

# Los Andes actuó como “elevador pasivo” en la diversificación de las ranas de cristal (Anura: Centrolenidae)

Yehimy X. Rueda-Isaza, Lucas S. Barrientos Correa & Juan F. Díaz-Nieto

*Y. X. Rueda-Isaza (yehimyrueda@gmail.com; yruedai@eafit.edu.co), y J. F. Díaz-Nieto, Departamento de Ciencias Biológicas y Grupo de Investigación BEC, Universidad EAFIT, Cr 49 No.7sur-50, Bloque 38, Código Postal 050022, Medellín, Colombia. – L. S Barrientos-Correa, Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia.*

## Resumen

Los anfibios pueden ilustrar la importancia de los Andes en la construcción de los patrones globales de biodiversidad, ya que contienen más especies de ranas endémicas que cualquier otra región en América del Sur. Se ha propuesto que la riqueza de especies altoandinas puede ser explicada por la especiación rápida asociada al levantamiento andino y a cambios climáticos asociados a estos eventos históricos. Sin embargo, la influencia de la orogenia andina en la diversificación se ha probado mayormente en aves y en menor medida en insectos y anfibios. Aquí, pretendemos explorar a través de métodos filogenéticos y biogeográficos cuál fue el centro de origen y el proceso de diversificación en las ranas de cristal (Anura: Centrolenidae), evaluando si los Andes actuaron como el origen o el acopio de las ranas de cristal.

**Palabras clave:** Diversificación, Andes, Ranas de cristal, especies.

## Introducción

En el campo de la biología evolutiva, la inferencia de patrones de diversificación de especies proporciona información clave sobre los procesos que han dado origen a la gran biodiversidad actual (Wallace, 1854; Graham, 1997; Schluter, 2000; Daza et al., 2009). Los Andes tropicales, uno de los focos de biodiversidad (*hotspot*) más rico en especies endémicas a nivel global (Myers et al., 2000), ha sido de gran importancia para estudiar patrones de diversificación. No obstante, a pesar del esfuerzo de muchos estudios por comprender la diversificación de varios linajes andinos (p. ej. Beckman et al., 2015; Chaves et al., 2013;

Chazot et al., 2016; Chazot et al., 2019; De-Silva et al., 2015; Esquerré et al., 2018), el origen geográfico y temporal de esta alta diversidad sigue sin comprenderse en su totalidad.

Históricamente, se han sugerido principalmente tres hipótesis para explicar los patrones de riqueza espacial y de diversificación (i.e. especiación menos extinción en el tiempo) en los Andes tropicales: la hipótesis de tasa de diversificación o ‘Bomba de especies’, la hipótesis del tiempo de diversificación y la hipótesis de sumidero de especies (p. ej.; Beckman et al., 2015; Chazot et al., 2016; Hutter et al., 2013; Kozak & Wiens, 2010; Rosser et al., 2012; Smith et al., 2007; Stephens & Wiens, 2003). La hipótesis de tasa de diversificación o ‘Bomba de especies’ sugiere que los cambios geológicos y climáticos provocados por el acelerado levantamiento andino originaron nuevos hábitats que pueden explicar el aumento de las tasas de especiación en linajes de tierras altas en comparación con tasas de diversificación lentas para algunos linajes distribuidos en tierras bajas (p. ej. en mariposas: Hall, 2005; Rosser et al., 2012; De-Silva et al., 2015; en aves: Weir, 2006; en plantas: Hughes & Eastwood 2006; en ranas: Smith et al., 2007; Wiens et al., 2007; Santos et al., 2009; Hutter et al., 2013). La hipótesis del tiempo de diversificación propone que algunas regiones tienen mayor riqueza debido a que fueron colonizadas tempranamente y, por lo tanto, han tenido más tiempo para que las especies se acumulen a través de especiación *in situ* (Stephens & Wiens, 2003). Finalmente, la hipótesis de sumidero de especies sugiere que la alta diversidad en los Andes se debe a múltiples eventos de migración desde tierras bajas adyacentes hacia los Andes, con una posterior diversificación en las tierras altas (Beckman & Witt, 2015; Chazot et al., 2016). A pesar del esfuerzo de múltiples estudios por evaluar alguna de estas tres hipótesis, la evidencia obtenida hasta la actualidad sigue siendo limitada y nuevos estudios en su mayoría de otros grupos bióticos, así como en diferentes escalas filogenéticas y temporales siguen siendo bienvenidos (Beckman et al., 2015; De-Silva et al., 2015; Hutter et al., 2013). Una hipótesis alternativa a las tres mencionadas anteriormente propone a los Andes como un “elevador pasivo” de la biodiversidad, donde las poblaciones ancestrales distribuidas en las tierras bajas e intermedias de los protoandes fueron transportadas pasivamente hacia elevaciones cada vez más altas, lo que con el tiempo produjo una notable especiación en tierras de alta montaña (Hall, 2005; Ribas et al., 2007).

Central al debate de procesos de diversificación en los Andes se encuentra la cronología del levantamiento de esta cadena montañosa. A pesar de que aún persisten dudas respecto al

momento preciso y las tasas del levantamiento de los Andes (Sempere et al., 2006), un conjunto de análisis sugieren que el levantamiento andino comenzó a finales del Eoceno, hace unos 40 millones de años (Ma) (Graham, 2009), posteriormente para el Mioceno medio (~15 Ma) los Andes habrían alcanzado la mitad de su altura actual y finalmente las alturas actuales tuvieron lugar en dos períodos de elevación acelerada en los Andes Centrales y Andes del Norte hace unos 10–6 Ma y 5–2 Ma, respectivamente (Garziona et al., 2008; Parra et al., 2009; Bershaw et al., 2010; Hoorn et al., 2010).

Los Andes tropicales han sido catalogados como el punto de biodiversidad más rico en especies de anfibios a nivel global, con más de 830 especies, los Andes albergan el doble de riqueza que toda la selva tropical amazónica y, a su vez, albergan más especies de ranas endémicas que cualquier otra región del mundo (~604 especies) (Duellman, 1999; Myers et al., 2000). Debido a su distribución y diversidad, las ranas de cristal (familia Centrolenidae) son uno de los grupos de anuros más llamativos para estudiar el impacto de la orogénesis andina en la diversificación biótica del Neotrópico. Este grupo de ranas posee una amplia distribución geográfica en bosques húmedos de tierras bajas y altas desde México hasta Bolivia, incluyendo el bosque atlántico de Brasil y el noroeste de Argentina (Guayasamin et al., 2009). Según las revisiones sistemáticas más recientes, los centrolénidos se dividen en dos subfamilias y 12 géneros (**Insertae cedis:** *Ikakogi*; **Centroleninae:** *Centrolene*, *Chimerrella*, *Cochranella*, *Espadarana*, *Nymphargus*, *Rulyrana*, *Sachatamia*, *Teratohyla* y *Vitreorana*; **Hyalinobatrachinae:** *Celsiella* e *Hyalinobatrachium*) (Frost, 2020; Guayasamin et al., 2009), y cuentan con cerca de 156 especies descritas, de las cuales aproximadamente el 50% tiene una distribución en los Andes (Guayasamin et al., 2009).

Estudios previos como el de Hutter et al., (2013) y Castroviejo-Fisher et al., (2014), abordaron las tres hipótesis (tasa de diversificación, tiempo de diversificación y atractor de especies), con el fin de explicar la alta riqueza de ranas de cristal en las elevaciones medias de los Andes, y concluyeron que la hipótesis de tiempo de diversificación proporcionaba una mejor explicación al patrón de diversificación observado en las ranas de cristal. Sin embargo, es para destacar que ambos estudios recuperaron al ancestro común más reciente (MRCA, *Most Recent Common Ancestor*, por sus siglas en inglés) para Centrolenidae como un grupo distribuido en tierras altas e intermedias hace 25 Ma. Este resultado es inconsistente con la geotemporalidad del levantamiento andino, puesto que la mayoría de los estudios geológicos

sugieren que los Andes Centrales y los Andes del Norte alcanzaron elevaciones entre 1.500 y 2.500 m.s.n.m hace aproximadamente unos 10 Ma y 5 Ma, respectivamente (Garziona et al., 2008; Parra et al., 2009; Bershaw et al., 2010; Hoorn et al., 2010).

En este estudio exploramos, a través de métodos filogenéticos y biogeográficos, las hipótesis de atractor de especies y los Andes como elevador pasivo para responder cuatro preguntas centrales enmarcadas en los patrones altitudinales y geográficos de diversificación de centrolenidos: 1) ¿Cuál es el origen geográfico de las ranas cristal?, 2) ¿de dónde proviene la alta diversidad de especies de ranas de cristal en los Andes?, 3) ¿cómo se dio el proceso de diversificación hacia las tierras altas? y 4) ¿cuál es el rol de los Andes en la diversificación de las ranas de cristal?

## **Métodos.**

### **Muestreo taxonómico y genético.**

Actualmente se reconocen 12 géneros dentro de la familia Centrolenidae (siguiendo la propuesta de Guayasamin et al., 2009) y 156 especies descritas según *Amphibian Species of The World* (Frost, 2020). Obtuvimos secuencias de ADN descargadas de GenBank de los siguientes 10 marcadores: 12S rRNA (12S), 16S rRNA (16S), NADH deshidrogenasa subunidad 1 (ND1), factor neurotrófico cerebral (BDNF), protooncogén mielocitomatosis celular (C-MYC), receptor de quimiocinas 4 (CXCR4), intercambiador sodio-calcio 1 (NCX1), proopiomelanocortin A (POMC), gen activador de recombinación 1 (RAG1), y familia de portadores de solutos 8 miembro 3 (SLC8A3).

### **Análisis filogenéticos.**

Con el fin de evaluar la calidad de las secuencias descargadas, las secuencias nucleotídicas de todos los marcadores codificantes se tradujeron a secuencias de aminoácidos para verificar la ausencia de codones de parada prematuros. Las secuencias de cada gen se alinearon usando parámetros predeterminados en MUSCLE v.7.017 (Edgar, 2004) implementado en Geneious v.R.11. Posteriormente, con cada alineamiento construimos árboles de gen utilizando el programa jModelTest2 (Darriba et al., 2012) para seleccionar el modelo de evolución de

ADN que mejor se ajustara a los datos siguiendo el Criterio de Información Bayesiano (BIC, por sus siglas en inglés). Para cada alineamiento se realizaron análisis de máxima verosimilitud (ML, por sus siglas en inglés) bajo los modelos seleccionados por JModelTest y 4 búsquedas independientes implementadas en Garli v.2.0 (Zwickl, 2006). El soporte nodal se estimó con 1000 pseudorrelicas de bootstrap no paramétricos (Felsenstein, 1985) y los valores de soporte de bootstrap (BS, por sus siglas en inglés) se resumieron en el mejor árbol de ML utilizando SUMTREES v.4.0.0 (Sukumaran et al., 2010). Posteriormente, después de confirmar que los árboles de gen no presentaban incongruencias entre sí, realizamos un análisis concatenado usando Partition Finder 2.0 (Lanfear et al., 2012) para encontrar el esquema de partición y el respectivo modelo de sustitución que mejor se ajustara a los datos. Para este análisis particionamos por gen y codón (quellos genes codificantes), usamos el algoritmo de búsqueda *greedy*, los modelos de sustitución de MrBayes y el criterio BIC. Basado en el esquema de particiones y los modelos de evolución sugeridos por Partition Finder 2.0, realizamos tanto un análisis de ML en Garli 2.0 (siguiendo los métodos anteriormente descritos) como de inferencia bayesiana (BI, por sus siglas en inglés) en Mr. Bayes 3.2.7 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). Para este último, realizamos dos corridas independientes de *Markov Chain Monte Carlo* (MCMC) con una longitud de 20 millones de generaciones, salvando las topologías y parámetros cada 2000 generaciones. Los resultados fueron inspeccionados en TRACER v.1.7.1 (Rambaut & Drummond, 2007) para evaluar la fracción de descarte de *burn-in*, asegurar la convergencia de los datos y que los valores de ESS estuvieran por encima de 200. Finalmente, los resultados del análisis de MCMC fueron resumidos en un árbol de máxima credibilidad de clados (*maximum clade credibility tree*) usando TreeAnnotator v.2.5.1 (Bouckaert et al., 2019). Todos los análisis fueron procesados en la plataforma CIPRES (Miller et al., 2010).

### **Filogenia de especie calibrada en el tiempo.**

Para los análisis biogeográficos es necesario la construcción de una filogenia calibrada en el tiempo de la familia Centrolenidae, la cual fue realizada por medio de un análisis concatenado por inferencia bayesiana (BI) en BEAST 2.5 (Bouckaert et al., 2019) usando el mismo esquema de partición y modelos de sustitución obtenidos anteriormente por PartitionFinder.

Los análisis de MCMC tuvieron una duración de 200 millones de generaciones, muestreando cada 20000 generaciones. La calibración de tiempo se implementó utilizando un modelo de reloj log normal relajado no correlacionado (*relax clock log normal*) para todas las particiones e implementamos un modelo Yule como *Tree Prior*. Verificamos la convergencia de nuestros parámetros a través de gráficos de series de tiempo y confirmando que todos los parámetros de las corridas de MCMC alcanzaron un tamaño de muestra efectivo (ESS) por encima de 200 a través de TRACER v.1.7.1 (Rambaut & Drummond, 2007). Descartamos el primer 10% de árboles de cada corrida como *burn-in*. Los árboles restantes se utilizaron para resumir la topología del árbol, la media del *likelihood*, el soporte nodal (probabilidad posterior, PP) y los parámetros restantes en un árbol de máxima credibilidad de clados con TreeAnnotator v.2.5.1.

En ausencia de fósiles de centrolenidos, empleamos tres puntos de calibración para estimar los tiempos de divergencia de la familia siguiendo principalmente a Castroviejo-Fisher et al., (2014), dos de los cuales son puntos de calibración relacionados con eventos geográficos que potencialmente han causado la separación de taxones de ranas de cristal, mientras que el tercero hace referencia a un punto de calibración secundaria, así: 1) Los Andes representan una barrera geográfica para las especies del bosque lluvioso de tierras bajas, aislando taxones del Amazonas de taxones en el Chocó y Centroamérica. De hecho, no se conoce de ninguna especie de ranas de cristal con una amplia distribución que abarque tanto zonas cis (oriente de los Andes) como trans (occidente de los Andes) andinas. Castroviejo-Fisher et al., (2014) identificaron dos pares de taxones hermanos de tierras bajas aislados por los Andes (*Teratohyla ameliae* / *T. pulverata* y *T. spinosa* / *T. midas* – *T. adenocheira*) y establecieron una fecha mínima para su división en 2.7 Ma correspondiente al levantamiento más reciente de la Cordillera Oriental de los Andes (Gregory-Wodzicki, 2000; Hooghiemstra et al., 2006). 2) La Cordillera de la Costa venezolana, que alcanza alturas de hasta 3000 m s.n.m, se divide en dos sectores aislados (Central y Oriental) por el río Unare en Venezuela, la cual es una depresión de tierras bajas áridas que actúa como barrera para especies de ranas de cristal aisladas en los bosques lluviosos montanos. Castroviejo-Fisher et al., (2014) encontraron que los siguientes pares de especies hermanas de bosques lluviosos montanos (*Vitreorana castroviejoi* / *V. antisthenesi* y *Celsiella revocata* / *C. vozmedianoi*) fueron aislados por la depresión de Unare y establecieron un tiempo de divergencia mínimo de 5.0 Ma, tiempo del

levantamiento final de la Cordillera de la Costa (Mattson, 1984). Para estos dos primeros puntos de calibración implementamos inicialmente una distribución exponencial (Media: 0.2-0.37, respectivamente) pero debido a que no logramos convergencia, para los análisis finales usamos una distribución uniforme con los valores correspondientes de cada edad (2.7 y 5.0) y un intervalo entre 0 y 25 Ma. 3). Finalmente, incluimos una calibración secundaria para el ancestro común de todos los centrolénidos basándonos en los resultados de Castroviejo-Fisher et al., (2014) asumiendo una distribución normal con una media de 25 Ma (SD: 0.5) como edad de la corona (*crown age*) de la familia Centrolenidae. Adicionalmente, realizamos un segundo análisis independiente para obtener una topología ultramétrica donde usamos el reloj molecular para genes nucleares en años estimado por Crawford (2003). Para ello, empleamos una distribución lognormal con una media de 0.0012 sustituciones por linaje por millón de años y un rango entre 0.000168 y 0.00848, correspondiente a los cuantiles 2.5% y 97.5%, respectivamente. Los dos análisis ultramétricos siguieron las mismas metodologías descritas anteriormente para BEAST y fueron igualmente implementados en la plataforma CIPRES (Miller et al., 2010).

### **Análisis biogeográficos.**

Debido a que las dos topologías ultramétricas presentaron edades medias en los nodos que se encontraban dentro de los intervalos de confianza de cada topología (ver resultados), todos los análisis biogeográficos siguientes fueron realizados usando la topología con el primer esquema de calibración. Las inferencias biogeográficas incluyeron la filogenia calibrada en el tiempo y una matriz de rangos de distribución (según áreas biogeográficas) de todas las especies de Centrolenidae incluidas en este estudio. Con el fin de reconstruir el impacto que tuvo la orogénesis de los Andes en la diversificación de este grupo, realizamos una reconstrucción de elevaciones ancestrales. Para ello, se generó una matriz de distribuciones altitudinales siguiendo la información recopilada y generada por Castroviejo-Fisher et al., (2014) y se realizaron modificaciones a algunos rangos según información actualizada de *Amphibian Species of The World* (Frost, 2020) (S1, Tabla S2). Las especies se codificaron como taxones de 'tierras bajas' (B) cuando se distribuían desde el nivel de mar hasta los 1.000 m s.n.m, 'tierras intermedias' (I) cuando más del 70% de su distribución estaba entre los 1.000

m s.n.m y 2.000 m s.n.m y de 'tierras altas' (A) cuando más del 70% de su distribución se encontraba por encima de los 2.000 m s.n.m.

Con el fin de conocer la contribución de otras áreas del Neotrópico en la diversificación de la fauna andina, realizamos análisis de reconstrucción de áreas ancestrales caracterizando las áreas biogeográficas en las que Centrolenidae hace presencia siguiendo a Duellman (1999) y clasificamos ocho áreas (Figura 1). 1) Centro América y Choco Biogeográfico (CC), desde México, pasando por Panamá y Colombia hasta Ecuador y Perú. 2) Cordillera de la Costa (CO), bosques lluviosos montanos por encima de los 500 m s.n.m. continuo a la costa caribe de Venezuela, separada de la Cordillera de Mérida por la Depresión Turbio-Yaracuy y del Escudo Guayanés por el Río Orinoco. 3) Amazonas (AM), selvas tropicales de tierras bajas por debajo de los 500 m s.n.m. al oriente de los Andes en Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador y Perú. 4) Andes Centrales (AC), se extiende desde el extremo oriental de Venezuela hasta el extremo norte de Perú cerca del Golfo de Guayaquil (Graham, 2009) incluyendo las cordilleras oriental, central y occidental de Colombia, Cordillera de Perijá, Cordillera de Mérida, Nudo de Pasto, cuencas interandinas (Cauca y Magdalena) y cordilleras oriental y occidental en Ecuador (Duellman, 1999). 5) Andes del Norte (AN), se extiende desde el norte de Perú hasta Bolivia y el norte de Chile, separado de los Andes Centrales por la Depresión de Huancabamba (Alemán & Ramos, 2000; Jaillard et al., 2000). 6) Escudo Guayanés (EG), tierras bajas y altas del Escudo Guayanés en el noreste de América del Sur incluyendo las selvas tropicales desde el Orinoco hasta el río Amazonas y el este de los Andes. 7) Bosque atlántico (AF), bosque húmedo tropical y subtropical a lo largo de la costa atlántica desde Grande do Norte en el norte hasta Rio Grande do Sul en el sur en Brasil, hasta Paraguay y la provincia de Misiones en Argentina. 8) Sierra Nevada de Santa Marta (SN), cadena montañosa pequeña aislada con elevaciones hasta los 5.700 m s.n.m. al norte de la costa Caribe de Colombia. Adicionalmente, se realizó una matriz de distribuciones geográficas asumiendo a los Andes como una sola unidad biogeográfica (AN, es decir, uniendo las unidades 4 y 5) para hacer análisis comparativos entre matrices (Figura 2).

Las matrices tanto de elevación como de distribución fueron analizadas en un contexto de reconstrucción de caracteres ancestrales haciendo uso del paquete de R BioGeoBEARS (Matzke, 2013). Para este estudio evaluamos el modelo de cladogénesis de extinción por dispersión (DEC; Ree & Smith, 2008) que se vería favorecido si se produjera tanto la

vicarianza como la diversificación *in situ*. También incluimos el parámetro de salto "J" (DEC + J) que corresponde a la especiación cladogenética mediada por eventos fundadores (Matzke, 2013). Este parámetro permite que las especies descendientes "salten" fuera del rango altitudinal o área geográfica de las especies parentales, como es muy apropiado para los linajes andinos que colonizan nuevos nichos o experimentan cambios de nicho (Sanín et al., 2016). Para los análisis de áreas ancestrales restringimos a 3 el número de áreas máximo que podía ser ocupado por un mismo clado. Finalmente, debido a que las elevaciones de las taxa corresponden a caracteres continuos—como complemento a los resultados de elevaciones discretas obtenidos por BioGeoBEARS—realizamos una reconstrucción de rangos altitudinales ancestrales por medio de una matriz con las alturas promedio de cada especie en el paquete de R Phytools 0.7 (Revell, 2012).

## **Resultados**

### **Muestreo Taxonómico y colección de secuencias de ADN**

El muestreo de genes y taxa de nuestro grupo interno produjo una matriz con 831 secuencias de ADN y una alineación concatenada de 6406 pb para 118 especies, incluidas 113 especies de centrolénidos formalmente nombradas y 5 especies aun no descritas en *Amphibian Species of The World* (Frost, 2020) (S1: Tabla S1). El muestreo realizado en el presente trabajo representa el 75% de la diversidad conocida de las ranas de cristal, lo cual corresponde a un aumento del 8 y el 15% en relación a los estudios anteriores (Castroviejo-Fisher et al., 2014, Hutter et al., 2013, respectivamente). Nuestro muestreo incluye especies de todos los géneros actualmente reconocidos, de todas las ecorregiones y rangos de elevación en los que se encuentran las especies de la familia (S1: Tabla S2). Así mismo, incluimos 2 especies de la familia Allophrynidae (*Allophyrne ruthveni* y *A. resplendens*) como grupo externo para un total 120 representantes del clado Allocentroleniae (Centrolenidae + Allophrynidae).

### **Análisis filogenético**

Acorde con estudios anteriores (Guayasamin et al., 2009, Hutter et al., 2013, Castroviejo-Fisher et al., 2014), los análisis bayesianos y de máxima verosimilitud de cada gen

independiente recuperaron a Allocentroleniae (Centrolenidae + Alloprhynidae) con un valor de soporte alto para la mayoría de los nodos (ML > 75%, IB > 0.95) y todos los géneros dentro de la familia se mostraron monofiléticos (S2: Figura S1-S10). En todos los análisis, se recuperaron dos clados centrales correspondientes a las subfamilias Centroleninae e Hyalinobatrachinae que comprenden 11 de los 12 géneros de Centrolenidae. El género *Ikakogi* no es parte de este ensamblaje, por el contrario, fue recuperado como la primera ramificación dentro de la familia (Figura 3, S3: Figura S11, S12). Los análisis por inferencia bayesiana calibrados en el tiempo fueron consistentes con las fechas estimadas en trabajos anteriores (Figura 4, S3: Figura S13; Guayasamin et al., 2009, Hutter et al., 2013, Castroviejo-Fisher et al., 2014). Recuperamos una edad de corona para Centrolenidae de 25,08 Ma [intervalo de credibilidad (IC) del 95% = 24,16–26,07], y un tiempo de divergencia de su familia hermana Alloprhynidae de 37,14Ma durante el Eoceno tardío-medio. Para las subfamilias Hyalinobatrachinae y Centroleninae estimamos una edad de divergencia de 18,15 Ma [IC del 95% = 16,01–20,05] y 22,14 Ma [IC del 95% = 20,25–23,84] respectivamente. Todos los géneros actualmente reconocidos de centrolenidos se originaron entre 5 y 20 Ma durante el Mioceno y Plioceno temprano (Figura 4).

### **Análisis biogeográficos.**

#### *Reconstrucción de áreas ancestrales.*

En nuestro análisis de reconstrucción de áreas biogeográficas ancestrales, las comparaciones de los modelos DEC y DEC + J identificaron este último como el mejor modelo para las dos divisiones geográficas (Andes–Andes del Norte/Andes Centrales) según los valores de Likelihood y el Criterio de Información de Akaike (AIC, Akaike Information Criterion por sus siglas en inglés) (S1, Tablas S3), lo que sugiere que las dispersiones de saltos desempeñaron un papel importante en la historia de la diversificación de las ranas de cristal. Los análisis tomando a los Andes como una sola unidad recuperaron al ancestro común más reciente (MRCA) de Allocentroleniae ampliamente distribuido en el Escudo Guayanés, los Andes y la Amazonia hace unos 37–40 Ma, y subsecuentemente el MRCA de los centrolenidos vivos (hace unos 25 Ma) se restringía exclusivamente al noroccidente de Suramérica, en lo que hoy conocemos como los Andes y la Sierra Nevada de Santa Marta

(Figura 5, S3: Figura S14). Por otra parte, la reconstrucción separando a los Andes en sus unidades al Norte y Centro recuperaron una distribución para el MRCA de Allocentrolenidae en el Amazonas, Escudo Guyanés y la Sierra Nevada de Santa Marta, mientras que el MRCA de Centrolenidae mostró una distribución restringida de forma exclusiva a la Sierra Nevada de Santa Marta (Figura 6, S3: Figura S15). Subsecuentemente, en ambos análisis encontramos que el ancestro en común de las subfamilias Centroleninae e Hyalinobatrachinae, que excluyen a *Ikakogi tayrona*, poseía una distribución exclusivamente en la zona andina y la mayor parte de las siguientes diversificaciones tempranas siguen estando restringidas a los Andes. En total, inferimos como mínimo 8 eventos de migración en los últimos 18 Ma desde los Andes hacia tierras adyacentes como el Choco Biogeográfico/Centroamérica, el Amazonas y el Escudo Guyanés (Figura 5-6).

#### *Reconstrucción de elevaciones ancestrales.*

Con base en nuestra reconstrucción de rangos altitudinales discretos, las comparaciones de los modelos DEC y DEC + J identificaron este último como el mejor modelo para la categorización altitudinal (Tierras Bajas: B, Tierras intermedias: I, Tierras Altas: A) según los valores de *Likelihood* y el Criterio de Información de Akaike (AIC) (S1, Tablas S3). Los análisis infirieron al ancestro común más reciente (MRCA) de Allocentrolenidae con una distribución en tierras bajas hace unos 37–40 Ma (Figura 7, Apéndice S3: Figura S16). La estimación del estado ancestral sugiere que el MRCA de la familia Centrolenidae ocupó las tierras bajas hace 25 Ma, de donde surgió la ramificación temprana de *Ikakogi* como primer linaje hacia tierras de alturas intermedias. La primera aparición de un clado de tierras altas corresponde al género *Nymphargus* (hace ~17 Ma) seguida de otro evento independiente hacia las tierras altas hace ~15 Ma en el género *Centrolene*. Adicionalmente, nuestros resultados recuperaron dos eventos de migración independientes en los últimos 5 Ma desde tierras intermedias hacia tierras altas en el género *Hyalinobatrachium*, que es reconocido como un género restringido a tierras bajas e intermedias (*Hyalinobatrachium durantei* e *H. anachoretus*) (Figura 7). Por otra parte, el análisis de reconstrucción de elevaciones ancestrales codificando las alturas como caracteres continuos en Phytools muestra un patrón de diversificación muy evidente desde alturas bajas e intermedias en la base de la topología

hacia alturas elevadas en las regiones más distales en la subfamilia Centroleninae (*Centrolene* y *Nymphargus*) (Figura 8). Adicionalmente, este análisis deja en evidencia como la diversificación en los Andes es un evento gradual a lo largo del tiempo, tanto hacia las tierras altas (ver transiciones de colores fríos a cálidos) como algunas reversiones desde tierras intermedias a tierras bajas (colores verdes hacia colores fríos) (Figura 8).

## **Discusión**

Muchos estudios a lo largo del tiempo han propuesto hipótesis geográficas y temporales que permiten comprender el rol de los Andes tropicales en la diversificación de animales y plantas en el Neotrópico evaluando variables como especiación, extinción y dispersión (Chazot et al., 2016; Sanín et al., 2016). En este estudio, exploramos las hipótesis de los Andes actuando como “sumidero de especies” y la hipótesis de los Andes como un “elevador pasivo” de la biodiversidad para explicar los patrones de riqueza de las ranas de cristal.

Nuestros resultados de reconstrucción de áreas ancestrales mostraron al MRCA de Allocentrolenidae con una distribución amplia en el Escudo Guayanés, los Andes, la Amazonia y la Sierra Nevada de Santa Marta hace unos 37–40 Ma. Al igual que Castroviejo-Fisher et al., (2014) la única área presente en todas las 2 reconstrucciones es el Amazonas. Esto debido a la influencia del grupo hermano de Centrolenidae, Allophrynidae (Guayasamin et al., 2009), que es más diverso en las selvas tropicales de las tierras bajas del Amazonas y el Escudo Guayanés. La edad de divergencia entre Centrolenidae y Allophrynidae se estimó hace 25 Ma, periodo en que las incursiones marinas del Eoceno tardío probablemente separaron las tierras bajas de la Amazonia y el Escudo Guayanés de las tierras intermedias de los protoandes (Roddaz et al., 2010; Castroviejo-Fisher et al., 2014). El área ancestral inferida para el MRCA de Centrolenidae fue la Sierra Nevada de Santa Marta y los Andes, posiblemente por la influencia del género *Ikakogi* que está restringido a las tierras intermedias de la Sierra Nevada de Santa Marta y fue el primer linaje que diversificó del resto de las ranas de cristal durante el Oligoceno hace 25 Ma [IC del 95%= 24,15–26,06 Ma]. Esta diversificación temprana y su temporalidad puede ser explicada por los periodos de levantamiento que separaron a los protoandes de la cordillera Central y Oriental de lo que

hoy conocemos como la Sierra Nevada de Santa Marta (Castroviejo-Fisher et al., 2014; Hoorn & Wesselingh, 2010).

Dentro de Centrolenidae, la separación de las subfamilias Hyalinobatrachinae y Centroleninae se originó hace 24,24 Ma [IC del 95%= 22,54–25,59 Ma] durante el Oligoceno tardío. El MRCA de ambas familias se infirió en las tierras bajas de los protoandes, pero se identificaron 2 eventos importantes de diversificación dentro de la subfamilia Centroleninae: 1) Los MRCA de los géneros *Centrolene* y *Nymphargus* surgieron de múltiples eventos de diversificación hacia las tierras altas e intermedias a medida que los Andes iban alcanzando más altura de forma gradual hace unos 19 Ma [IC del 95%= 17,2–21,5 Ma], excepto las especies *Centrolene* sp. y *Centrolene charapita* que se mantuvieron en las tierras bajas de los Andes Centrales. 2) Los MRCA de los géneros, *Cochranella*, *Espadarana*, *Rulyrana*, *Sachatamia*, *Teratohyla* y *Vitreorana* diversificaron desde las tierras bajas e intermedias de los protoandes hacia tierras bajas adyacentes del Escudo Guyanés, Centroamérica/Choco Biogeográfico, Amazonia, Cordillera de las costa y Bosque Atlántico hace aproximadamente 18Ma [IC del 95%= 16,2–19,8 Ma]. Paralelamente, la subfamilia Hyalinobatrachinae inició su diversificación hace 18Ma [IC del 95%= 16,0–20,0 Ma] desde las tierras bajas e intermedias de los protoandes hacia las tierras bajas del Escudo Guyanés, Centroamérica/Choco Biogeográfico, Amazonia, Cordillera de las costa y Bosque Atlántico. No obstante, algunas especies dentro del género *Hyalobatrachium* siguieron una diversificación hacia las tierras intermedias y altas de los Andes hace aproximadamente 3.8 Ma, periodo en el cual los Andes del Norte estaban llegando a alturas sobre los 2.500 m s.n.m (Hoorn et al., 2010).

Nuestros análisis y resultados muestran que los protoandes han sido una fuente importante de diversidad de ranas de cristal para las tierras bajas adyacentes, y no se apoya la hipótesis de “sumidero de especies” en donde se sugería que la riqueza de los Andes podría haber estado conducida por múltiples eventos de dispersión desde tierras bajas hacia los Andes (Beckman & Witt, 2015). Por el contrario, nuestros resultados muestran al MRCA de las ranas de cristal principalmente distribuido en el noroccidente de Suramérica, en lo que serían los protoandes, y una subsecuentemente diversificación casi de forma exclusiva en los Andes (*in situ*) sin contribuciones (dispersiones) de zonas biogeográficas adyacentes hacia los Andes (Figura 5). Es para destacar, que los linajes andinos incluso están actuando como un

reservorio de especies, contribuyendo con múltiples eventos de dispersión hacia tierras bajas adyacentes, principalmente en géneros como *Hyalinobatrachium* y *Vitreorana* (figura 5).

A diferencia de estudios anteriores (Castroviejo-Fisher et al., 2014, Hutter et al., 2013) los cuales obtuvieron reconstrucciones ambiguas y de amplia distribución altitudinal y geográfica para los nodos más basales en la topología, nosotros inferimos un origen de las ranas de cristal consecuente con las alturas bajas de los protoandes del norte de Suramérica hace 25 Ma. Nuestros resultados muestran al ancestro de las ranas de cristal distribuido en las tierras bajas asociadas a los protoandes (hace 25 Ma) donde tuvo lugar una diversificación gradual *in situ* hacia las tierras altas a medida que los Andes ganaban su altura actual. Estos resultados soportan la hipótesis de los Andes actuando como un elevador pasivo, donde la biota fue transportada desde tierras bajas/intermedias hacia tierras altas en formación (Hall, 2005, Ribas et al., 2007,). Este efecto de “elevador” se aprecia de forma muy clara en los géneros *Centrolene* y *Nymphargus*, donde existe un cambio de alturas gradual y constante a lo largo de las ramas de dichos géneros (Figura 4). Incluso existe una relación entre la reconstrucción de elevaciones ancestrales continuas y la cronología de elevación andina, donde los colores más cálidos de la figura 4 (correspondiente a las mayores elevaciones en la distribución de especies) únicamente tienen lugar hacia las porciones distales de la filogenia, las cuales corresponden a ~5 Ma, tiempo en el cual los Andes claramente había ganado alturas superiores a los 2.000 m s.n.m. (Richardson et al., 2018).

Si bien nuestros resultados son consistentes con la hipótesis de los Andes actuando como un elevador pasivo y rechazan que los Andes actúa como un sumidero de especies en la familia Centrolenidae, a lo largo de su historia evolutiva la familia ha estado principalmente distribuía en los Andes (desde tiempos en los cuales presentaba elevaciones bajas), razón por la cual nuestros resultados no rechazan la hipótesis de “tiempo para la diversificación”. No obstante, probar hipótesis de diversificación requiere tener un muestreo taxonómico casi exhaustivo (Rabosky, 2006). Esperamos en un futuro cercano poder contribuir a la generación de nuevas secuencias de ADN de otras especies de la familia que nos permitan probar hipótesis relacionadas con tasas de diversificación en este grupo.

## Bibliografía

- Aleman, A. & Ramos, V.A. (2000) Northern Andes. Tectonic evolution of South America (ed. by U.G. Cordani, E.J. Milani, A. Thomaz-Filho and D.A. Campos), pp. 453–480. Brazilian Academy of Science, Rio de Janeiro.
- Beckman, E. & Witt, C. (2015) Phylogeny and biogeography of the New World siskins and goldfinches: Rapid, recent diversification in the Central Andes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 87, 28-45.
- Bershaw, J., Garzzone, C., Higgins, P., MacFadden, B., Anaya, F. & Alvarenga, H. (2010) Spatial–temporal changes in Andean plateau climate and elevation from stable isotopes of mammal teeth. *Earth and Planetary Science Letters*, 289, 530-538.
- Bouckaert, R., Vaughan, T., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F., Müller, N., Ogilvie, H., du Plessis, L., Poppinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Suchard, M., Wu, C., Xie, D., Zhang, C., Stadler, T. & Drummond, A. (2019) BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology*, 15, e1006650.
- Castroviejo-Fisher, S., Guayasamin, J., Gonzalez-Voyer, A. & Vilà, C. (2014) Neotropical diversification seen through glassfrogs. *Journal of Biogeography*, 41, 66-80.
- Chaves, J., Hidalgo, J. & Klicka, J. (2013) Biogeography and evolutionary history of the Neotropical genus *Saltator* (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography*, 40, 2180-2190.
- Chazot, N., Willmott, K., Condamine, F., De-Silva, D., Freitas, A., Lamas, G., Morlon, H., Giraldo, C., Jiggins, C., Joron, M., Mallet, J., Uribe, S. & Elias, M. (2016) Into the Andes: multiple independent colonizations drive montane diversity in the Neotropical clearwing butterflies Godyrina. *Molecular Ecology*, 25, 5765-5784.
- Chazot, N., Willmott, K., Lamas, G., Freitas, A., Piron-Prunier, F., Arias, C., Mallet, J., De-Silva, D. & Elias, M. (2019) Renewed diversification following Miocene landscape turnover in a Neotropical butterfly radiation. *Global Ecology and Biogeography*.
- Crawford, A. (2003) Relative Rates of Nucleotide Substitution in Frogs. *Journal of Molecular Evolution*, 57, 636-641.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8), 772.
- Daza, J., Smith, E., Páez, V. & Parkinson, C. (2009) Complex evolution in the Neotropics: The origin and diversification of the widespread genus *Leptodeira* (Serpentes: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53, 653-667.
- De-Silva, D., Elias, M., Willmott, K., Mallet, J. & Day, J. (2015) Diversification of clearwing butterflies with the rise of the Andes. *Journal of Biogeography*, 43, 44-58.

- Duellman, W. E. (1999) Distribution patterns of amphibians in South America. Pages 255–328 in W. E. Duellman, ed. *Patterns of distribution of amphibians, a global perspective*. Johns Hopkins University Press, London.
- Edgar, R. C. (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32, 1792–1797.
- Esquerré, D., Brennan, I., Catullo, R., Torres-Pérez, F. & Keogh, J. (2018) How mountains shape biodiversity: The role of the Andes in biogeography, diversification, and reproductive biology in South America's most species-rich lizard radiation (Squamata: Liolaemidae). *Evolution*, 73, 214–230.
- Frost, Darrel R. (2020) Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1 (Date of access). ElectronicDatabase accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001
- Garzzone, C., Hoke, G., Libarkin, J., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Ghosh, P. & Mulch, A. (2008) Rise of the Andes. *Science*, 320, 1304–1307.
- Graham, A. (1997) Neotropical plant dynamics during the Cenozoic-diversification, and the ordering of evolutionary and speciation processes. *Systematic Botany*, 22, 139–150.
- Graham, A. (2009) The Andes: a geological overview from a biological perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96, 371–385.
- Gregory-Wodzicki, K.M. (2000) Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin*, 112, 1091–1105.
- Guayasamin, J., Castroviejo-Fisher, S., Trueb, I., Ayarzagüena, J., Rada, M. & Vilà, C. (2009) Phylogenetic systematics of Glassfrogs (Amphibia: Centrolenidae) and their sister taxon *Allophryne ruthveni*. *Zootaxa*, 2100, 1–97.
- Hall, J. (2005) Montane speciation patterns in *Ithomiola* butterflies (Lepidoptera: Riodinidae): are they consistently moving up in the world?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 2457–2466.
- Hooghiemstra, H., Wijninga, V.M. & Cleef, A.M. (2006) The paleobotanical record of Colombia: implications for biogeography and biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93, 297–324.
- Hoorn, C. & Wesselingh, F. (2010) Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past, 1st edn. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Hoorn, C., Wesselingh, F., ter Steege, H., Bermudez, M., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C., Figueiredo, J., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Sarkinen, T. & Antonelli, A. (2010) Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, 330, 927–931.
- Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17, 754–755.

- Hughes, C. & Eastwood, R. (2006) Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 10334-10339.
- Hutter, C., Guayasamin, J. & Wiens, J. (2013) Explaining Andean megadiversity: the evolutionary and ecological causes of glassfrog elevational richness patterns. *Ecology Letters*, 16, 1135-1144.
- Jaillard, E., Hérail, G., Monfret, T., Díaz-Martínez, E., Baby, P., Lavenu, A. & Dumont, J.F. (2000) Tectonic evolution of the Andes of Ecuador, Peru, Bolivia and northernmost Chile. Tectonic evolution of South America (ed. by U.G. Cordani, E.J. Milani, A. Thomaz-Filho & D.A. Campos), pp. 481–559. Brazilian Academy of Science, Rio de Janeiro.
- Kozak, K. & Wiens, J. (2010) Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecology Letters*, 13, 1378-1389.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y. & Guindon, S. (2012) PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 1695-1701.
- Mattson, P.H. (1984) Caribbean structural breaks and plate movements. *Geological Society of America Memoirs*, 162, 131–152.
- Matzke, N. J. (2013) BioGeoBEARS: biogeography with Bayesian (and likelihood) evolutionary analysis in R scripts. R Package, Version 0.2, 1, 2013.
- Miller, M. (2019) CIPRES: A Gateway to the Tree of Life. *Scientia*.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Parra, M., Mora, A., Jaramillo, C., Strecker, M., Sobel, E., Quiroz, L., Rueda, M. & Torres, V. (2009) Orogenic wedge advance in the northern Andes: Evidence from the Oligocene-Miocene sedimentary record of the Medina Basin, Eastern Cordillera, Colombia. *Geological Society of America Bulletin*, 121, 780-800.
- Rabosky, D. L. (2006) Likelihood methods for detecting temporal shifts in diversification rates. *Evolution*, 60, 1152-1164.
- Rambaut, A. & Drummond, A. J. 2007. Tracer v. 1.5. Available at: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Revell, L. J. (2012) Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217-223.
- Ribas, C., Moyle, R., Miyaki, C. & Cracraft, J. (2007) The assembly of montane biotas: linking Andean tectonics and climatic oscillations to independent regimes of diversification in Pionus parrots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2399-2408.
- Richardson, J., Madriñán, S., Gómez-Gutiérrez, M., Valderrama, E., Luna, J., Banda-R., K., Serrano, J., Torres, M., Jara, O., Aldana, A., Cortés-B., R., Sánchez, D. & Montes, C.

- (2018) Using dated molecular phylogenies to help reconstruct geological, climatic, and biological history: Examples from Colombia. *Geological Journal*, 53, 2935-2943.
- Roddaz, M., Hermoza, W., Mora, A., Baby, P., Parra, M., Christophoul, F., Brusset, S. & Espurt, N. (2010) Cenozoic sedimentary evolution of the Amazonian foreland basin system. *Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past* (ed. by C. Hoorn and F.P. Wesselingh), pp. 61–88. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572-1574.
- Rosser, N., Phillimore, A., Huertas, B., Willmott, K. & Mallet, J. (2012) Testing historical explanations for gradients in species richness in heliconiine butterflies of tropical America. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105, 479-497.
- Sanín, M., Kissling, W., Bacon, C., Borchsenius, F., Galeano, G., Svenning, J., Olivera, J., Ramírez, R., Trénel, P. & Pintaud, J. (2016) The Neogene rise of the tropical Andes facilitated diversification of wax palms (Ceroxylon: Arecaceae) through geographical colonization and climatic niche separation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182, 303-317.
- Santos, J., Coloma, L., Summers, K., Caldwell, J., Ree, R. & Cannatella, D. (2009) Amazonian Amphibian Diversity Is Primarily Derived from Late Miocene Andean Lineages. *PLoS Biology*, 7, e1000056.
- Sempere, T., Hartley, A. & Roperch, P. (2006) Comment on "Rapid Uplift of the Altiplano Revealed Through <sup>13</sup>C-<sup>18</sup>O Bonds in Paleosol Carbonates." *Science*, 314, 760b-760b.
- Schluter, D. (2000) *The Ecology of Adaptive Radiation* (Oxford Univ. Press, Oxford).
- Smith, S., De Oca, A., Reeder, T. & Wiens, J. (2007) A phylogenetic perspective on elevational species richness patterns in middle American Treefrogs: why so few species in lowland tropical rainforests?. *Evolution*, 61, 1188-1207.
- Stephens & Wiens (2003) Explaining Species Richness from Continents to Communities: The Time-for-Speciation Effect in Emydid Turtles. *The American Naturalist*, 161, 112.
- Sukumaran, J. & Holder, M. T. (2010) DendroPy: a Python library for phylogenetic computing. *Bioinformatics*, 26: 1569–1571.
- Wallace, A. (1854) On the Monkeys of the Amazon. *Annals and Magazine of Natural History*, 14, 451-454.
- Weir, J. (2006) Divergent timing and patterns of species accumulation in lowland and highland neotropical birds. *Evolution*, 60, 842.
- Wiens, J., Parra-Olea, G., García-París, M. & Wake, D. (2007) Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 919-928.
- Zwickl, D. J. (2006) Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. PhD thesis, University of Texas at Austin, Austin (TX).

## Figuras.



**Figura 1.** Mapa de la región Neotropical mostrando la distribución geográfica de *Allocentroleniae* dividida en las ocho áreas biogeográficas consideradas en este estudio.



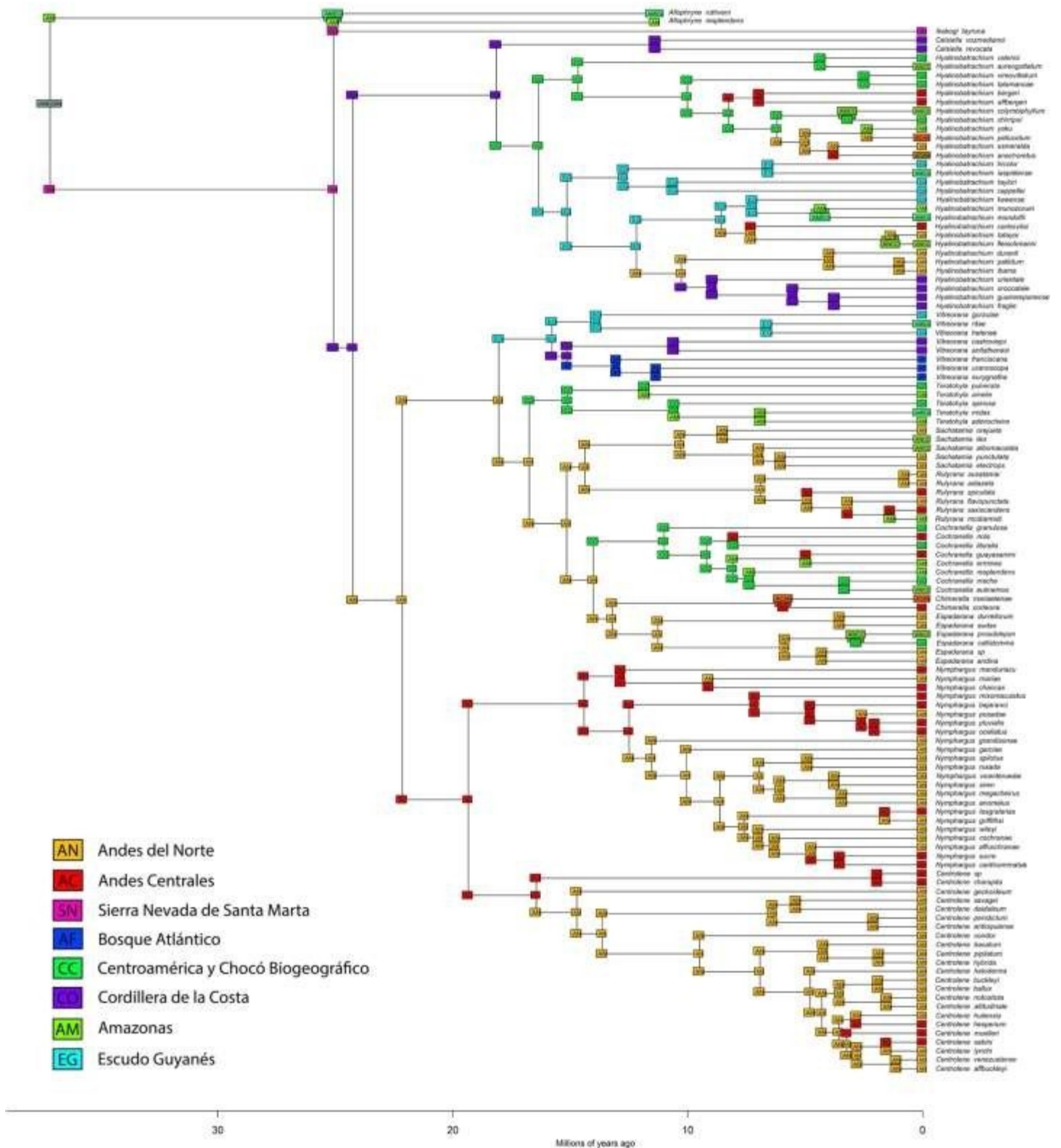
**Figura 2.** Mapa de la región Neotropical mostrando la distribución geográfica de *Allocentroleniae* dividida en la categorización de siete áreas biogeográficas consideradas en este estudio. En este caso los Andes del Norte y Andes Centrales se unifican en una sola categoría (ver texto).



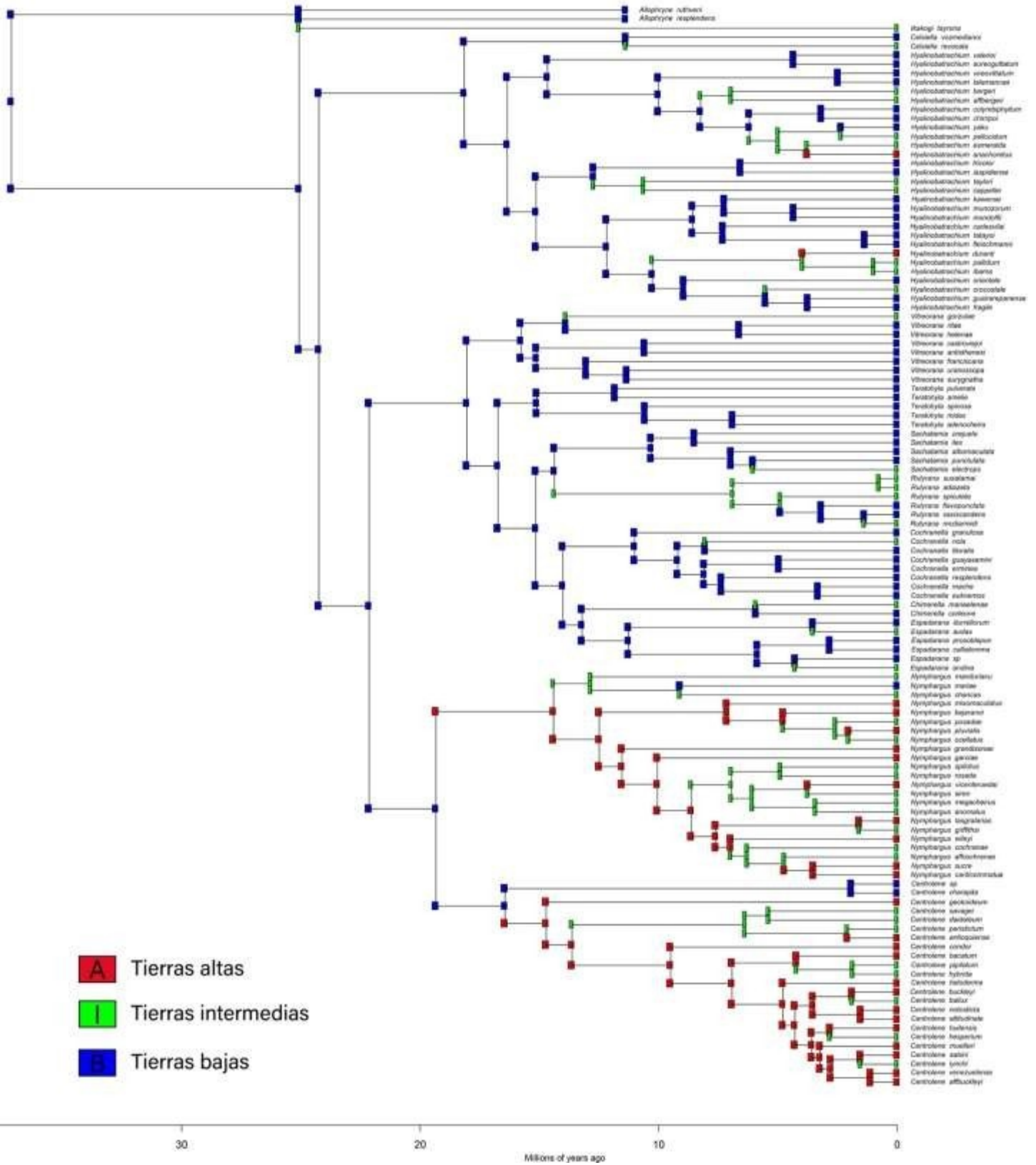
**Figura 3.** Topología construida a través de Inferencia Bayesiana mediante el programa MrBayes para la familia Centrolenidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de probabilidad posterior.







**Figura 6.** Reconstrucción de áreas ancestrales de la familia Centrolenidae usando BioGeoBEARS asumiendo un modelo DEC + J y una codificación geográfica con 8 áreas biogeográficas: (AN) Andes del Norte, (AC) Andes Centrales, (AM) Amazonas, (CC) Centroamérica/Choco Biogeográfico, (AF) Bosque Atlántico, (EG) Escudo Guayanés, (CO) Cordillera de la Costa y (SN) Sierra Nevada de Santa Marta.



**Figura 7.** Reconstrucción de elevaciones ancestrales para la familia Centrolenidae usando BioGeoBEARS asumiendo un modelo DEC + J y una codificación de 3 rangos altitudinales: (B) Tierras Bajas, (I) Tierras Intermedias y (A) Tierras Altas.



<b>Especie</b>	<b>12s</b>	<b>16s</b>	<b>CXCR4</b>	<b>NCX1</b>	<b>ND1</b>	<b>POMC</b>	<b>RAG1</b>	<b>SLC8A3</b>	<b>C-MYC</b>	<b>BDNF</b>
<i>Allophryne resplendens</i>	–	JQ436698	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Allophryne ruthveni</i>	AF364511	AF364512	KF534373	KF534112	–	AY819077	EU663432	KF534194	–	–
<i>Celsiella revocata</i>	EU663379	EU663019	KF534374	KF534113	EU663113	EU663204	EU663479	KF534195	EU663281	–
<i>Celsiella vozmedianoii</i>	EU663385	EU663025	KF534375	KF534114	EU663163	EU663247	EU663531	–	–	–
<i>Centrolene aff. buckleyi</i>	EU663339	EU662980	EU663069	KF534279	EU663254	KF534376	EU663170	EU663438	KF534115	KF534196
<i>Centrolene altitudinale</i>	EU663334	EU662975	KF534377	KF534116	EU663070	EU663165	EU663434	KF534197	EU663249	KF534280
<i>Centrolene antioquiense</i>	EU663336	EU662977	KF534378	KF534117	EU663073	EU663167	EU663436	KF534198	EU663251	KF534281
<i>Centrolene bacatum</i>	EU663337	EU662978	KF534379	KF534118	EU663074	EU663168	EU663437	KF534199	EU663252	–
<i>Centrolene ballux</i>	KF639754	JX126954	–	–	JX187506	–	–	–	–	–
<i>Centrolene buckleyi</i>	EU663338	EU662979	KF534380	–	EU663075	EU663169	–	KF534200	EU663253	KF534282
<i>Centrolene charapita</i>	KM068247	KM068256	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Centrolene condor</i>	KF639755	JX126955	–	–	JX187513	–	–	–	–	–
<i>Centrolene daidaleum</i>	EU663366	EU663007	KF534381	KF534119	EU663101	EU663192	EU663465	KF534201	EU663272	KF534283
<i>Centrolene geckoideum</i>	X86230	X86264	KF534382	KF534120	EU663077	–	EU663440	KF534202	–	–
<i>Centrolene heloderma</i>	KF639757	JX126956	–	–	JX187509	–	–	–	–	–
<i>Centrolene hesperium</i>	EU663345	EU662986	KF534383	KF534121	EU663081	KF639777	EU663444	KF534203	EU663258	KF534284
<i>Centrolene huilensis</i>	–	JX126959	–	–	JX187510	–	–	–	–	–
<i>Centrolene hybrida</i>	–	–	KF534384	KF534122	EU663082	EU663175	EU663445	KF534204	EU663259	KF534285
<i>Centrolene lynchi</i>	KF639758	JX126957	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Centrolene muelleri</i>	KF639759	JX126958	KF534385	KF534123	HG764785	KF639778	–	KF534205	KF534458	KF534286
<i>Centrolene notosticta</i>	EU663351	EU662992	KF534386	–	EU663087	EU663180	EU663450	KF534206	EU663264	KF534287

<b>Especie</b>	<b>12s</b>	<b>16s</b>	<b>CXCR4</b>	<b>NCX1</b>	<b>ND1</b>	<b>POMC</b>	<b>RAG1</b>	<b>SLC8A3</b>	<b>C-MYC</b>	<b>BDNF</b>
<i>Centrolene peristictum</i>	EU663352	EU662993	KF534387	KF534124	EU663088	EU663181	EU663451	KF534207	EU663266	KF534288
<i>Centrolene pipilata</i>	EU663353	EU662994	KF534388	KF534125	EU663089	KF639779	EU663452	KF534208	KF534459	KF534289
<i>Centrolene sabini</i>	–	JX126961	–	–	JX187512	–	–	–	–	–
<i>Centrolene savagei</i>	EU663380	EU663020	KF534389	KF534126	–	–	–	KF534209	EU663282	KF534290
<i>Centrolene sp</i>	KF639760	KF534358	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Centrolene venezuelense</i>	EU663360	EU663001	KF534390	KF534127	EU663095	EU663186	EU663459	KF534210	EU663267	KF534291
<i>Chimerella corleone</i>	–	KM068276	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Chimerella mariaelenae</i>	EU663350	EU662991	KF534391	KF534128	EU663086	EU663179	EU663449	KF534211	EU663263	KF534292
<i>Cochranella erminea</i>	KM068249	KM068258	KF534392	KF534129	–	KF639780	–	KF534212	KF534460	KF534293
<i>Cochranella euknemos</i>	EU663367	KR863138	KF534393	–	EU663102	EU663193	EU663466	KF534213	KF534461	–
<i>Cochranella granulosa</i>	EU663370	EF107174	EF107460	KF534130	EU663104	KF639781	EF107297	KF534214	EU663274	KF534294
<i>Cochranella guayasamini</i>	KM068250	KM068265	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cochranella litoralis</i>	EU663349	EU662990	KF534395	KF534131	EU663085	EU663178	EU663448	KF534215	EU663262	KF534295
<i>Cochranella mache</i>	EU663373	EU663013	KF534396	KF534132	EU663107	EU663198	EU663472	KF534216	EU663277	KF534296
<i>Cochranella nola</i>	EU663376	EU663016	KF534397	KF534133	EU663110	EU663201	EU663475	KF534217	EU663279	KF534297
<i>Cochranella resplendens</i>	KF639763	KY347027	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Espadarana andina</i>	EU663335	KP149447	KF534398	KF534134	EU663072	EU663166	EU663435	KF534218	EU663250	KF534298
<i>Espadarana audax</i>	KF639753	KF534355	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Espadarana callistomma</i>	EU663340	EU662981	KF534399	KF534135	EU663076	EU663171	EU663439	KF534219	EU663255	KF534299
<i>Espadarana durrellorum</i>	KF639756	KF534356	–	–	HG764784	–	–	–	–	–

<b>Especie</b>	<b>12s</b>	<b>16s</b>	<b>CXCR4</b>	<b>NCX1</b>	<b>ND1</b>	<b>POMC</b>	<b>RAG1</b>	<b>SLC8A3</b>	<b>C-MYC</b>	<b>BDNF</b>
<i>Espadarana prosoblepon</i>	EU663354	KR863253	KF534400	KF534136	–	AY819085	EU663453	KF534220	AY819170	–
<i>Espadarana sp.</i>	EU663355	EU662996	EU663090	KF534300	KF534462	KF534401	EU663182	EU663454	KF534137	KF534221
<i>Hyalinobatrachium aff. bergeri</i>	EU663393	EU663026	–	–	EU663119	EU663210	EU663485	–	EU663290	–
<i>Hyalinobatrachium anachoretus</i>	KM068254	KM068268	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Hyalinobatrachium aureoguttatum</i>	EU663391	EU663032	KF534403	KF534139	EU663124	EU663214	EU663491	KF534223	EU663288	KF534302
<i>Hyalinobatrachium bergeri</i>	EU663392	GQ142064	KF534404	KF534140	EU663125	EU663215	EU663492	KF534224	EU663289	KF534303
<i>Hyalinobatrachium cappellei</i>	EU663410	EU663049	–	KF534141	EU663141	EU663228	EU663508	–	EU663304	KF534304
<i>Hyalinobatrachium carlesvilai</i>	KM068255	KM068273	KF534405	KF534142	–	–	–	KF534226	–	KF534305
<i>Hyalinobatrachium chirripoi</i>	EU663398	KF604299	KF534407	KF534144	EU663130	EU663220	EU663496	KF534228	EU663295	KF534307
<i>Hyalinobatrachium colymbiphyllum</i>	EU663400	KR863259	KF534408	KF534145	EU663131	EU663221	EU663498	KF534229	EU663296	KF534308
<i>Hyalinobatrachium durantii</i>	EU663402	EU663041	KF534409	KF534146	EU663133	EU663223	EU663500	KF534230	EU663298	KF534309
<i>Hyalinobatrachium esmeralda</i>	–	KP149361	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	EU663406	KR863260	KF534410	KF534147	MG944695	EU663225	EU663504	KF534231	EU663299	KF534310
<i>Hyalinobatrachium fragile</i>	EU663407	EU447286	KF534411	KF534148	EU663138	EU663226	EU663505	KF534232	EU663301	KF534311
<i>Hyalinobatrachium guairarepanense</i>	KF639765	KF534363	KF534406	KF534143	–	KF639782	KF639786	KF534227	–	KF534306
<i>Hyalinobatrachium iaspidiense</i>	EU663408	JN870866	KF534412	KF534149	EU663139	–	EU663506	KF534233	EU663302	KF534312
<i>Hyalinobatrachium ibama</i>	EU663409	EU663048	KF534413	KF534150	EU663140	EU663227	EU663507	KF534234	–	KF534313
<i>Hyalinobatrachium kawense</i>	–	JN870869	KF534414	KF534151	–	–	–	KF534235	–	KF534314
<i>Hyalinobatrachium mondolfii</i>	JF266567	JN870870	KF534415	KF534152	EU663142	EU663229	EU663509	KF534236	–	KF534315
<i>Hyalinobatrachium munozorum</i>	JF266568	JF266570	KF534416	–	–	–	–	KF534237	EU663291	–

<b>Especie</b>	<b>12s</b>	<b>16s</b>	<b>CXCR4</b>	<b>NCX1</b>	<b>ND1</b>	<b>POMC</b>	<b>RAG1</b>	<b>SLC8A3</b>	<b>C-MYC</b>	<b>BDNF</b>
<i>Hyalinobatrachium orientale</i>	EU663413	EU447291	KF534417	KF534153	EU663144	EU663230	EU663511	KF534238	–	KF534316
<i>Hyalinobatrachium orocostale</i>	EU663414	EU447288	KF534418	KF534154	EU663145	EU663231	EU663512	KF534239	–	KF534317
<i>Hyalinobatrachium pallidum</i>	EU663415	EU663052	KF534419	KF534155	EU663146	–	EU663513	KF534240	EU663292	–
<i>Hyalinobatrachium pellucidum</i>	KM068252	KM068262	KF534420	KF534156	–	–	–	KF534241	EU663293	KF534319
<i>Hyalinobatrachium talamancae</i>	EU663418	FJ784480	KF534422	KF534158	EU663149	EU663233	EU663516	KF534243	–	KF534321
<i>Hyalinobatrachium tatayoi</i>	EU663419	GQ142047	KF534423	KF534159	MG944679	EU663234	EU663517	KF534244	–	KF534322
<i>Hyalinobatrachium taylori</i>	–	–	–	KF534160	–	–	–	–	–	KF534323
<i>Hyalinobatrachium tricolor</i>	–	JN870874	KF534425	KF534161	–	–	–	KF534246	–	KF534324
<i>Hyalinobatrachium valerioi</i>	EU663421	EU663057	KF534426	KF534162	EU663152	EU663236	EU663519	KF534247	–	KF534325
<i>Hyalinobatrachium vireovittatum</i>	–	KF604303	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Hyalinobatrachium yaku</i>	MF002068	MF002066	–	–	MF002064	–	–	–	–	–
<i>Ikakogi tayrona</i>	EU663358	EU662999	KF534427	KF534163	EU663093	EU663185	EU663457	KF534248	EU663332	KF534326
<i>Nymphargus aff. cochranae</i>	EU663423	EU663060	EU663153	KF534327	EU663315	KF534428	EU663237	EU663520	KF534164	KF534249
<i>Nymphargus anomalus</i>	KF639766	KF534364	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nymphargus bejaranoi</i>	EU663422	EU663059	KF534429	KF534165	EU663155	EU663239	EU663522	KF534250	EU663314	KF534328
<i>Nymphargus cariticommatius</i>	MH746580	MH746554	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nymphargus chancas</i>	KF639767	KM068278	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nymphargus cochranae</i>	EU663425	EU663061	KF534430	KF534166	EU663156	EU663240	EU663523	KF534251	EU663315	KF534329
<i>Nymphargus garciae</i>	AY326022	AY326022	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nymphargus grandisonae</i>	EU663444	EU662985	KF534431	KF534167	EU663080	EU663174	EU663443	KF534252	EU663257	KF534330

<b>Especie</b>	<b>12s</b>	<b>16s</b>	<b>CXCR4</b>	<b>NCX1</b>	<b>ND1</b>	<b>POMC</b>	<b>RAG1</b>	<b>SLC8A3</b>	<b>C-MYC</b>	<b>BDNF</b>
<i>Nymphargus griffithsi</i>	EU663426	KF208516	KF534432	KF534168	EU663157	EU663241	EU663524	KF534253	EU663318	KF534331
<i>Nymphargus lasgralarias</i>	KF208512	KF208513	–	–	KF208514	–	–	–	–	–
<i>Nymphargus manduriacu</i>	MH746565	MH746541	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nymphargus mariae</i>	KF639771	KF534368	–	–	–	–	EU663478	–	–	–
<i>Nymphargus megacheirus</i>	EU663427	EU663063	KF534433	KF534169	EU663158	EU663242	EU663525	KF534254	EU663319	–
<i>Nymphargus mixomaculatus</i>	KF639768	EU663064	KF534434	KF534170	EU663159	EU663243	EU663526	KF534255	EU663320	KF534332
<i>Nymphargus ocellatus</i>	KF639769	KF534366	KF534435	KF534171	HG764792	KF639784	KF639787	KF534256	KF534465	KF534333
<i>Nymphargus pluvialis</i>	EU663428	EU663065	KF534446	KF534172	EU663160	EU663244	EU663527	KF534257	EU663321	KF534334
<i>Nymphargus posadae</i>	KF639770	KF534367	KF534437	KF534173	–	–	EU663528	–	EU663316	–
<i>Nymphargus rosada</i>	EU663429	EU663066	KF534438	KF534174	EU663161	EU663245	EU663529	KF534258	EU663322	KF534335
<i>Nymphargus siren</i>	EU663430	EU663067	KF534439	KF534175	EU663162	EU663246	EU663530	KF534259	EU663323	KF534336
<i>Nymphargus spilotus</i>	MH746590	MH746561	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nymphargus sucre</i>	MH746579	MH746553	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nymphargus vicenteruedai</i>	–	–	KF534440	KF534176	–	–	–	KF534260	–	KF534337
<i>Nymphargus wileyi</i>	EU663431	EU663068	KF534441	KF534177	EU663164	EU663248	EU663532	KF534261	EU663325	KF534338
<i>Rulyrana adiazeta</i>	EU663361	EU663002	KF534442	KF534178	–	EU663187	EU663460	KF534262	EU663268	–
<i>Rulyrana flavopunctata</i>	EU663368	KP149462	KF534443	KF534179	EU663103	EU663194	EU663467	KF534263	EU663273	KF534340
<i>Rulyrana mcdiarmidi</i>	–	KM068281	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Rulyrana saxiscandens</i>	KF639772	KM068283	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Rulyrana spiculata</i>	EU663382	EU663022	KF534444	KF534180	EU663116	EU663207	EU663482	KF534264	EU663284	KF534341

<b>Especie</b>	<b>12s</b>	<b>16s</b>	<b>CXCR4</b>	<b>NCX1</b>	<b>ND1</b>	<b>POMC</b>	<b>RAG1</b>	<b>SLC8A3</b>	<b>C-MYC</b>	<b>BDNF</b>
<i>Rulyrana susatamai</i>	EU663384	EU663024	KF534445	KF534181	EU663118	EU663209	EU663484	KF534265	EU663286	KF534342
<i>Sachatamia albomaculata</i>	EU663362	KY611466	KF534446	KF534182	EU663097	EU663188	EU663461	KF534266	EU663270	KF534343
<i>Sachatamia electrops</i>	KY611461	KY611462	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sachatamia ilex</i>	EU663347	KR863359	KF534447	KF534183	EU663083	EU663176	EU663446	KF534267	EU663260	KF534344
<i>Sachatamia orejuela</i>	KF639773	KF534371	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sachatamia punctulata</i>	EU663378	EU663018	KF534448	KF534184	EU663112	EU663203	EU663477	KF534268	EU663280	KF534345
<i>Teratohyla adenocheira</i>	KF639774	KF534372	KF534449	KF534185	–	KF639785	KF639788	KF534269	KF534466	KF534346
<i>Teratohyla ameliae</i>	–	–	KF534450	KF534186	–	–	–	KF534270	EU663327	KF534347
<i>Teratohyla midas</i>	KM068253	KM068294	–	–	EU663108	EU663199	EU663473	–	EU663278	–
<i>Teratohyla pulverata</i>	EU663416	EU663053	KF534451	KF534187	EU663147	EU663232	EU663514	KF534271	EU663308	KF534348
<i>Teratohyla spinosa</i>	EU663383	KR863371	KF534452	KF534188	EU663117	EU663208	EU663483	KF534272	EU663285	–
<i>Vitreorana antisthenesi</i>	EU663390	EU447287	KF534453	KF534189	EU663123	EU663213	EU663490	KF534273	EU663287	KF534350
<i>Vitreorana castroviejoi</i>	EU663363	EU663004	KF534454	KF534190	EU663098	EU663189	EU663462	KF534274	EU663271	KF534351
<i>Vitreorana eurygnatha</i>	EU663404	KU495611	–	–	MH988093	MH987889	EU663502	–	–	–
<i>Vitreorana franciscana</i>	–	–	–	–	–	KR921744	–	–	–	–
<i>Vitreorana gorzulae</i>	EU663348	EU662989	KF534455	KF534191	EU663084	EU663177	EU663447	KF534275	EU663256	KF534352
<i>Vitreorana helenae</i>	EU663372	EU663012	KF534456	KF534192	EU663106	EU663197	EU663471	KF534276	EU663276	KF534353
<i>Vitreorana ritae</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	EU663326	KF534354
<i>Vitreorana uranoscopa</i>	KY202834	KU495615	–	–	MH988094	JX298142	JX298194	–	–	–

**Tabla S1.** Matriz de áreas biogeográficas y rangos altitudinales para cada una de las especies usadas en este estudio.

<b>Especie</b>	<b>País</b>	<b>Región Biogeográfica</b>	<b>Altura Min</b>	<b>Altura Max</b>	<b>Media</b>
<i>Allophryne resplendens</i>	Perú y Brasil	Amazonas	90	120	105
<i>Allophryne ruthveni</i>	Venezuela, Guyana, Surinam y Brasil	Escudo Guyanés y Amazonas	2	300	151
<i>Celsiella revocata</i>	Venezuela	Cordillera de la Costa	1200	1800	1500
<i>Celsiella vozmedianoi</i>	Venezuela	Cordillera de la Costa	750	800	775
<i>Centrolene aff. Buckleyi</i>	–	Andes del Norte	1900	3500	2700
<i>Centrolene altitudinale</i>	Venezuela	Andes del Norte	1900	2400	2150
<i>Centrolene antioquiense</i>	Colombia	Andes del Norte	1730	2450	2090
<i>Centrolene bacatum</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1950	2350	2150
<i>Centrolene ballux</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1700	2225	1963
<i>Centrolene buckleyi</i>	Colombia, Ecuador y Perú	Andes del Norte	1900	3500	2700
<i>Centrolene charapita</i>	Ecuador y Perú	Andes Centrales	682	1219	682
<i>Centrolene condor</i>	Ecuador	Andes del Norte	1737	2270	2004
<i>Centrolene daidaleum</i>	Colombia y Venezuela	Andes del Norte	800	2060	1430
<i>Centrolene geckoideum</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1750	2500	2125
<i>Centrolene heloderma</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1850	2400	2125
<i>Centrolene hesperium</i>	Perú	Andes Centrales	1500	1800	1650
<i>Centrolene huilensis</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1980	2190	2085
<i>Centrolene hybrida</i>	Colombia	Andes del Norte	1410	2020	1715
<i>Centrolene lynchi</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1100	1875	1488

<b>Especie</b>	<b>País</b>	<b>Región Biogeográfica</b>	<b>Altura Min</b>	<b>Altura Max</b>	<b>Media</b>
<i>Centrolene muelleri</i>	Perú	Andes Centrales	2000	–	2000
<i>Centrolene notosticta</i>	Colombia y Venezuela	Andes del Norte	1600	2440	2020
<i>Centrolene peristictum</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1350	1900	1625
<i>Centrolene pipilata</i>	Ecuador	Andes del Norte	1300	1740	1520
<i>Centrolene sabini</i>	Perú	Andes Centrales	2750	2800	2775
<i>Centrolene savagei</i>	Colombia	Andes del Norte	1400	2410	1905
<i>Centrolene sp</i>		Andes Centrales	664		664
<i>Centrolene venezuelense</i>	Colombia y Venezuela	Andes del Norte	2100	3050	2575
<i>Chimerella corleone</i>	Perú	Andes Centrales	610	–	610
<i>Chimerella mariaelenae</i>	Colombia, Ecuador y Perú	Andes Centrales y del Norte	1400	1820	1610
<i>Cochranella erminea</i>	Perú	Amazonas	300	870	585
<i>Cochranella euknemos</i>	Costa Rica, Panamá y Colombia	Centroamérica, Choco Biogeográfico, y Andes del Norte	90	1650	870
<i>Cochranella granulosa</i>	Costa Rica, Honduras, Panamá y Ecuador	Centroamérica y Choco Biogeográfico	30	1500	765
<i>Cochranella guayasamini</i>	Perú	Andes Centrales	250	1150	700
<i>Cochranella litoralis</i>	Colombia y Ecuador	Choco Biogeográfico	100	260	180
<i>Cochranella mache</i>	Colombia y Ecuador	Choco Biogeográfico	38	800	419
<i>Cochranella nola</i>	Bolivia y Ecuador	Andes Centrales	500	1750	1125
<i>Cochranella resplendens</i>	Ecuador, Perú, Bolivia, Colombia y Brasil	Amazonas	0	1699	850

Especie	País	Región Biogeográfica	Altura Min	Altura Max	Media
<i>Espadarana andina</i>	Colombia y Venezuela	Andes del Norte	800	2500	1650
<i>Espadarana audax</i>	Colombia, Ecuador y Perú	Andes del Norte	800	1900	1350
<i>Espadarana callistomma</i>	Colombia y Ecuador	Choco Biogeográfico	20	500	260
<i>Espadarana durrellorum</i>	Ecuador	Andes del Norte	220	1150	685
<i>Espadarana prosoblepon</i>	Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador	Centroamérica, Choco Biogeográfico, y Andes del Norte	0	1600	800
<i>Espadarana sp.</i>		Andes del Norte	> 1000		1000
<i>Hyalinobatrachium aff. Bergeri</i>	–	Andes Centrales	460	1780	1120
<i>Hyalinobatrachium anachoretus</i>	Perú	Andes Centrales y Amazonas	2001		2001
<i>Hyalinobatrachium aureoguttatum</i>	Panamá, Colombia y Ecuador	Choco Biogeográfico y Andes del Norte	45	1570	808
<i>Hyalinobatrachium bergeri</i>	Perú y Bolivia	Andes Centrales	300	2000	1150
<i>Hyalinobatrachium cappellei</i>	Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, French Guiana y Brasil	Escudo Guyanés	10	2000	1005
<i>Hyalinobatrachium carlesvilai</i>	Ecuador, Bolivia y Brasil	Andes Centrales	300	1200	750

<b>Especie</b>	<b>País</b>	<b>Región Biogeográfica</b>	<b>Altura Min</b>	<b>Altura Max</b>	<b>Media</b>
<i>Hyalinobatrachium chirripoi</i>	Honduras, Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador	Centroamérica y Choco Biogeográfico	100	700	400
<i>Hyalinobatrachium colymbiphyllum</i>	Honduras, Costa Rica, Panamá y Colombia	Centroamérica, Choco Biogeográfico y Andes del Norte	50	1800	925
<i>Hyalinobatrachium durantii</i>	Venezuela	Andes del Norte	1800	2400	2100
<i>Hyalinobatrachium esmeralda</i>	Colombia	Andes del Norte	1600	1650	1625
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	México hasta Panamá	Centroamérica, Choco Biogeográfico, y Andes del Norte	10	1680	845
<i>Hyalinobatrachium fragile</i>	Venezuela	Cordillera de la Costa	100	700	400
<i>Hyalinobatrachium guairarepanense</i>	Venezuela	Cordillera de la Costa	720	1000	860
<i>Hyalinobatrachium iaspidiense</i>	Venezuela, Guyana, Surinam, French Guiana, Ecuador, Perú y Brasil	Escudo Guyanés y Amazonas	10	900	455
<i>Hyalinobatrachium ibama</i>	Colombia y Venezuela	Andes del Norte	1600	2050	1825
<i>Hyalinobatrachium kawense</i>	French Guiana, Surinam y Brasil	Escudo Guyanés	0	10	5
<i>Hyalinobatrachium mondolfii</i>	French Guiana y Surinam	Escudo Guyanés y Amazonas	15	270	143
<i>Hyalinobatrachium munozorum</i>	Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia	Amazonas	200	920	560

<b>Especie</b>	<b>País</b>	<b>Región Biogeográfica</b>	<b>Altura Min</b>	<b>Altura Max</b>	<b>Media</b>
<i>Hyalinobatrachium orientale</i>	Venezuela (Guyana y Tobago)	Cordillera de la Costa	190	1200	695
<i>Hyalinobatrachium orocostale</i>	Venezuela	Cordillera de la Costa	1200	1500	1350
<i>Hyalinobatrachium pallidum</i>	Venezuela	Andes del Norte	1132	2250	1691
<i>Hyalinobatrachium pellucidum</i>	Ecuador y Perú	Andes Centrales y Andes del Norte	523	1740	1132
<i>Hyalinobatrachium talamancae</i>	Costa Rica	Centroamérica	400	1116	758
<i>Hyalinobatrachium tatayoi</i>	Venezuela	Andes del Norte	40	512	276
<i>Hyalinobatrachium taylori</i>	Surinam, Guyana, French Guiana, Venezuela y Brasil	Escudo Guyanés	450	1850	1150
<i>Hyalinobatrachium tricolor</i>	French Guiana	Escudo Guyanés	10	100	55
<i>Hyalinobatrachium valerioi</i>	Costa Rica, Colombia y Ecuador	Centroamérica y Choco Biogeográfico	0	1500	750
<i>Hyalinobatrachium vireovittatum</i>	Costa Rica y Panamá	Centroamérica y Choco Biogeográfico	630	1100	865
<i>Hyalinobatrachium yaku</i>	Ecuador	Amazonas	300	360	330
<i>Ikakogi tayrona</i>	Colombia	Sierra Nevada de Santa Marta	980	1790	1385
<i>Nymphargus aff. Cochranæ</i>	–	Andes del Norte	1960		1960
<i>Nymphargus anomalus</i>	Ecuador	Andes del Norte	1668	1795	1732
<i>Nymphargus bejaranoi</i>	Boliva	Andes Centrales	1600	2400	2000
<i>Nymphargus cariticommatus</i>	Ecuador	Andes Centrales	2200	2700	2450

<b>Especie</b>	<b>País</b>	<b>Región Biogeográfica</b>	<b>Altura Min</b>	<b>Altura Max</b>	<b>Media</b>
<i>Nymphargus chancas</i>	Perú	Andes del Norte y Andes Centrales	1080	1200	1140
<i>Nymphargus cochranae</i>	Ecuador	Andes del Norte	1170	1960	1565
<i>Nymphargus garciae</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1900	3012	2456
<i>Nymphargus grandisonae</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1140	3200	2170
<i>Nymphargus griffithsi</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1000	2650	1825
<i>Nymphargus lasgralarias</i>	Ecuador	Andes Centrales	1850	2300	2075
<i>Nymphargus manduriacu</i>	Ecuador	Andes Centrales	1215	1242	1229
<i>Nymphargus mariae</i>	Ecuador y Perú	Andes del Norte	400	1078	739
<i>Nymphargus megacheirus</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	1300	1750	1525
<i>Nymphargus mixomaculatus</i>	Perú	Andes Centrales	2625	2750	2688
<i>Nymphargus ocellatus</i>	Perú	Andes Centrales	1200	1700	1450
<i>Nymphargus pluvialis</i>	Boliva	Andes Centrales	1820	2250	2035
<i>Nymphargus posadae</i>	Colombia, Ecuador y Perú	Andes del Norte	1100	2800	1950
<i>Nymphargus rosada</i>	Colombia	Andes del Norte	1100	2050	1575
<i>Nymphargus siren</i>	Colombia, Ecuador y Perú	Andes del Norte	1310	1700	1505
<i>Nymphargus spilotus</i>	Colombia	Andes del Norte	1850	1940	1895
<i>Nymphargus sucre</i>	Ecuador	Andes Centrales	2140	2160	2150
<i>Nymphargus vicenteruedai</i>	Colombia	Andes del Norte	2650	2700	2675
<i>Nymphargus wileyi</i>	Ecuador	Andes del Norte	2100		2100

<b>Especie</b>	<b>País</b>	<b>Región Biogeográfica</b>	<b>Altura Min</b>	<b>Altura Max</b>	<b>Media</b>
<i>Rulyrana adiazeta</i>	Colombia	Andes del Norte	1030	2060	1545
<i>Rulyrana flavopunctata</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	300	1000	650
<i>Rulyrana mcdiarmidi</i>	Ecuador y Perú	Amazonas	1150	1500	1325
<i>Rulyrana saxiscandens</i>	Perú	Andes Centrales	800	1000	900
<i>Rulyrana spiculata</i>	Bolivia y Perú	Andes Centrales	1200	1700	1450
<i>Rulyrana susatamai</i>	Colombia	Andes del Norte	900	1650	1275
<i>Sachatamia albomaculata</i>	Costa Rica, Honduras, Panamá, Colombia y Ecuador	Centroamérica, Choco Biogeográfico, y Andes del Norte	50	1500	775
<i>Sachatamia electrops</i>	Colombia	Andes del Norte	980	1630	1305
<i>Sachatamia ilex</i>	Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador	Centroamérica, Choco Biogeográfico, y Andes del Norte	150	800	475
<i>Sachatamia orejuela</i>	Colombia y Ecuador	Andes del Norte	500	1250	875
<i>Sachatamia punctulata</i>	Colombia	Andes del Norte	360	1100	730
<i>Teratohyla adenocheira</i>	Bolivia y Brasil	Amazonas	30	380	205
<i>Teratohyla ameliae</i>	Ecuador y Perú	Amazonas	349	1037	693
<i>Teratohyla midas</i>	Colombia, Ecuador, Perú y Brasil	Escudo Guayanés y Amazonas	190	600	395
<i>Teratohyla pulverata</i>	Nicaragua, Honduras, Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador	Centroamérica y Choco Biogeográfico	2	850	426

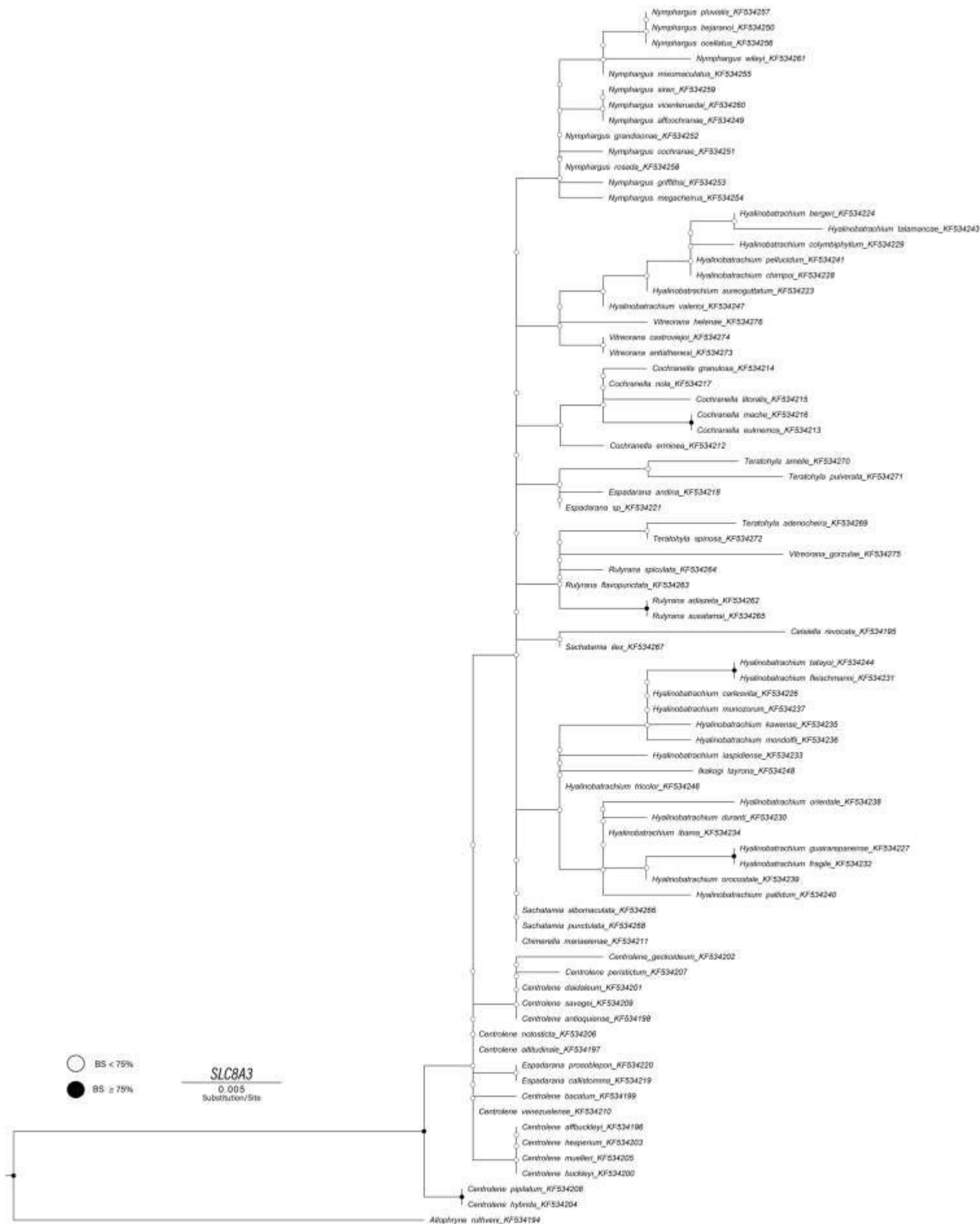
<b>Especie</b>	<b>País</b>	<b>Región Biogeográfica</b>	<b>Altura Min</b>	<b>Altura Max</b>	<b>Media</b>
<i>Teratohyla spinosa</i>	Nicaragua, Honduras, Costa Rica, Colombia y Ecuador	Centroamérica y Choco Biogeográfico	2	800	401
<i>Vitreorana antisthenesi</i>	Venezuela	Cordillera de la Costa	220	1200	710
<i>Vitreorana castroviejoi</i>	Venezuela	Cordillera de la Costa	580	800	690
<i>Vitreorana eurygnatha</i>	Brasil	Bosque Atlántico	50	1750	900
<i>Vitreorana franciscana</i>	Brasil	Bosque Atlántico	850		850
<i>Vitreorana gorzulae</i>	Venezuela y Brasil	Escudo Guyanés	450	1900	1175
<i>Vitreorana helenae</i>	Venezuela y Guyana	Escudo Guyanés	440	990	715
<i>Vitreorana ritae</i>	Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Guyana, Surinam, French Guiana y Brasil	Escudo Guyanés y Amazonas	10	400	205
<i>Vitreorana uranoscopa</i>	Brasil, Argentina y Paraguay	Bosque Atlántico	532	1337	935

**Tabla S2.** Distribución de áreas geográficas y rangos altitudinales para cada una de las especies usadas en este estudio.

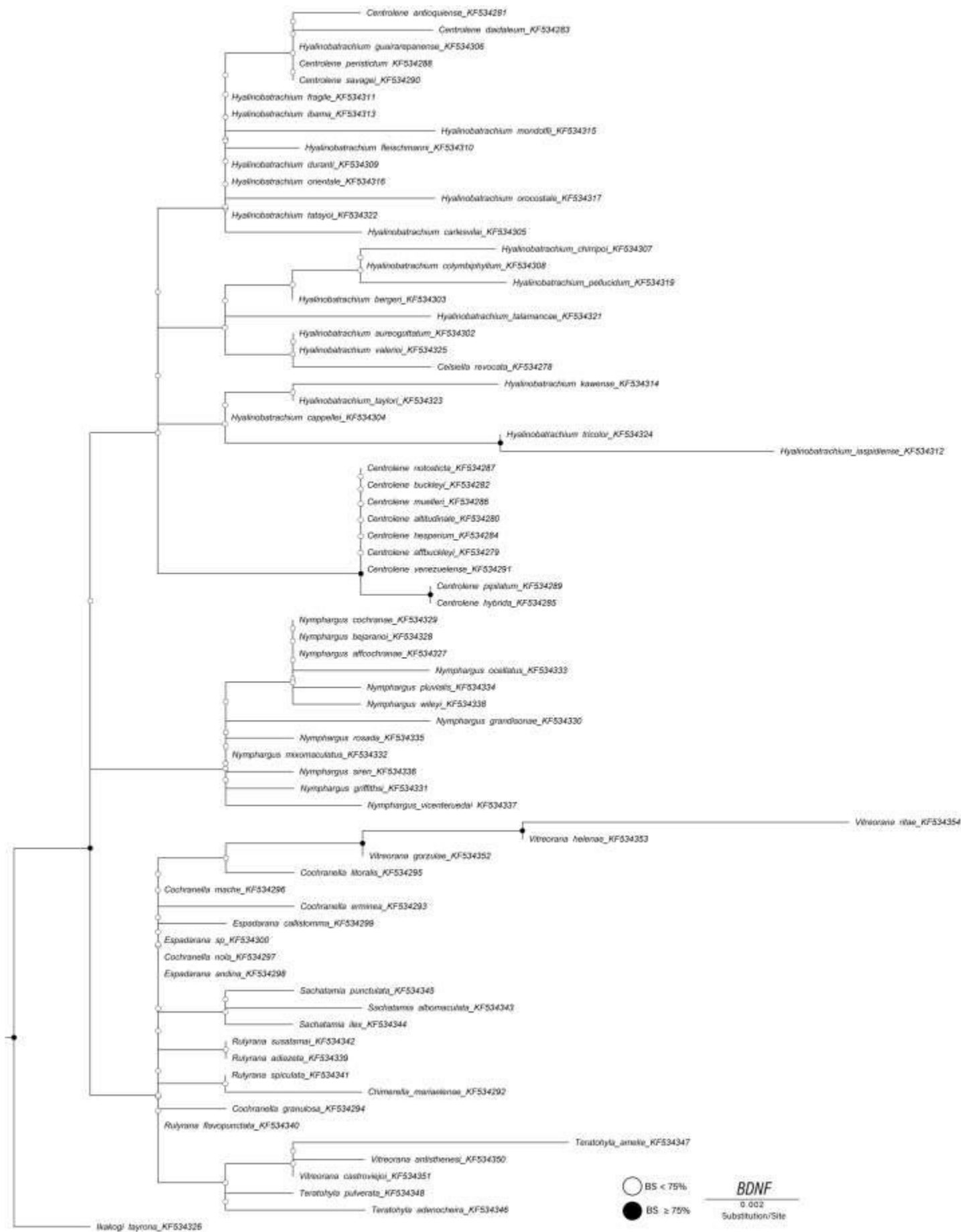
<b>Reconstrucción de Elevaciones Ancestrales</b>					
<b>Modelo</b>	<b>-Lnl</b>	<b>d</b>	<b>e</b>	<b>j</b>	<b>AIC</b>
DEC	-175.5	0.013	0.0011	0	354.9
DEC + J	-111.3	1.0e-12	1.0e-12	0.12	228.7
<b>Reconstrucción de Áreas Ancestrales/Andes</b>					
<b>Modelo</b>	<b>-Lnl</b>	<b>d</b>	<b>e</b>	<b>j</b>	<b>AIC</b>
DEC	-178.4	0.0042	1.0e-12	0	360.8
DEC + J	-165.8	0.0024	1.0e-12	0.014	337.5
<b>Reconstrucción de Áreas Ancestrales/Andes del Norte–Andes Centrales</b>					
<b>Modelo</b>	<b>-Lnl</b>	<b>d</b>	<b>e</b>	<b>j</b>	<b>AIC</b>
DEC	-267.4	0.0054	1.0e-12	0	538.9
DEC + J	-233.5	0.0023	1.0e-12	0.032	473.1

**Tabla S3.** Resultados de la estimación de áreas y elevaciones ancestrales utilizando el modelo Dispersal-Extinction-Cladogenesis (DEC) y DEC + J para las especies de Centrolenidae.

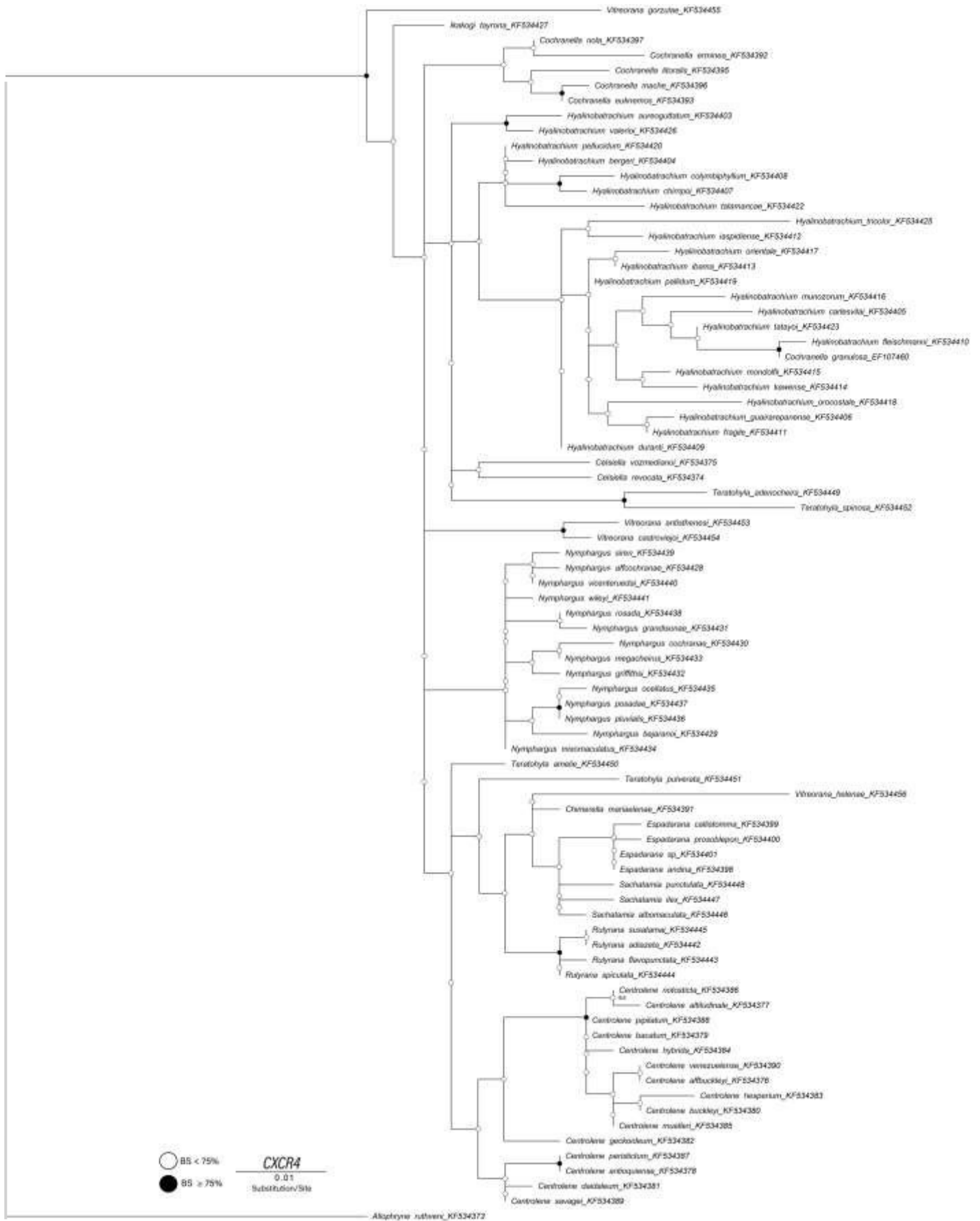




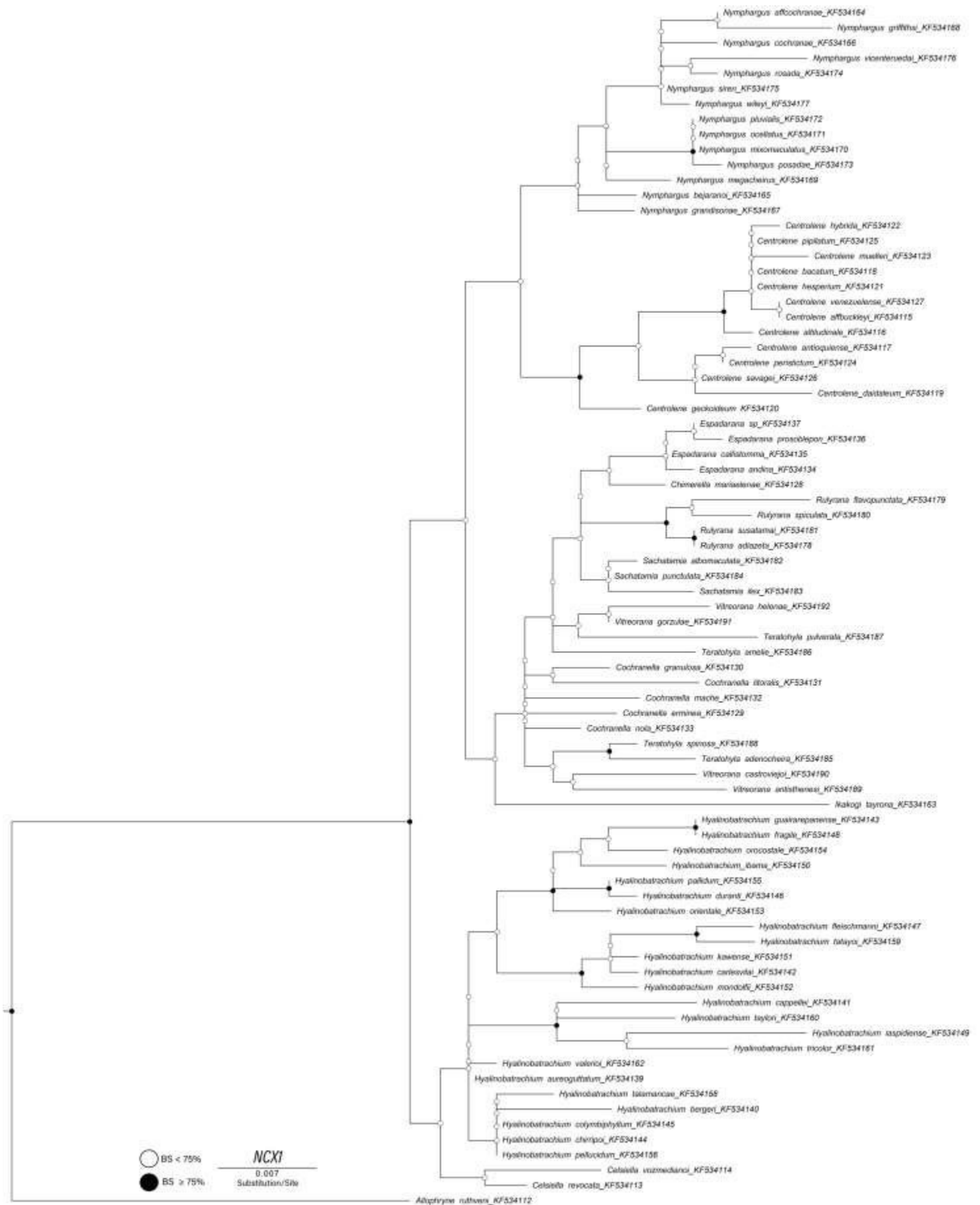
**Figura S2.** Topología de máxima verosimilitud de secuencias SLC8A3 de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophrynidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



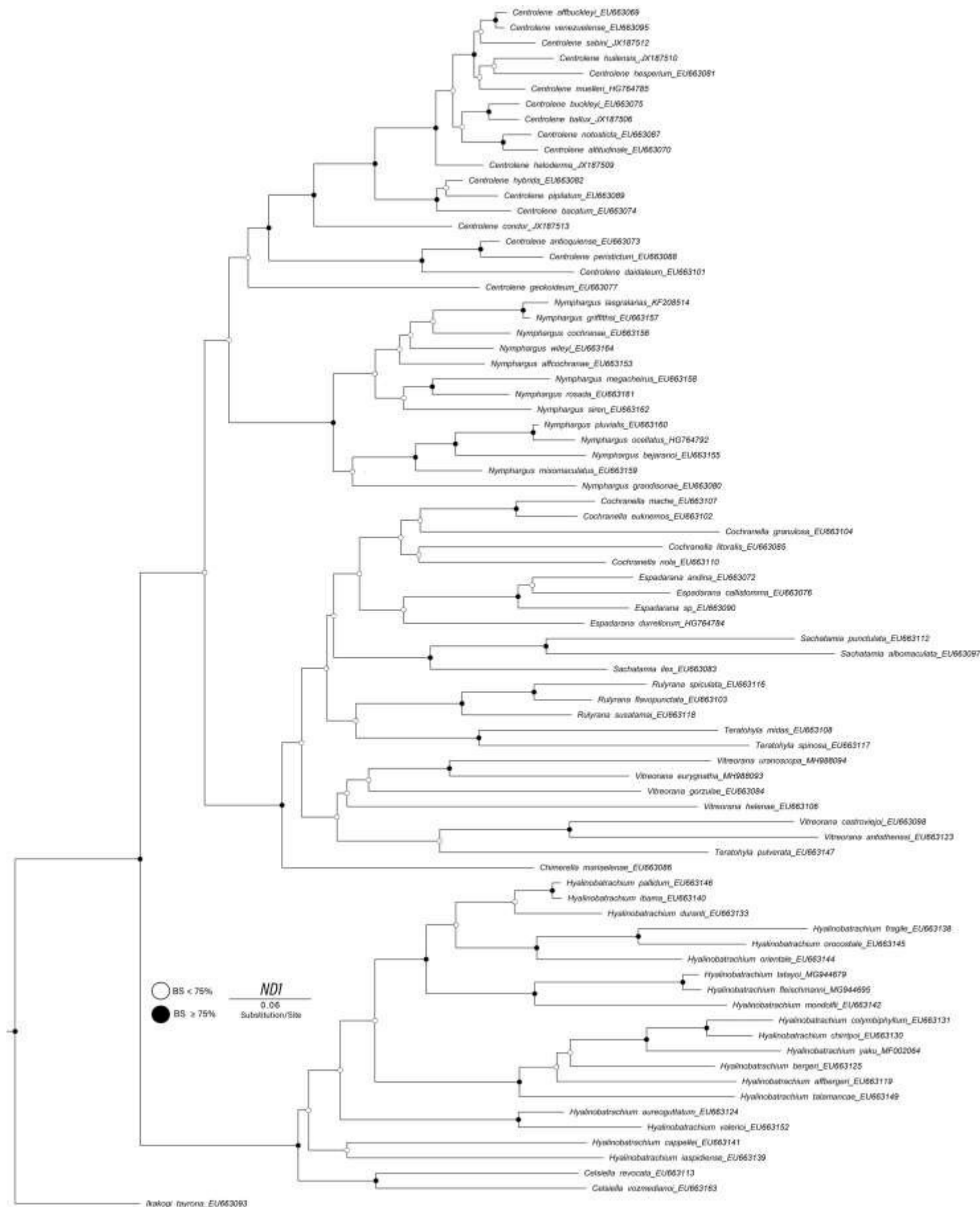
**Figura S3.** Topología de máxima verosimilitud de secuencias BDNF de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophrynidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



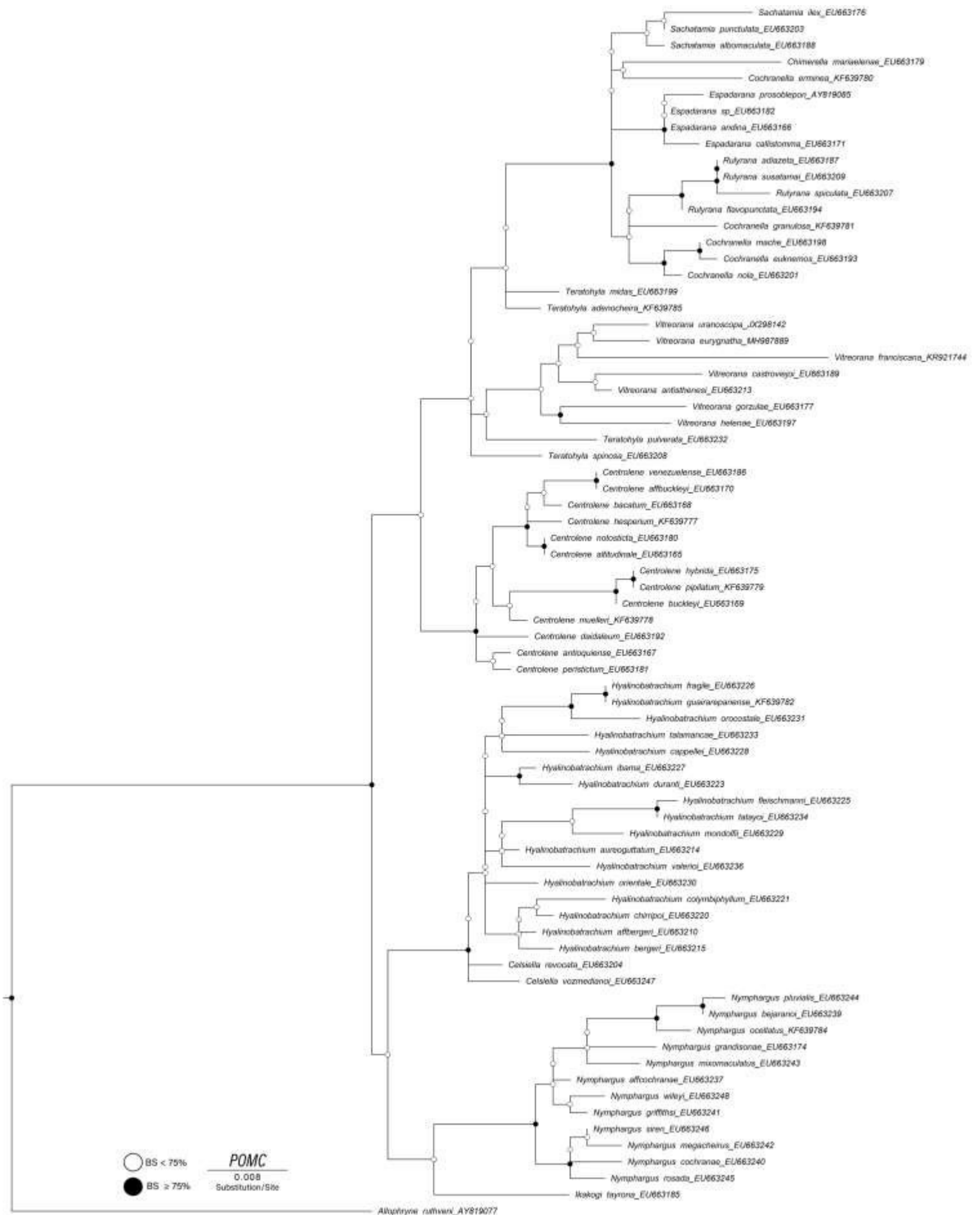
**Figura S4.** Topología de máxima verosimilitud de secuencias CXCR4 de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophryniidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



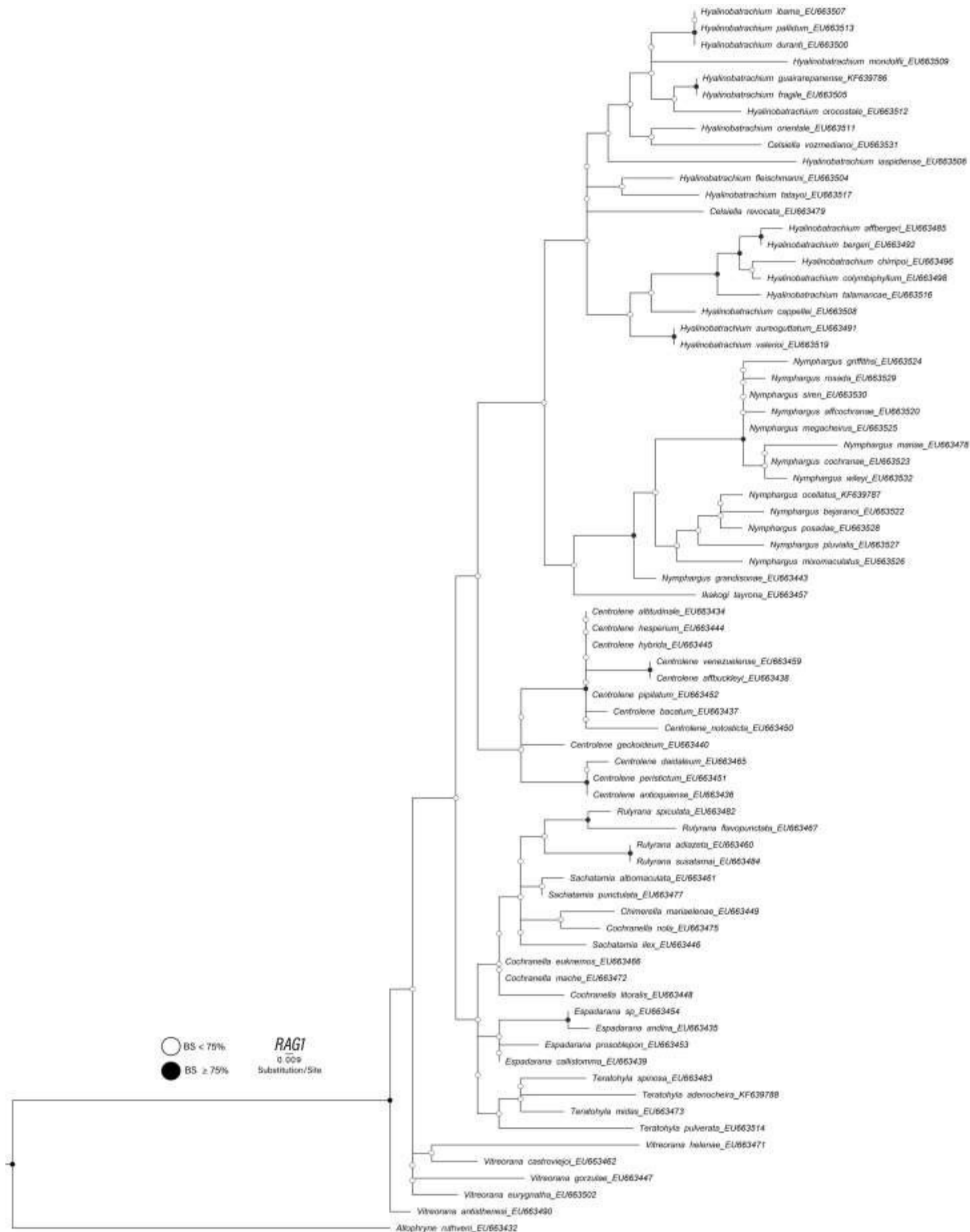
**Figura S5.** Topología de máxima verosimilitud de secuencias NCX1 de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophrynidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



**Figura S6.** Topología de máxima verosimilitud de secuencias ND1 de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophrynidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



**Figura S7.** Topología de máxima verosimilitud de secuencias POMC de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophrynidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



**Figura S8.** Topología de máxima verosimilitud de secuencias RAG1 de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophrynidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



**Figura S9.** Topología de máxima verosimilitud de secuencias CMYC de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophrynidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



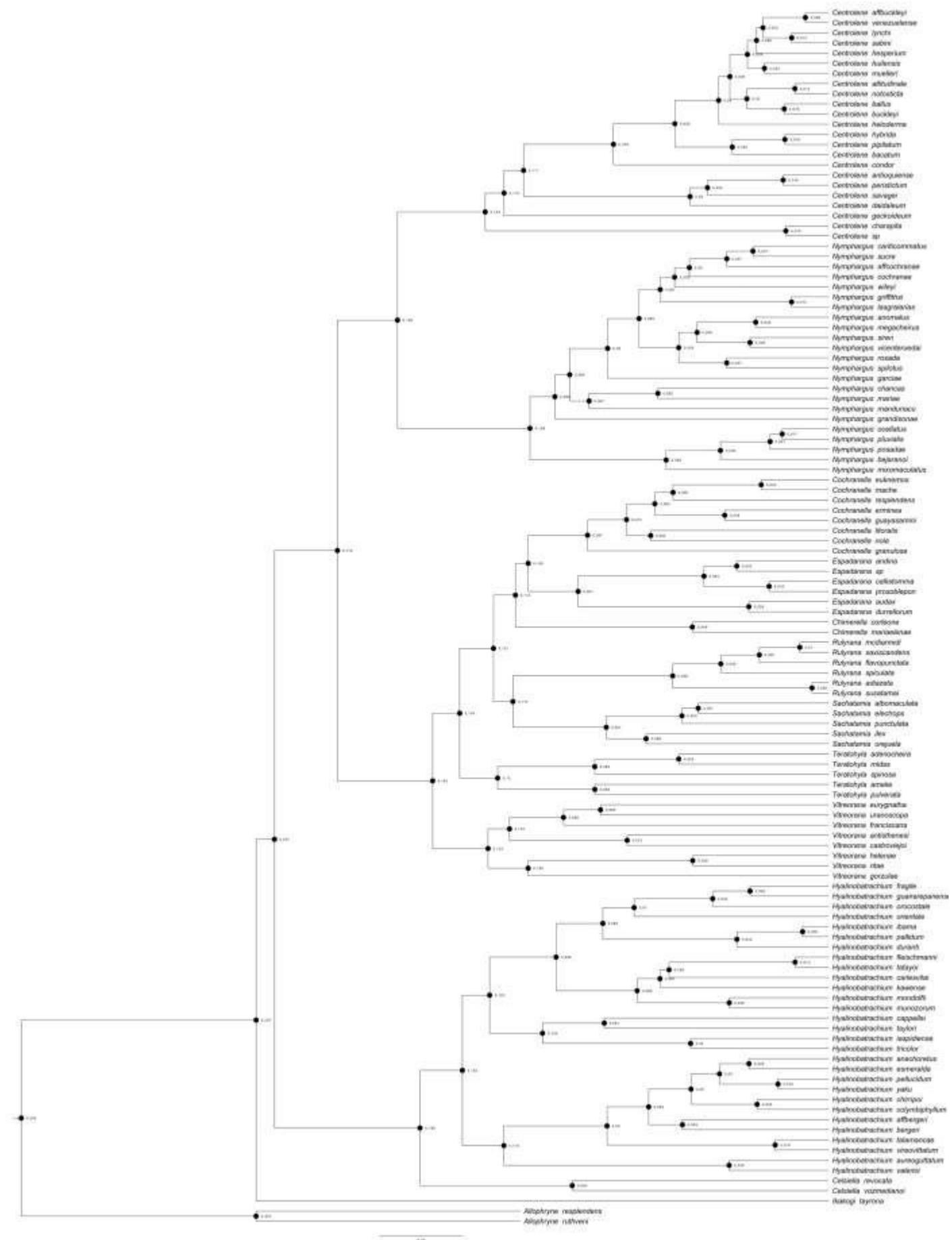
**Figura S10.** Topología de máxima verosimilitud de secuencias 12s de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophryniidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



**Figura S11.** Topología de máxima verosimilitud recuperada del análisis concatenado y particionado por codón/gen de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophrynidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



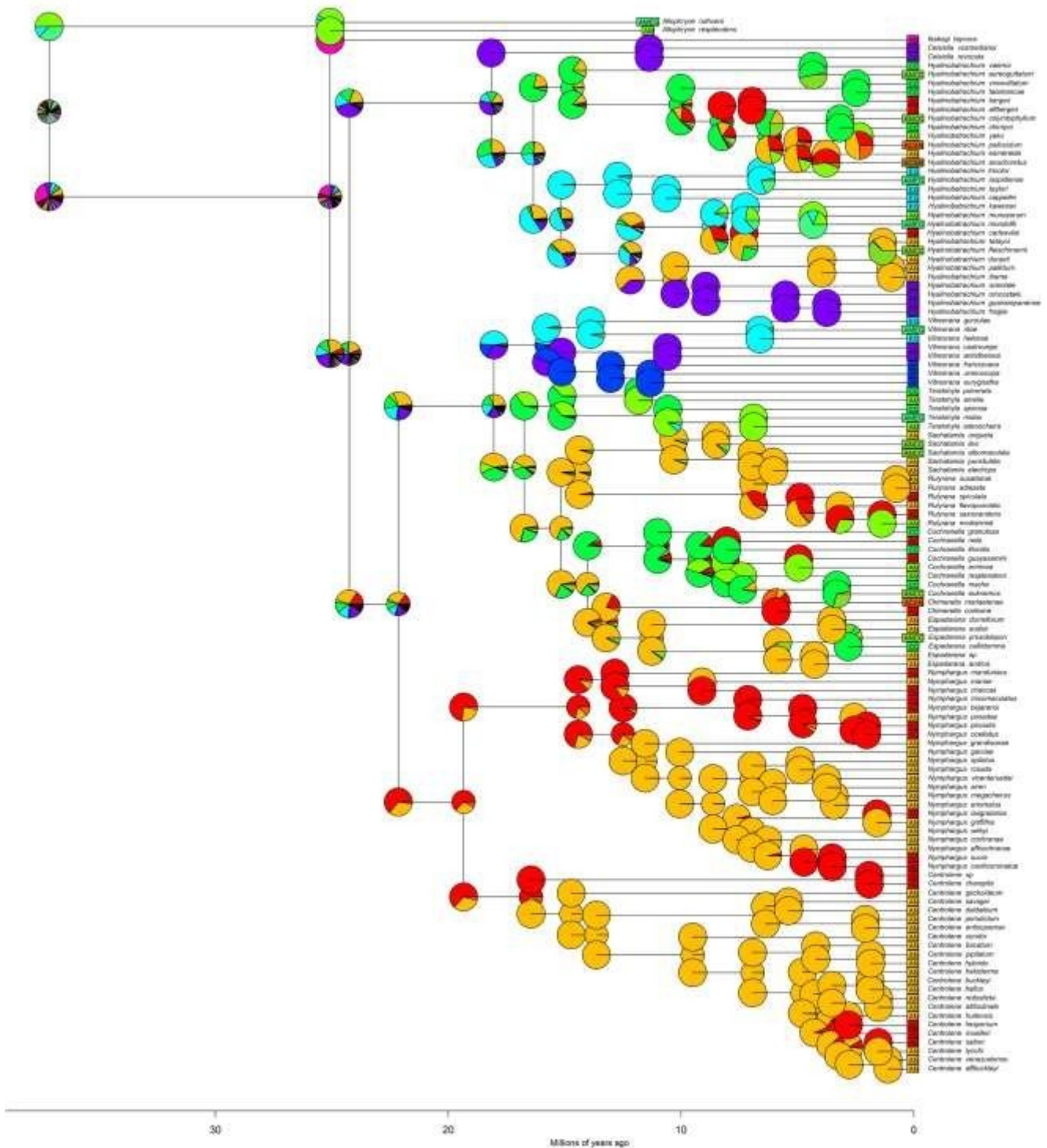
**Figura S12.** Topología de máxima verosimilitud recuperada del análisis concatenado y particionado por gen de especies de Centrolenidae y otras especies de la familia Allophrynidae. Los círculos rellenos en los nodos internos representan valores altos de soporte de bootstrap.



**Figura S13.** Topología calibrada en el tiempo por Inferencia bayesiana usando una calibración molecular con la tasa de sustitución para genes nucleares en anfibios estimada por Crawford (2003).

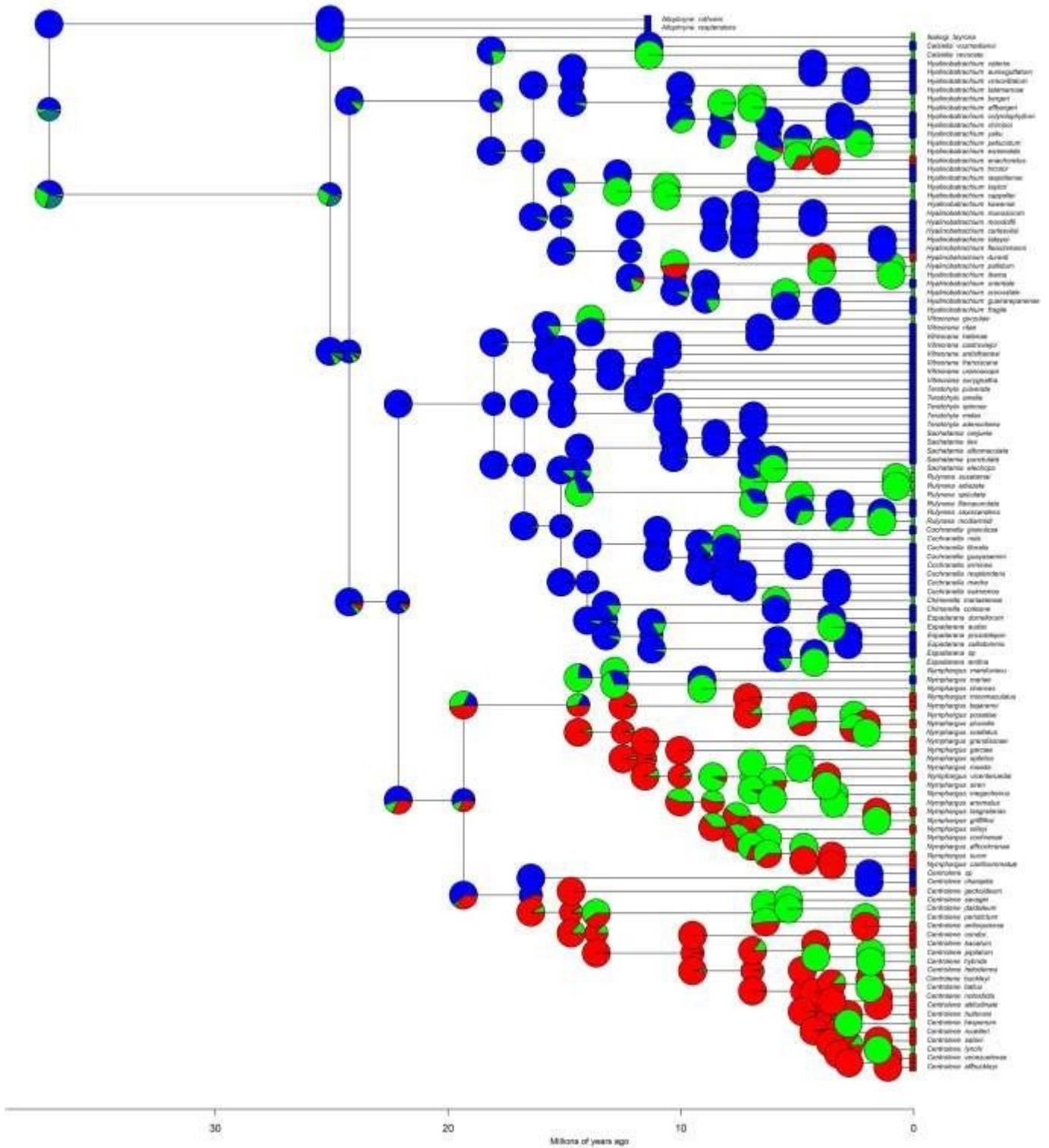


BioGeoBEARS DEC+J on Centrolenidae 2 Andes M0\_unconstrained  
 ancestral: global optm, 3 areas max, d=0.0023; em0, j=0.032; Lrt, n=233.83



**Figura S15.** Reconstrucción de áreas ancestrales de la familia Centrolenidae usando BioGeoBears asumiendo un modelo DEC + J y una codificación geográfica con 8 áreas biogeográficas: (AN) Andes del Norte, (AC) Andes Centrales, (AM) Amazonas, (CC) Centroamérica/Choco Biogeográfico, (AF) Bosque Atlántico, (EG) Escudo Guyanés, (CO) Cordillera de la Costa y (SN) Sierra Nevada de Santa Marta.

BioGeoBEARS DEC+J on Centrolenidae BIA ME\_unconstrained  
 ancestral: global optm, 3 areas max. d=0; w=0; j=0.123; LdL=111.33



**Figura S16.** Reconstrucción de elevaciones ancestrales para la familia Centrolenidae usando BioGeoBEARS asumiendo un modelo DEC + J y una codificación de 3 rangos altitudinales: (B) Tierras Bajas, (I) Tierras Intermedias y (A) Tierras Altas.