lomas de Tillandsia están formadas por *T. marconae* y *T. landbeckii*, siendo esta última la especie dominante (Pinto *et al.*, 2006). Su distribución geográfica se extiende desde el norte del Perú hasta la región de Coquimbo en Chile (31,65 °S) (Smith y Downs, 1977; Till, 1992) y su rango altitudinal está entre 900 y 1300 m en el norte de Chile (Oka y Ogawa, 1984; Ono, 1986).

Las plantas Tillandsiales, son conocidas como plantas aéreas o claveles del aire (Fig. 3A), y se caracterizan por tener raíces no funcionales (Rundel *et al.*, 1997; Pinto *et al.*, 2006), crecer en superficies arenosas sin adherirse a ellas, y depender casi exclusivamente del agua y nutrientes suministrados por la niebla costera (Raux *et al.*, 2020). La captación de agua la realizan por medio de tricomas altamente especializados, los cuales recogen la niebla durante la noche (Raux *et al.*, 2020). El tricoma de *Tillandsia* (Fig. 3B) está formado de un escudo de células muertas, con paredes celulares externas inusualmente gruesas y junto a una barrera llamada cutícula la cual está sentada encima de una célula domo (Raux *et al.*, 2020). Esta adaptación a la eficiencia extrema de captación de agua va acompañada de una fotosíntesis obligada de CAM (Metabolismo del Ácido Crasuláceo), la cual representa otra forma eficiente de hacer frente a entornos extremos y a mantener los estomas abiertos sólo durante la noche (Haslam *et al.*, 2003).



**Figura. 3** (A) Individuo de *Tillandsia landbeckii* en el Desierto de Atacama, Chile. (B) Diagrama de la estructura de los tricomas. Las células vivas están representadas con azul y las células muertas de color blanco (Raux *et al.*, 2020)

Además de su adaptación eficiente a la captación de agua y tipo de fotosíntesis, las plantas tillandsiales poseen otra estructura especializada para disminuir la pérdida de agua y aumentar su absorción denominada cutícula. La cutícula es una barrera eficiente y flexible (Riederer y Schreiber, 2001), constituida por la cutina que es un componente estructural de esta barrera compuesta de poliésteres (Kolattukudy y Espelie, 1985; Kunst y Samuels, 2003; Jetter *et al.*, 2006) y ceras incrustadas en la cutina (Koch y Ensikat, 2008). La permeabilidad al agua de la cutícula determina la mínima e inevitable pérdida de agua cuando los estomas se cierran al máximo en caso de sequía. (Schuster, 2016).

Las ceras son lípidos que pueden ser extraídos con solventes orgánicos (Bianchi y Canuel, 2011) y son una mezcla de series homologas de cadenas largas ( $>C_{24}$ ) de compuestos alifáticos como: ácidos grasos, n-alcenos, alcoholes y aldehídos (Kunst y Samuels, 2003; Koch y Ensikat, 2008; Tafolla-Arellano *et al.*, 2013). Estas ceras de hojas juegan un papel importante en la fisiología y ecología de plantas, siendo la primera zona de protección, contacto e interacción con otros organismos, e. g., herbívoros (Müller y Riederer, 2005).

Cumplen además la función de limitar la pérdida de agua a través de la cutícula, minimizando el intercambio (y la pérdida) de gases (e. g.,  $CO_2$ ,  $O_2$ ) y agua ( $H_2O$ ) actuando como una barrera termorreguladora (Jeffree, 2006; Jetter, 2016). Las ceras también minimizan la humectabilidad y la retención de partículas de polvo y esporas, y actúan como protector contra insectos y radiación UV (Tafolla-Arellano *et al.*, 2013).

Uno de los factores importantes al analizar estas ceras es la elevación, ya que distintas elevaciones imponen condiciones ambientales diferentes (e.g. nutrientes, tipos de suelo, etc). Esta heterogeneidad ambiental puede influir sobre las funciones de las ceras (Dood y Poveda, 2003; Bouzoubaâ *et al.*, 2006), abundancia y su distribución. Respuestas como variaciones en la distribución y abundancia de las ceras de las hojas en diferentes elevaciones han sido poco estudiadas (e. g., Guo *et al.*, 2014; Cerda-Peña *et al.*, 2020).

Las ceras de las hojas como los ácidos grasos y los alcanos de cadena larga ( $> C_{24}$ ) son ceras que pueden caracterizarse por su abundancia total, largo de cadena dominante y su distribución (Sharma *et al.*, 2018; Dragota y Riederer, 2009). Los índices para evaluar cambios en la distribución de estas ceras más utilizados son el índice de preferencia de carbono (CPI, por sus siglas en Inglés) que mide la abundancia relativa de las ceras de hoja de largo de cadenas con carbonos pares vs. impares o vice versa, en donde en ácidos grasos generalmente predominan las longitudes de cadena pares sobre impares e

impares sobre pares en alcanos (Sachse *et al.*, 2006) y el índice de longitud promedio de cadena (ACL), el cual corresponde a la media ponderada por concentración de diferentes longitudes de cadena de carbono.

Esta tesis busca comparar la abundancia y distribución (CPI y ACL) de ceras, específicamente ácidos grasos saturados y alcanos (> 24 carbonos), en individuos de *Tillandsia landbeckii* muestreados a lo largo del núcleo hiperárido costero del Desierto de Atacama (18,12°S a 27,1 °S) y determinar su correlación con factores geográficos (latitud, elevación, distancia de la costa) y humedad (precipitación y evaporación).

Estudios previos en *Tillandsia* en el norte Chile han estudiado la variación de isótopos estables de nitrógeno en sus tejidos reflejando la variabilidad de agua, establecimiento y distribución geográfica de *Tillandsia*, (Jaeschke *et al.*, 2019; Latorre *et al.*, 2011; Pinto *et al.*, 2006 respectivamente). Sin embargo, no existen actualmente reportes de la abundancia y distribución de ceras de hojas (ácidos grasos y alcanos) en estas plantas. La abundancia y distribución de ácidos grasos y alcanos constituyen importantes herramientas quimiométricas y ambientales, ya que de acuerdo a sus cambios en abundancia y distribución se puede inferir cambios en la disponibilidad de agua, estrés hídrico y prevalencia taxonómica. Además, conocer la abundancia y distribución de estas ceras es el primer paso a análisis más complejos como el de isótopos estables de carbono y nitrógeno en compuestos específicos como las ceras, que potencialmente almacenan información de su metabolismo fotosintético y origen de su fuente hídrica, respectivamente.

## HIPÓTESIS

No existen diferencias significativas en la abundancia y distribución de las ceras de hojas (ácidos grasos y alcanos) en individuos de *Tillandsia* comparando tres zonas muestreadas a lo largo del Desierto de Atacama. Si existen diferencias, estas diferencias estarían relacionadas de acuerdo a factores fisiográficos y ambientales como latitud, elevación, distancia de la costa, precipitación y evaporación superficial.

## OBJETIVOS

### Objetivo General:

- Comparar la abundancia y distribución de las ceras de hojas de individuos de *Tillandsia landbeckii* en tres zonas a lo largo del Desierto de Atacama.

### Objetivos Específicos:

- Determinar la abundancia ceras de hojas (ácidos grasos y alcanos de cadena larga [ $>C_{24}$ ]) en individuos de *Tillandsia landbeckii* a lo largo de la costa del Desierto de Atacama.
- Determinar distribución de ceras de hojas a través de índices, como la longitud promedio de cadena (ACL) y el índice de preferencia de carbono (CPI).
- Correlacionar la abundancia y distribución de estas ceras de hojas con la latitud, distancia de la costa, elevación, precipitación y evaporación).

## METODOLOGÍA

### 1. Área de muestreo

El área de estudio está ubicada en la zona costera del Desierto de Atacama, Chile. El clima general es templado con temperaturas anuales de 18,9 °C en Arica y 18,4°C en Iquique (Schulz *et al.*, 2011). Los niveles de precipitación anual en la zona son sumamente bajos y disminuyen de norte a sur (Arica: 1,6 mm; Iquique: 0,9 mm; Schulz *et al.*, 2011) hacia el núcleo hiperárido del desierto que se ubica entre 19 y 22 °S (Ritter *et al.*, 2019) (Fig.1). Se estudiaron las mayores concentraciones de Tillandsiales conocidas actualmente (Pinto *et al.*, 2006; Latorre *et al.*, 2011), situadas a elevaciones costeras que van desde los 900 – 1200 m.s.n.m. entre Arica (18,5 °S) y el Cañón del Rio Loa (21,5 °S) [Tabla 1]. *Tillandsia landbeckii* es la especie predominante en las lomas muestreadas, aunque ocasionalmente pueden coexistir con *T. marconae*, *T. capillaris* y *T. virescens*, mayormente en la zona cerca de la frontera con Perú (Jaeschke *et al.*, 2019). Las distancias de la costa de las muestras van desde 3 hasta 27 km (Tabla 1).



**Figura 4.** Mapa del área de estudio que muestra el desierto de Atacama y las diferentes localizaciones de colección de muestras en las lomas de Tillandsia.

**Tabla 1:** Información geográfica de los lugares de recolección de individuos de *Tillandsia landbeckii* separado en 3 zonas a estudiar (Jaeske et al., 2019).

N° de estacion	Latitud °S	Longitud °W	Elevacion (msnm)	Distancia costa (Km)	Precipitacion (mm/a)	Temperatura (C°)	Evap superf (mm/a)	N° de individuos
Zona 1								
1	18°28'37,6"	70°04'51,5"	1000	23,60	1,50	13,7	5,63	3
2	18°52'31,4"	70°07'12,9"	1043	22,40	1,13	16,3	5,71	4
3	19°04'21,9"	70°06'26,8"	1100	20,80	1,05	16,0	5,34	6
Zona 2								
4	20°20'08,8"	70°01'54,3"	1067	12,70	0,95	15,4	3,65	5
5	20°31'30,6"	70°02'43,0"	1157	15,70	0,66	15,1	3,49	8
6	20°43'33,7"	69°58'13,8"	1014	23,30	0,48	15,0	3,29	10
Zona 3								
7	21°10'40,6"	70°00'31,3"	942	10,0	0,53	14,4	4,90	7
8	21°18'22,7"	70°01'32,8"	987	4,50	0,58	13,8	4,76	13
9	21°24'38,5"	69°48'33,2"	1028	27,50	0,51	14,7	3,45	4

## **2. Muestreo y extracción de ácidos grasos y alcanos**

Las muestras fueron proporcionadas por Andrea Jaeschke de la Universidad de Cologne en Alemania, donde los análisis de ceras fueron realizados en colaboración (alcanos analizados y medidos en la Universidad de Cologne y los ácidos grasos analizados y medidos en el laboratorio de ciencias ambientales [www.labenscie.com] de la Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción). Las hojas fueron secadas a 50 °C y dejadas en un desecador, para luego ser homogenizadas en trozos pequeños usando tijeras limpias con disolvente, con el fin de obtener hojas de un tamaño similar. Se pesaron 0,5 g de hojas se mezclaron con 20 mL de una solución de diclorometano-metanol (DCM:MeOH, 2:1, v/v), para luego ser extraído en ultrasonido por 15 minutos y se llevó a la centrifuga por 10 minutos a 2500 rpm para separar el extracto con ceras de la materia vegetal. Esta extracción se realizó 3 veces, retirando el extracto y agregándole nuevamente 20 mL de DCM:MeOH para extraer la máxima cantidad de ceras.

Posterior a la extracción se eliminó el disolvente por evaporación rotatoria al vacío, lo cual fue traspasado el extracto a viales de 4 mL. El extracto lipídico total (TLE) se separó cromatográficamente utilizando una columna de Silica gel activada (60 Å, malla 60-230), los solventes utilizados fueron n-hexano y DCM/Metanol (1:1) para eluir los compuestos apolares y polares.

La fracción apolar se separó nuevamente en compuestos saturados e insaturados utilizando AgNO<sub>3</sub> impregnado de Silica gel con n-hexano y DCM. La fracción polar se separó en una columna de aminopropil con n-hexano, ácido acético glacial:dietil éter (1/24, v/v) y metanol, siendo la fracción a utilizar la eluida con ácido acético glacial:dietil éter que contiene los ácidos grasos.

## **3. Derivatización de ácidos grasos**

Es una reacción química en la cual se introduce un grupo metilo (CH<sub>3</sub>) en la molécula de un ácido graso (AG) para formar un metiléster denominado FAME (fatty acid methyl éster). Los AG poseen un grupo carboxilo que les confiere cierto carácter polar y la propiedad de formar dímeros con elevados puntos de ebullición, que es necesario disminuir para realizar los análisis por CG (Marrero, 2006).

La reacción se llevó a cabo en viales de 4 mL con la fracción de AGs a la que se adicionó 500 µL de BF<sub>3</sub> (Trifluoruro de boro): Metanol para reducir la polaridad de la molécula reemplazando los hidrógenos activos por grupos alquilo. Luego los viales fueron incubados en un calefactor a 60°C por poco más de 10 minutos. Pasado el tiempo se agregó 500 µL de agua Milli-Q lavada tres veces con DCM extrayendo la fase orgánica, finalmente se concentró el FAME y los alcanos bajo Nitrógeno gaseoso hasta sequedad (Diefendorf *et al.*, 2015).

#### 4. Identificación y cuantificación de ceras de hojas.

A las muestras de FAMEs, se les agregó Androstano como estándar de cuantificación con concentración conocida y en las muestras de alcanos se usó un estándar interno para su cuantificación (5 alfa colestano), posteriormente se inyectaron en GC/FID. Una vez obtenidos los cromatogramas se compararon las áreas relativas de ácidos grasos y alcanos de cadenas largas (>C<sub>24</sub>) con el área de Androstano y 5 alfa colestano respectivamente, a una concentración conocida. Posteriormente se calculó la concentración de cada n-alcano y n-ácido graso con lo cual se obtuvo su abundancia expresada en micro gramos por gramo de hoja seca (µg/ghs), también se calculó su ACL (promedio del largo de las cadenas) y CPI (índice de preferencia de carbono) respectivo.

El índice de preferencia de carbono (CPI) se calculó con las siguientes ecuaciones:

$$\text{CPI (Ácidos grasos)} = 0,5 \times [(\sum \text{par} / \sum \text{impar}) + (\sum \text{par} / \sum \text{impar})]$$

$$\text{CPI (Alcanos)} = 0,5 \times [(\sum \text{impar} / \sum \text{par}) + (\sum \text{impar} / \sum \text{par})]$$

Donde la concentración de cadenas de carbono varía de 24 a 34 para los ácidos grasos y de 23 a 33 para los alcanos.

La longitud promedio de cadena (ACL) se calculó con la siguiente ecuación:

$$\text{ACL (ácidos grasos y alcanos)} = \sum C_n \times n / \sum C_n$$

Donde C<sub>n</sub> es la concentración de ácidos grasos y alcanos con n carbonos

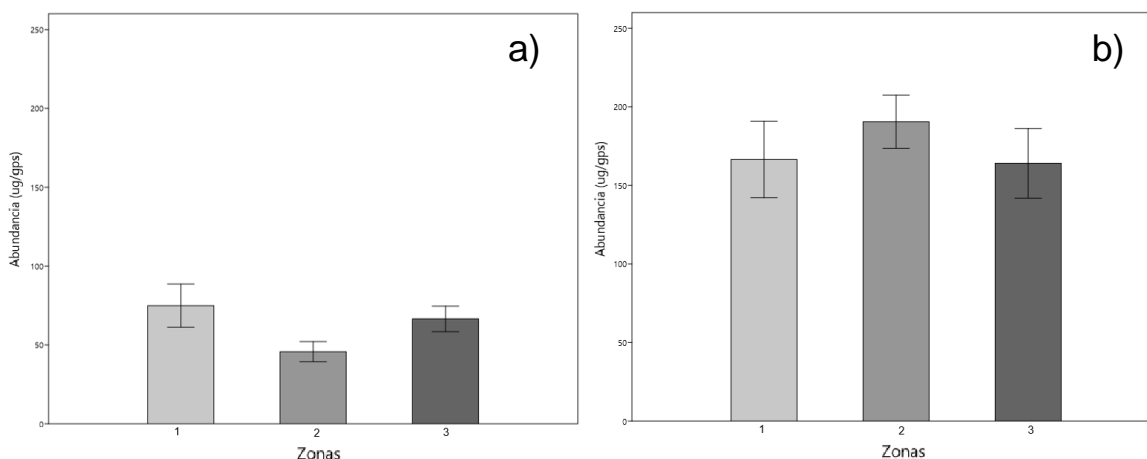
## 5. Análisis de datos

Se evaluaron los datos de ácidos grasos y alcanos de *Tillandsia landbeckii* para determinar normalidad en estos, al no ser normales se aplicó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis para estimar diferencias entre las ceras y zonas correspondientes, también para los índices de abundancia y distribución (ACL y CPI) de ceras de hojas entre individuos en las diferentes zonas estudiadas. Por otra parte, se aplicó un análisis de correlación de Spearman para determinar la relación entre la abundancia, distribución, ACL y CPI con las variables de latitud, elevación, distancia de la costa y humedad (precipitación y evaporación superficial [Jaeschke *et al.*, 2019]).

## RESULTADOS

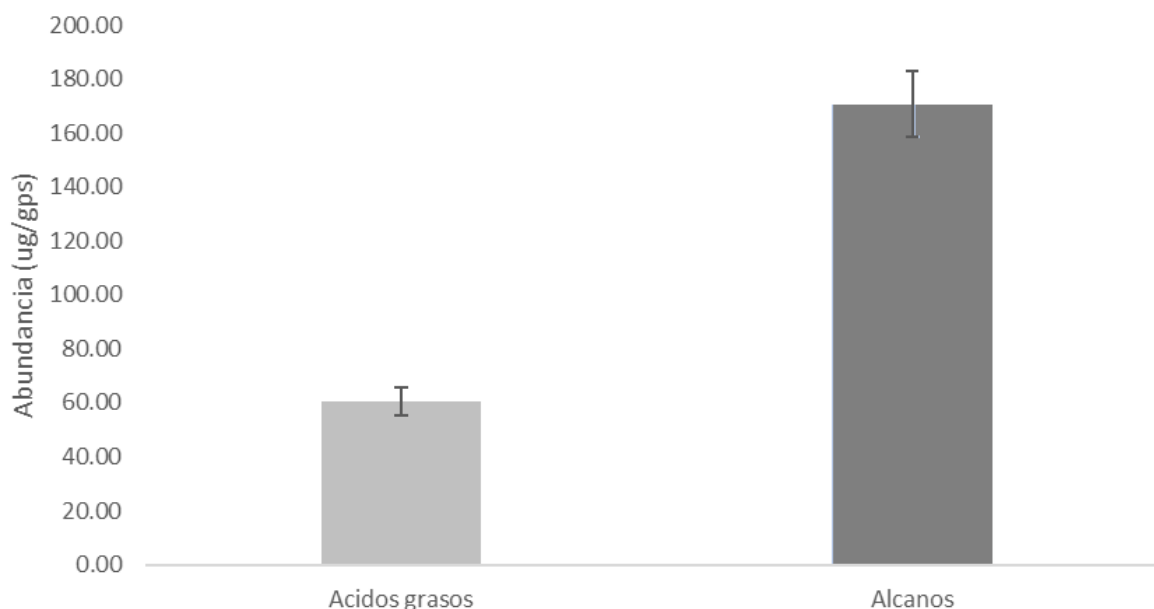
### - Abundancia de ceras de hojas por zonas y totales.

La abundancia dominante de ceras de hojas en tillandsiales fue la de alcanos (ALCs), siendo hasta tres veces mayor en promedio que la de ácidos grasos (AGs) en las tres zonas analizadas. La mayor diferencia de abundancia entre ceras se observó en la zona 2 con una abundancia promedio de ALCs que casi cuadruplico la abundancia promedio de AGs. La abundancia promedio de AGs en la zona 1 fue de 77,1  $\mu\text{g/g}$  con un rango de valores entre 21,4  $\mu\text{g/g}$  a 176,9  $\mu\text{g/g}$ , en la zona 2 de 49,5  $\mu\text{g/g}$  con un rango de valores entre 10,9 y 117,6  $\mu\text{g/g}$ ; y por último en la zona 3 la abundancia promedio fue de 65,7  $\mu\text{g/g}$  con valores entre 10,2 a 152,9  $\mu\text{g/g}$  (Figura 5). En cuanto a los ALCs, la zona 1 tuvo un promedio de abundancia de 166,5  $\mu\text{g/g}$  y sus valores variaron de 80,1  $\mu\text{g/g}$  hasta 305,8  $\mu\text{g/g}$ , en la zona 2 la abundancia promedio fue de 193,8  $\mu\text{g/g}$  con un rango de valores entre 118,9 y 329,0  $\mu\text{g/g}$ ; y la zona 3 su abundancia promedio fue de 160,2  $\mu\text{g/g}$  y un rango de valores de 10,6 a 368,3  $\mu\text{g/g}$  (Figura 5). El análisis estadístico Kruskal-Wallis no arrojó diferencias significativas entre las zonas estudiadas en ambas ceras. (para AGs  $H = 3,2136$ ,  $p = 0,2005$ ; para ALCs  $H = 1,0413$ ,  $p = 0,5941$ ).



**Figura 5.** Abundancia promedio ( $\mu\text{g/g}$ ) de ácidos grasos [C24+C26+C28+C30+C32+C34] (a) y alcanos [C23+C25+C27+C29+C31+C33] (b) en tillandsiales por zonas. (Zona 1  $n = 13$ , Zona 2  $n = 23$ , Zona 3  $n = 23$ ).

La abundancia promedio total de ceras de hoja muestra la dominancia en abundancia de los ALCs por sobre los AGs en tillandsiales, con una abundancia de 170,56  $\mu\text{g}/\text{ghs}$  en ALCs y 60,64  $\mu\text{g}/\text{ghs}$  en AGs (Figura 6.), estos representados en porcentajes son un 70,4% y 29,6% respectivamente.



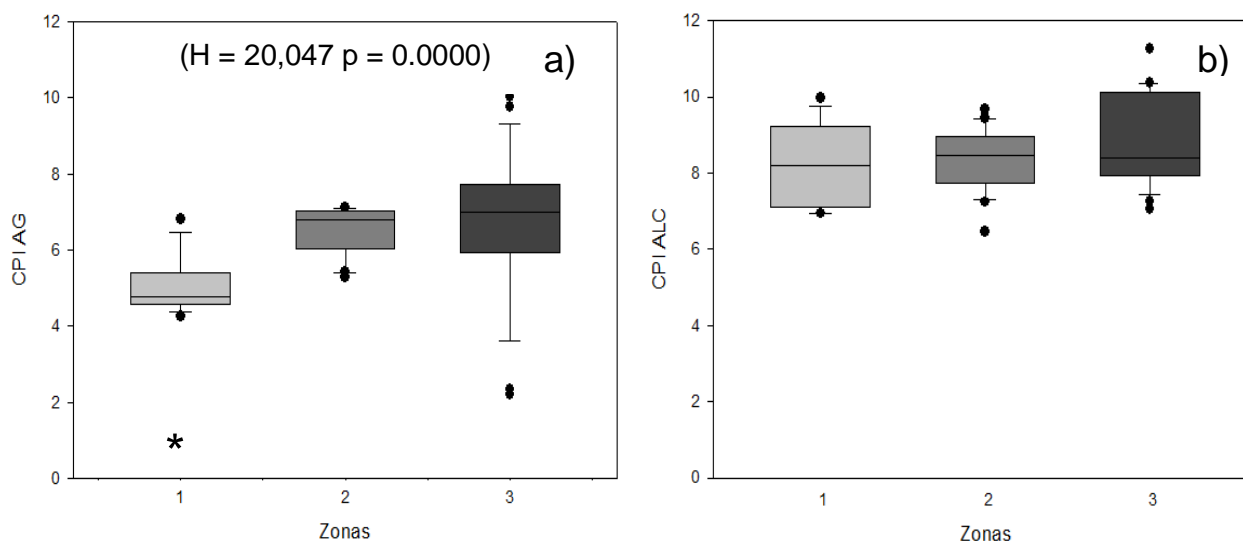
**Figura 6.** Abundancia ( $\mu\text{g}/\text{ghs}$ ) de ácidos grasos (C24+C26+C28+C30+C32+C34) y alcanos dominantes (C23+C25+C27+C29+C31+C33) (n=59) en Tillandsiales muestreadas a lo largo del Desierto de Atacama.

#### Distribución de ceras de hoja en tillandsiales:

##### I) Índice de preferencia de carbono (Carbon preference index [CPI])

Los valores de CPI de AGs en la zona 1 variaron desde 4,3 a 6,8 con un promedio de 5,1; en la zona 2 entre 5,4 y 7,1 con un promedio de 6,6; y en la zona 3, donde se observó el mayor rango, varió entre 2,5 a 11,1 con un promedio de 6,9 (Figura 7). El análisis estadístico Kruskal-Wallis reveló diferencias significativas entre las zonas estudiadas ( $H = 20,047$   $p = 0,0000$ ), demostrando con el Test de Dunn que la zona 1 es distinta de la zona 2 y 3. ( $Q_{\text{crítica}} = 2,394$ ;  $Q_{1,2}=3,288$ ;  $Q_{1,3}=4,236$ ;  $Q_{2,3}=1,089$ )

Los valores de CPI en ALCs resultaron menos variables, pero en general mayores que los valores de AGs (Figura 7). La zona 1 tuvo valores desde 6,9 hasta 10,0 con un promedio de 8,2; la zona 2 los resultados variaron de 7,2 hasta 9,7 con un promedio de 8,3 y la zona 3, al igual que con el CPI de los AGs, tuvo más variabilidad con un rango entre 7,3 hasta 11,3 y promedio de 8,8 (Figura 7). Los resultados del CPI de ALCs no fueron significativamente diferentes entre zonas ( $H = 2,1090$   $p = 0,3484$ ).

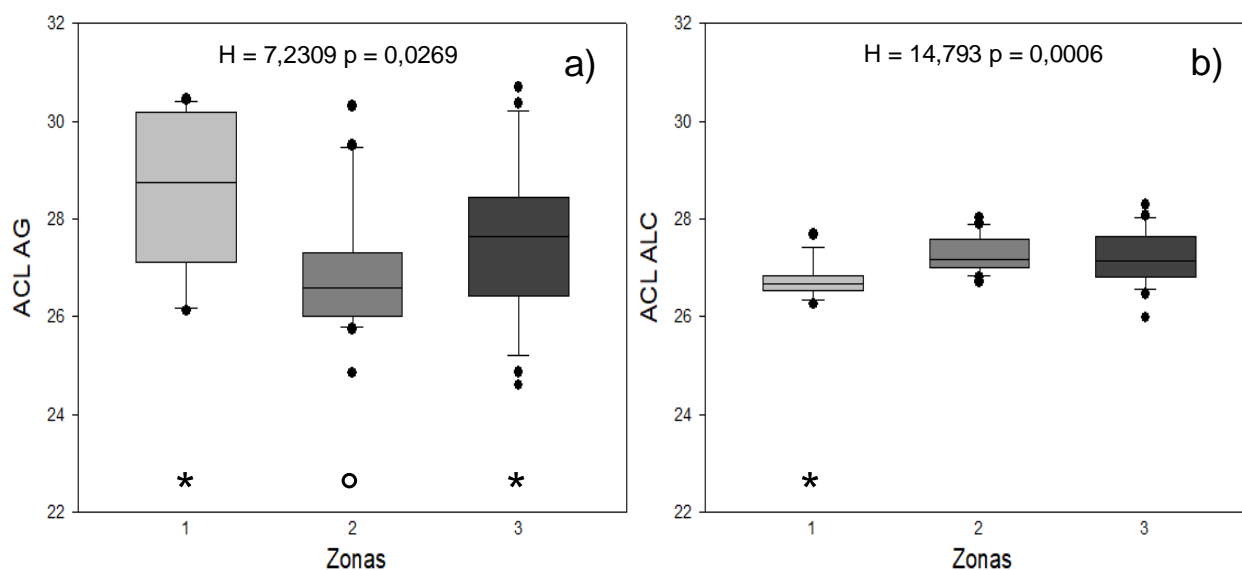


**Figura 7.** Diagrama de cajas del CPI (Carbon Preference Index) para AGs (a) y ALCs (b) por zona geográfica (Zona 1  $n = 13$ , Zona 2  $n = 23$ , Zona 3  $n = 23$ ). Los asteriscos indican donde existe diferencia significativa, dado por el análisis de Kruskal-Wallis.

## II) Largo promedio de cadenas (Average Chain Length [ACL])

El ACL de los AGs en la zona 1 varió entre 26,1 y 30,2 con un promedio de 28,4, en la zona 2 el rango de valores fue entre 24,9 y 28,7 con un promedio de 26,7, y la zona 3 tuvo valores entre 24,6 y 29,6 promediando 26,7 (Figura 8). Los resultados del análisis estadístico evidencia que hay diferencias significativas entre zonas muestreadas ( $H = 7,2309$   $p = 0,0269$ ), siendo la zona 1 distinta de la zona 2, pero igual con la zona 3 según el test de Dunn ( $Q_{critica} = 2,394$ ;  $Q_{1,2} = 2,560$ ;  $Q_{1,3} = 1,403$ ;  $Q_{2,3} = 1,424$ ).

Para el ACL de los ALCs, los valores de individuos de la zona 1 fluctuaron de 26,3 hasta 27,7 y un promedio de 26,7, la zona 2 entre 26,7 y 28,0 con un promedio de 27,3 y la zona 3 fluctuó entre 26,0 y 28,3 con un promedio de 27,2 (Figura 8). El análisis estadístico establece diferencias significativas entre las zonas analizadas ( $H=14,793$   $p=0,0006$ ), donde el Test Dunn revela que la zona 1 es distinta de las demás zonas (zona 2 y zona 3) [ $Q_{crítica} = 2,394$ ;  $Q_{1,2}=3,724$ ;  $Q_{1,3}=3,022$ ;  $Q_{2,3}=0,895$ ].

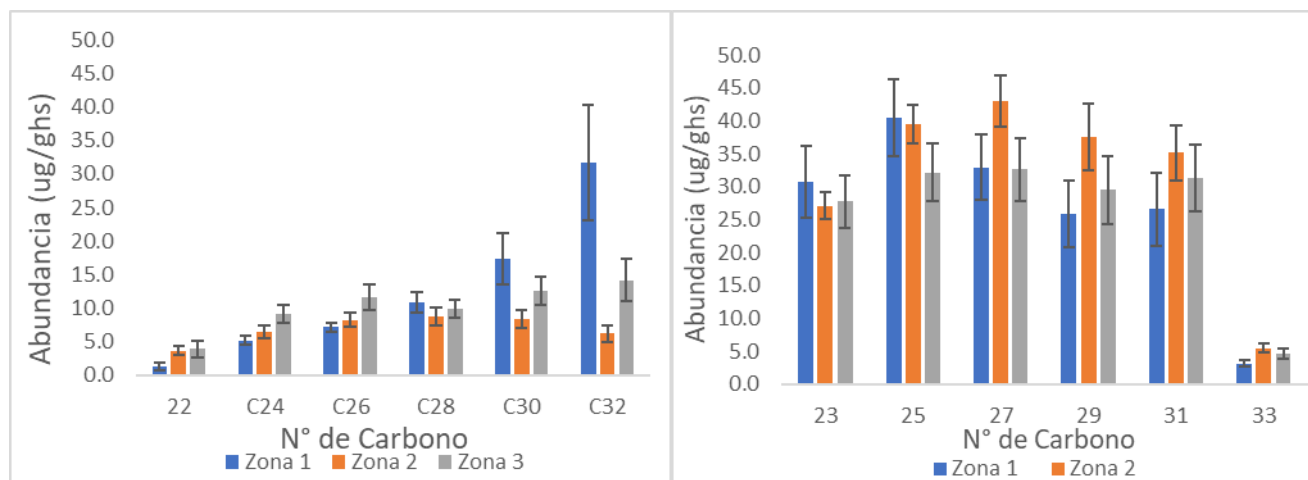


**Figura 8.** Diagrama de cajas del índice de distribución ACL (Average Chain Length) para AGs y ALCs de individuos en su respectiva zona geográfica (Zona 1  $n= 13$ , Zona 2  $n= 23$ , Zona 3  $n= 23$ ). Los asteriscos indican donde existe diferencia significativa siendo la zona 1 distinta de la zona 2 (representada con un círculo) pero igual que la zona 3, dado por el análisis de Kruskal-Wallis.

### III) Largo de cadenas dominantes por zonas.

La cadena de AGs más abundante en la zona 1 es la de 32 carbonos (C32) con 34,4  $\mu\text{g/ghs}$ , para la zona 2 es la C28 con una abundancia de 16,7  $\mu\text{g/ghs}$  y para la zona 3 C32 con 16,9  $\mu\text{g/ghs}$  (Figura 9).

Las cadenas de ALCs más abundante para la zona 1 es la C25 con 40,5 µg/ghs, y C27 para las zonas 2 y 3 con 41,0 y 32,6 µg/ghs respectivamente (Figura 9).



**Figura 9.** Abundancia (cuantificada en ug/ghs) de ácidos grasos (a) y alcanos (b) de sus respectivos carbonos de cada zona. (Zona 1 n= 13, Zona 2 n= 23, Zona 3 n= 23)

#### IV) Correlación con latitud, elevación, distancia de la costa y precipitación.

Las correlaciones más altas (> 0.4) y significativas se observaron entre entre latitud y precipitación, la cual resulto ser una correlación inversamente proporcional (-0,72), la segunda mayor correlación fue precipitación y evaporación superficial (0,70), luego CPI de AG con latitud y precipitación (0,60 y -0,58, respectivamente), ACL ALCs con evaporación superficial y precipitación (- 0,44 y -0,42), y por ultimo, la menor correlación fue entre latitud y elevación (-0,41).

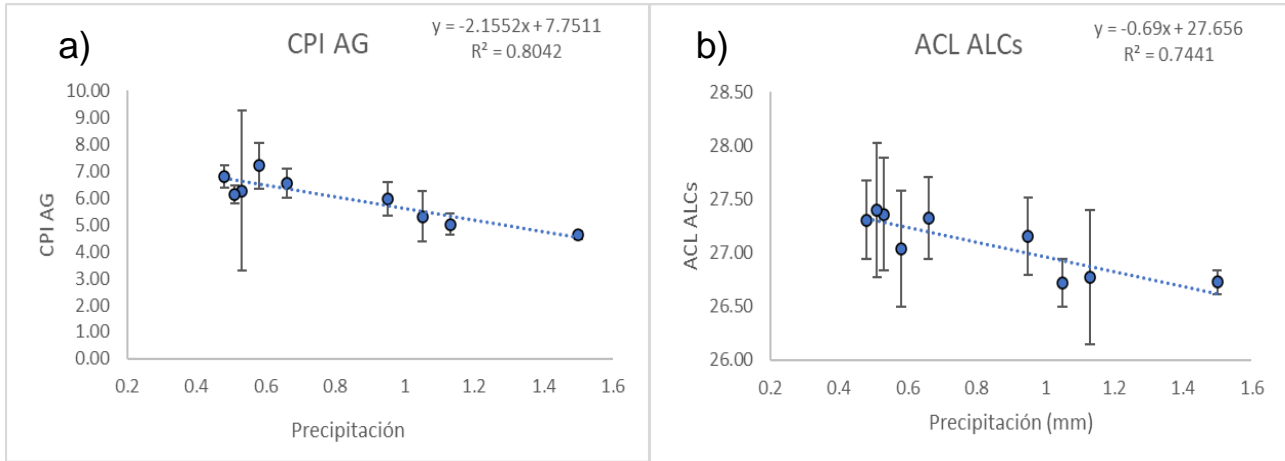
**Tabla N°2:** Matriz de correlaciones de Spearman de ceras e índices con los parámetros geográficos y climáticos del Desierto de Atacama. En rojo correlaciones significativas y en negrita correlaciones mayores a 0,40.

Variables (n=59)	AG	ALC	CPI AG	CPI ALC	ACL AG	ACL ALC	Latitud	Elevacion	Distancia costa	Precipitación	Evap. Sup.
AG		0,00	0,01	-0,07	0,13	-0,16	0,01	-0,09	-0,09	-0,07	0,20
ALC	0,00		-0,07	0,18	-0,07	<b>0,33</b>	0,06	-0,02	0,14	-0,05	-0,24
CPI AG	0,01	-0,07		0,17	<b>-0,30</b>	<b>0,29</b>	<b>0,60</b>	<b>-0,26</b>	<b>-0,39</b>	<b>-0,58</b>	<b>-0,31</b>
CPI ALC	-0,07	0,18	0,17		-0,01	<b>-0,28</b>	0,13	0,03	<b>-0,37</b>	0,10	0,06
ACL AG	0,13	-0,07	<b>-0,30</b>	-0,01		-0,24	-0,02	0,15	0,10	0,25	0,22
ACL ALC	-0,16	<b>0,33</b>	<b>0,29</b>	<b>-0,28</b>	-0,24		<b>0,28</b>	-0,18	-0,04	<b>-0,42</b>	<b>-0,44</b>
Latitud	0,01	0,06	<b>0,60</b>	0,13	-0,02	<b>0,28</b>		<b>-0,41</b>	<b>-0,35</b>	<b>-0,72</b>	<b>-0,38</b>
Elevación	-0,09	-0,02	<b>-0,26</b>	0,03	0,15	-0,18	<b>-0,41</b>		0,10	<b>0,46</b>	-0,07
Distancia costa	-0,09	0,14	<b>-0,39</b>	<b>-0,37</b>	0,10	-0,04	<b>-0,35</b>	0,10		-0,02	-0,20
Precipitación	-0,07	-0,05	<b>-0,58</b>	0,10	0,25	<b>-0,42</b>	<b>-0,72</b>	<b>0,46</b>	-0,02		<b>0,70</b>
Evap. Sup.	0,20	-0,24	<b>-0,31</b>	0,06	0,22	<b>-0,44</b>	<b>-0,38</b>	-0,07	-0,20	<b>0,70</b>	

La latitud y precipitación tuvieron las más altas correlaciones y ya que la segunda varía en función de la primera, se decidió realizar una regresión lineal de los valores promedio por estación de distribución de ceras con más alta correlación (CPI AG y ACL ALC) y la fuente de humedad (precipitación y evaporación superficial).

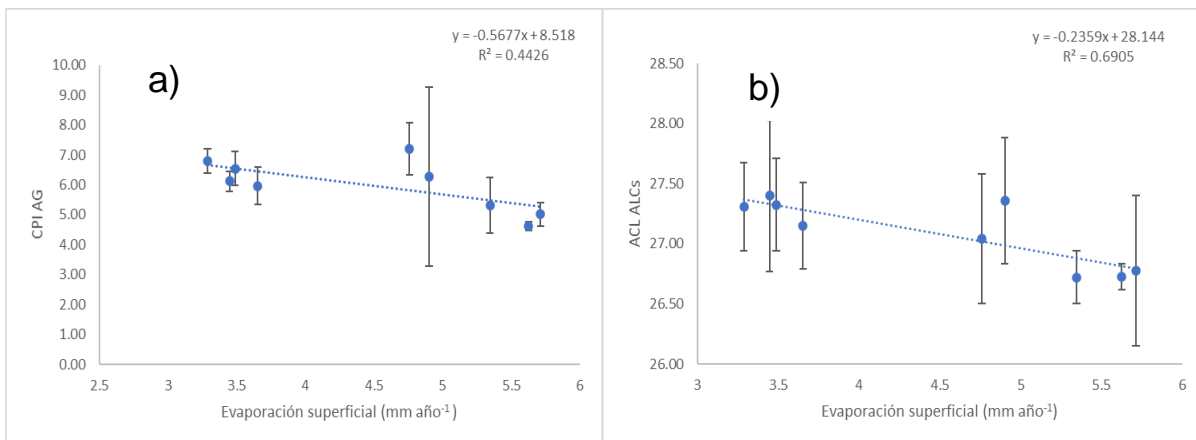
## V) Fuentes de humedad

Se puede apreciar una correlación negativa entre precipitación y CPI de AGs con un  $R^2 = 0,8042$  (Figura 10.a), a mayor precipitación menor CPI. Al igual que en la Figura 10.a, hay una correlación inversamente proporcional entre la precipitación pero con el ACL de ALCs (Figura 10.b) con un  $R^2 = 0,7441$ , donde a mayor precipitación menor índice ACL ALCs, cabe destacar que son promedios de los individuos colectados y medidos en las estaciones a lo largo del Desierto de Atacama, por lo que su  $R^2$  aumento en relación a las correlaciones de Spearman.



**Figura 10.** (a) Promedio de CPI AGs vs precipitación. (b) Promedio de ACL ALCs vs precipitación.

Al igual que con la precipitación, se observan altos valores de  $R^2$  (pero menores que con la precipitación) en la Figura 11, donde los valores de distribución promedio de CPI AG y ACL ALC disminuyen al aumentar la evaporación superficial ( $R^2=0,4426$  y  $R^2=0,6905$ , Figura 11 a y b respectivamente).



**Figura 11.** (a) Promedio de CPI AGs vs evaporación superficial. (b) Promedio de ACL ALCs vs evaporación superficial.

## DISCUSIÓN

### **Abundancia de ceras de hojas por zonas y totales.**

El Desierto de Atacama ha sido estudiado en muchos ámbitos, análisis de suelos, composiciones isotópicas, origen de los solutos, etc. Sin embargo, este es el primer estudio de la composición química de ceras de hojas llevado a cabo en esta región.

En Chile hay pocos estudios relacionados con ceras de hojas, pero recientemente se han investigado especies nativas del bosque templado del sur de Chile (Cifuentes *et al.*, 2020; Cerda-Peña *et al.*, 2020). En ambos trabajos la cera dominante en abundancia fueron los ácidos grasos mientras los alcanos se reportaron en bajas concentraciones, lo opuesto a lo encontrado en este estudio. Cifuentes y colaboradores (2020) sugirieron que un mayor porcentaje de ácidos grasos saturados de cadenas largas aumentaría la polaridad de la capa cerosa, lo cual podría asociarse con la necesidad de que la capa cuticular tenga más afinidad con el agua disponible en el medio ambiente por razones de supervivencia y/o estrés (Jetter *et al.*, 2008; Marco, J.A, 2006). En cambio, un mayor porcentaje de alcanos de cadenas largas conferiría una capa más hidrófoba, lo que ayudaría a evitar la pérdida de humedad desde el interior de las hojas (Cifuentes *et al.*, 2020). Por ende, tiene sentido que la concentración de alcanos en hojas de tillandsiales sea hasta tres veces la abundancia de ácidos grasos. De hecho, los valores de alcanos aquí informados están en el rango reportado para individuos de dos especies de plantas suculentas que habitan en el Desierto de Gobi, ubicado entre Mongolia y China (Xu *et al.*, 2020). Dicho estudio reporta, al igual que nuestros resultados, una mayor cantidad de alcanos con un 81,4%, seguido de los alcoholes con 11,8% y por último los ácidos grasos con 6,8%. Este desierto no es tan árido como el Desierto de Atacama, sin embargo, la mayor abundancia de alcanos que ácidos grasos al igual que nuestros resultados puede deberse a temperaturas más altas, ya que este desierto no está cerca del mar. Los alcanos metabólicamente se producen a partir de los ácidos grasos, entonces las Tillandsias sintetizarían mayor cantidad de alcanos para evitar y/o minimizar la pérdida de agua

Las abundancias de ceras (AGs y ALCs) no responden a cambios geográficos (latitud, elevación y distancia de la costa) ni a las fuentes la humedad (precipitación y evaporación) (Fig. 5, Tabla 2). Sin embargo, es importante destacar que valores más altos de ácidos grasos caracterizaron la zona 1 en donde hay mayor precipitación y entrada de

niebla (Fig 2), mientras en alcanos los valores más altos se observaron en la zona 2, donde hay menor evaporación (Tabla 1).

### **Índices de distribución y largo de cadena dominante de ceras de hojas**

Se encontraron diferencias significativas en CPI y ACL entre zonas, en la mayoría de los gráficos de la zona 1. La única variable distinta en esta zona es la precipitación y la existencia de un tren de niebla, por lo que valores más bajos de CPI y más altos de ACL en ácidos grasos puede ser una respuesta de la planta para retener el agua disponible. De hecho, la falta de diferencias significativas entre zonas en el CPI de alcanos podría estar explicado por una respuesta de todos los individuos (sin importar la zona) a producir alcanos con altos valores de CPI altos (>8).

La diferencia del índice ACL se explica con la distribución de carbonos dominantes, ya que en la zona 1 se encuentra la mayor abundancia en la distribución del C32 a diferencia de la zona 2 y 3, resultando el ACL de los AGs más alto en la zona 1. A su vez en los alcanos la mayor abundancia en la distribución fue en el C25, mostrando una distinta distribución de las demás zonas (2 y 3) siendo el carbono dominante el C27, resultando un menor ACL en la zona 1. En el estudio de Xu y colaboradores (2020), el homólogo dominante en AGs fue C24 y para ALCs el dominante fue C31. Otro estudio que comparó ceras de hojas en vegetación y sedimentos las cuales reciben influencia de precipitación y niebla en el Desierto de Atacama, este reveló que su homólogo dominante resultó ser el C31 para ALCs en la vegetación afectada por la niebla (Mörchen *et al.*, 2021), lo que difiere de nuestros resultados. Lo anterior puede estar relacionado con la influencia de humedad generada por niebla y la lluvia que en el desierto de Atacama, la cual disminuye de norte a sur, lo que marcaría la diferencia de distribución en nuestros resultados. Otra explicación podría ser que, en este tipo de plantas suculentas que viven en el desierto más árido del mundo, sus ceras responden directamente al aumento de humedad corresponden a cadenas largas de ácidos grasos, de las cuales se derivan metabólicamente los alcanos. Esta explicación se infiere de la cadena más larga dominando los ácidos grasos (C32) relativo a la que domina a los alcanos (C27). En los trabajos citados anteriormente, la cadena más larga de ceras era la dominante en los alcanos (C31) respecto a los ácidos grasos (C24).

**- Correlaciones con variables geográficas y humedad a lo largo del Desierto de Atacama**

Estudios previos han reportado relaciones entre ceras de hojas y la elevación en las montañas de los Andes ecuatorianos y peruanos (Jansen *et al.*, 2006; Feakins *et al.*, 2016). También se ha concluido que los ALCs pueden tener diversas distribuciones debido a distintas condiciones ambientales (Li *et al.*, 2012). En este estudio no existe relación significativa entre la abundancia de ceras de hojas (ácidos grasos y alcanos) con las variables geográficas y humedad. Sin embargo, con la distribución se observaron correlaciones altas significativas ( $>0,4$ ) y negativas, especialmente entre CPI de ácidos grasos y ACL de alcanos con latitud y humedad (precipitación y evaporación superficial). De hecho la mayor correlación se observó entre CPI ácidos grasos y precipitación (-0,58), seguido de la correlación de ACL de alcanos con precipitación y evaporación superficial (-0,42 y -0,44, respectivamente), respondiendo al gradiente de humedad descrito a lo largo de la costa del Desierto de Atacama. La regresión lineal entre estos parámetros y la distribución promedio por estación, confirman una respuesta directa a la fuente de humedad, a mayor humedad menor CPI de ácidos grasos y ACL de alcanos, en donde la precipitación es el fuente de humedad dominante en esta respuesta tanto en alcanos como ácidos grasos (CPI AG  $R^2 = 0,8042$ , ACL ALC  $R^2 = 0,7441$ ).

## CONCLUSIONES

- Las tillandsiales producen más ceras compuestas de alcanos que ácidos grasos, probablemente como una expresión de una mayor tolerancia a la sequía, y sus abundancias no dependen de la zona geográfica y la humedad donde habitan.
- Las tendencias de la cera foliar observadas en este estudio están relacionadas con la producción de cera foliar en condiciones de humedad extremadamente bajas donde el IPC de los ácidos grasos y el LCA de n-alcanos se correlacionan con la disponibilidad de humedad
- Nuestros resultados indican cambios sensibles en la composición de cera de hoja de Tillandsia a diferencias sutiles en los parámetros climáticos que apuntan a una estrategia adaptativa a las condiciones extremadamente áridas.

Las tillandsiales son encontradas y colectadas en registros arqueológicos donde son datadas con carbono catorce. Si sus ceras se preservan enterradas en los suelos del desierto, podríamos utilizar la distribución de sus ceras de hojas de individuos de tillandsiales para reconstruir la historia de la humedad del Desierto de Atacama en el pasado. Se requieren más estudios para comprender todos los mecanismos detrás de esta fuerte relación con la humedad para las plantas que prosperan en el límite seco.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero comenzar agradeciendo a toda mi familia, en especial a mis padres, hermana y mi sobrina ahijada por su apoyo incondicional en todo momento de mi proceso universitario y personal, a Andrea Jaeschke por facilitar las muestras desde la Universidad de Cologne, Alemania. Al Laboratorio de Ciencias Ambientales (<https://www.labensci.com>), al Dr. Sergio Contreras, Eduardo Tejos y Carol Cerda, por todo el apoyo, confianza y conocimiento que me brindaron. A mis compañeros de universidad, por el aguante, compañía y buenos momentos de la vida universitaria. Al proyecto FONDECYT 1190398 por el financiamiento de este trabajo de tesis. Y por último a la revista Plant Systematics and Evolution y a los revisores por tan rápida gestión que realizaron en nuestra publicación.

## BIBLIOGRAFIA

- Abele G, (1981). Zonificación altitudinal morfológica e higríca de la vertiente andina occidental en la región limítrofe chileno-peruana. *Revista de Geografía Norte Grande* 8, 3–25.
- Baker, E.A., (1974). Influence of environment on leaf wax development in Brassica leracea var. Gemmifera. *New Phytol.* 73, 955–966
- Benzing, D (1980) The biology of the bromeliads. Mad River Press, Eureka. 305.
- Bianchi, T.S.; Canuel, E.A. (2011). Oceanography. In Chemical Biomarkers in Aquatic Ecosystems; Parrish, C.C., Ed.; Princeton University Press: Princeton, NJ, USA. Volume 25. 304–305.
- Bouzoubaâ, Z., Mousadik, A. y Belahsen, Y (2006). Variation in amounts of epicuticular wax on leaves of *Argania spinosa* (L). Skeels. *Acta Botanica Gallica*, 153(2), 167–177.
- Bray, E. E. and Evans, E. D. (1961). Distribution of n-paraffins as a clue to recognition of source beds, *Geochim. Cosmochim. Ac.*, 22, 2–15.
- Caviedes, C. (1973). A climatic profile of the North Chilean desert at latitude 20°S. In: Amiran, D.H.K., Wilson, A.W. (Eds.), Coastal Deserts, *Their Natural and Human Environments*. University of Arizona Press, Tuscon, pp. 115e121.
- Cerda-Peña, C., Contreras, S., & Rau, J. R. (2020). Molecular n-alkyl leaf waxes of three dominant plants from the temperate forest in south america. *Organic Geochemistry*, 149 doi: 10.1016/j.orggeochem.2020.104105

- Cereceda, P., Larrain, H., Osses, P., Farías, M., & Egaña, I. (2008). The climate of the coast and fog zone in the tarapacá region, atacama desert, chile. *Atmospheric Research*, 87(3-4), 301-311. doi:10.1016/j.atmosres.2007.11.011
- Cifuentes G, Contreras S, Cerda-Peña C. Evaluation of the Foliar Damage That Threatens a Millennial-Age Tree, *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, Using Leaf Waxes. *Forests*. 2020; 11(1):59. <https://doi.org/10.3390/f11010059>
- Contreras, S., Lange, C. B., Pantoja, S., Lavik, G., Rincón-Martnez, D., & Kuypers, M. M. M. (2010). A rainy northern atacama desert during the last interglacial. *Geophysical Research Letters*, 37(23) doi:10.1029/2010GL045728.x
- Diefendorf, A. F., Bickford, C. P., Schlanser, K. M., Freimuth, E. J., Hannon, J. S., Grossiord, C., & McDowell, N. G. (2021). Plant wax and carbon isotope response to heat and drought in the conifer *juniperus monosperma*. *Organic Geochemistry*, 153 doi:10.1016/j.orggeochem.2021.104197
- Dodd R. S. y Poveda M. M. (2003). Environmental gradients and population divergence contribute to variation in cuticular wax composition in *Juniperus communis*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31, 1257–1270.
- Dragota, S.; Riederer, M. (2009). Comparative study on epicuticular leaf waxes of *Araucaria araucana*, *Agathis robusta* and *Wollemia nobilis* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany*. 56, 644–650.
- Guo, N., Gao, J., He, Y., Zhang, Z. y Guo Y. (2014). Variations in leaf epicuticular n-alkanes in some *Broussonetia*, *Ficus* and *Humulus* species. *Biochemistry Systematic and Ecology*, 54,150–156.
- Haslam R, Borland AM, Maxwell K, Griffiths H (2003) Physiological response of CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae) to variations in light and water supply. *J Plant Physiol* 160: 627-634

- Houston, J. and Hartley, A. J. (2003). The central andean west-slope rainshadow and its potential contribution to the origin of hyperaridity in the Atacama Desert, *International Journal of Climatology*, 23, 1453–1464.
- Jaeschke, A., Böhm, C., Merklinger, F. F., Bernasconi, S. M., Reyers, M., Kusch, S., & Rethemeyer, J. (2019). Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  of fog-dependent tillandsia ecosystems reflect water availability across climate gradients in the hyperarid atacama desert. *Global and Planetary Change*, 183 doi:10.1016/j.gloplacha.2019.103029
- Jansen, B., Nierop, K., Hageman, J., Cleef, A.M., Verstraten, J.M., 2006. The straight-chain lipid biomarker composition of plant species responsible for the dominant biomass production along two altitudinal transects in the Ecuadorian Andes. *Organic Geochemistry* 37, 1514–1536.
- Jeffrey, C. (2006). The fine structure of the plant cuticle. *Biol. Plant Cuticle* 23, 11–125.
- Jetter, R.; Kunst, L.; Samuels, A.L. (2008) Composition of plant cuticular waxes. *Biol. Plant Cuticle* 23, 145–181
- Jetter, R.; Riederer, M. (2016). Localization of the transpiration barrier in the epi-and intracuticular waxes of eight plant species: Water transport resistances are associated with fatty acyl rather than alicyclic components. *Plant Physiol.* 170, 921–934.
- Kerstiens, G.; Roberts, K. Cuticle. (2007). In *Handbook of Plant Science*; Roberts, K., Ed.; John Wiley & Sons Ltd.: Chichester, UK, 151–153.
- Koch, K. y Ensikat, H. J. (2008). The hydrophobic coatings of plant surfaces: epicuticular wax crystals and their morphologies, crystallinity and molecular self-assembly. *Micron*, 39, 759–772.
- Koepcke, H.-W. (1961). Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. *Bonner Geographische Abhandlungen* 29.

- Kolattukudy, P y Espelie, K. (1985). CHAPTER 8 - Biosynthesis of Cutin, Suberin, and Associated Waxes. *Academic Press*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-347880-1.50012-X>
- Kunst, L.; Samuels, A. (2003). Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax. *Prog. Lipid Res.* 42, 51–80.
- Latorre, C., González, A. L., Quade, J., Fariña, J. M., Pinto, R., & Marquet, P. A. (2011). Establishment and formation of fog-dependent tillandsia landbeckii dunes in the atacama desert: Evidence from radiocarbon and stable isotopes. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116(3) doi:10.1029/2010JG001521
- Li, R, G. Luo, P.A. Meyers, Y. Gu, H. Wang, S. Xie. Leaf wax n-alkane chemotaxonomy of bamboo from a tropical rain forest in Southwest China. *Plant Systematics and Evolution*, 298 (2012), pp. 731-738
- Marco, J.A. Química De Los Productos Naturales: Aspectos Fundamentales Del Metabolismo Secundario,(2006), 1st ed.; Editorial Síntesis: Madrid, Spain; pp. 40–60.
- Marrero Delange, David; (2006). Obtención y determinación de ácidos grasos de muy elevada masa molecular. *Revista CENIC. Ciencias Químicas*, 37,1, 23-33.
- McKay, C.P., Friedmann, E.I., Gomez-Silva, B., Carceres-Villanueva, L., Andersen, D.T., and Landheim, R., (2003), Temperature and moisture conditions for life in the extreme arid region of the Atacama Desert: Four years of observation including the El Niño of 1997–1998: *Astrobiology*, v. 3, p. 393–406, doi: 10.1089/153110703769016460.
- Meyers, P.A.; Ishiwatari, R. (1993). Lacustrine organic geochemistry—An overview of indicators of organic matter sources and diagenesis in lake sediments. *Organic Geochemistry*. 20, 867–900.

- Mörchen, R, Amelung, W. Giese C., Böhnert T. , Ruhm J., Lehndorff E. (2021). Fingerprint of plant life in the Atacama Desert – Insights from n-alkane analyses. *Organic Geochemistry*. Volume 151. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2020.104145>.
- Müller, C.; Riederer, M. (2005). Plant surface properties in chemical ecology. *J. Chem. Ecol.* 31, 2621–2651.
- Muñoz-Schick, M., Pinto, R., Mesa, A., Moreira-Muñoz, A. (2001). “Oasis de neblina” en los cerros costeros del sur de Iquique, región de Tarapacá, Chile, durante el evento El Niño 1997-1998. *Revista chilena de historia natural* 74, 389–405.
- Oka, S., Ogawa, H. (1984). The distribution of Lomas vegetation and its climatic environments along the Pacific Coast of Peru. *Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University* 19, 113–125.
- Ono, M. (1986). Taxonomic and ecological studies on the lomas vegetation in the Pacific coast of Peru. Reports of Overseas Scientific Survey, Makino Herbarium, Tokyo Metropolitan University.
- Pinto, R. (1999). Oasis de Niebla. Una expedición botánica a los cerros costeros de Iquique durante “El Niño”. *Ograma*, Santiago, Chile, 95.
- Pinto, R. (2001). Presencia de *Tillandsia virescens* en el sistema de Tillandsiales de la cordillera de la costa de Iquique, norte de Chile. XIII Reunión Anual Sociedad de Botánica de Chile. *Gayana Botánica* 58 (1), 90.
- Pinto R, Barría I, Marquet PA. (2006). Geographical distribution of *Tillandsia* lomas in the Atacama Desert, northern Chile. *J Arid Environ.*
- Prohaska, F.J. (1973). New evidence on the climatic controls along the Peruvian coast. In: Amiran, D.H.K., Wilson, A.W. (Eds.), *Coastal Deserts, Their Natural and Human Environments*. University of Arizona Press, Tuscon, pp. 91e107.

- Raux, P. S., Gravelle, S., & Dumais, J. (2020). Design of a unidirectional water valve in tillandsia. *Nature Communications*, 11(1) doi:10.1038/s41467-019-14236-5
- Reyers, M., Böhm, C., Shao, Y., Löhnert, U., Crewell, S., 2019. Weather types over the southeast Pacific and their impact on the moisture supply to the Atacama Desert. *Glob. Planet. Chang* this issue.
- Reyers, M., 2019. WRF Output daily accumulated total precipitation 10km resolution Atacama. CRC1211 Database (CRC1211DB). DOI: 10.5880/CRC1211DB.20.
- Riederer, M. Schreiber, L. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. (2001). *Journal of Experimental Botany*. Volume 52. Issue 363. Pages 2023–2032, <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.363.2023>
- Ritter, B., Wennrich, V., Medialdea, A., Brill, D., King, G., Schneiderwind, S., Niemann, K., Fernández-Galego, E., Diederich, J., Rolf, C., Bao, R., Melles, M. and Dunai, T.J. (2019). Climatic fluctuations in the hyperarid core of the Atacama Desert during the past 215 ka. *Scientific reports*, 9(1), 5270.
- Rundel, P.W., Palma, B., Dillon, M.O., Sharifi, M.R., Boonpragob, K. (1997). Tillandsia landbeckii in the coastal Atacama Desert of northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70, 341–349.
- Rundel, P. W., & Dillon, M. O. (1998). Ecological patterns in the bromeliaceae of the lomas formations of coastal Chile and Peru. *Plant Systematics and Evolution*, 212(3-4), 261-278. doi:10.1007/BF01089742.
- Sachse, D.; Radke, J.; Gleixner, G. (2006). D values of individual n-alkanes from terrestrial plants along a climatic gradient—Implications for the sedimentary biomarker record. *Org. Geochem.* 37, 469–483.

- Sharma, P., Kothari, S. L., Rathore, M. S., & Gour, V. S. (2018). Properties, variations, roles, and potential applications of epicuticular wax: A review. *Turkish Journal of Botany*, 42(2), 135-149. doi:10.3906/bot-1702-25.
- Schulz, N., Boisier, J.P., Aceituno, P. (2011). Climate change along the arid coast of northern Chile. *Int. J. Climatol.* 32 (12), 1803–1814.
- Schuster, A. -, Burghardt, M., Alfarhan, A., Bueno, A., Hedrich, R., Leide, J., Riederer, M. (2016). Effectiveness of cuticular transpiration barriers in a desert plant at controlling water loss at high temperatures. *AoB PLANTS*, 8 doi:10.1093/aobpla/plw027
- Smith, L.B., Downs, R.J. (1977). Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica* 14, 888.
- Strauss J, Schirrmeister L, Mangelsdorf K, Eichhorn L, Wetterich S and Herzsich U. (2015). Organic-matter quality of deep permafrost carbon a study from Arctic Siberia. *Biogeosciences* 12 2227-45.
- Tafolla-Arellano, J.C.; González-León, A.; Tiznado-Hernández, M.E.; Zacarías García, L.; Báez-Sañudo, R. (2013). Composición, fisiología y biosíntesis de la cutícula en plantas. *Rev. Fitotec. Mex.* 36, 3–12.
- Voigt, C., Klipsch, S., Herwartz, D., Chong, G., Staubwasser, M. (2019) The hyperarid core of the Atacama Desert. *Geophysical Research Abstracts* . 2019, Vol. 21, p1-1. 1p.
- Till, W. (1992). Die Untergattung Diaphoranthema von Tillandsia, 4. Teil: Das Tillandsia recurvata Aggregat. *Die Bromelie* 1, 15–20.
- Xiaojing Xu, Ningmei Chen, Jinchao Feng, Minqi Zhou, Junqing He, Yanli Zou, Sha Shi, Yijun Zhou, Matthew A. Jenks. (2020). Comparative analyses of leaf cuticular lipids of two succulent xerophytes of the Ordos Plateau (Gobi Desert), *Tetraena mongolica maxim* and *Zygophyllum xanthoxylum* (Bunge) Engl, *Environmental and Experimental Botany*, Volume 177. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104129>.