

**Los Andes como fuente de especiación, una evidencia con ranas de lluvia
del género *Pristimantis***

Alberto Felipe Duarte Cubides

Tesis de grado para optar al título de Biólogo

**Asesor: Juan Manuel Daza Rojas
PhD, Conservation Biology**

**Medellín
Universidad de Antioquia
Facultad de Ciencias Exactas
Instituto de Biología
2013**

AGRADECIMIENTOS

A mis padres Maria y Rodrigo y hermanos Andres, Michelly y Rene, que con ahínco siempre estuvieron apoyando el proceso de investigación durante toda la carrera. A Nayibe Cala Rosas, quien fue parte fundamental en el trabajo de campo y en la construcción de este manuscrito. A Juan Manuel Daza quien me enseno a escribir y a ver la vida de una manera más objetiva. A Mauricio Rivera, Juan Pablo Hurtado, Carlos Ortiz y Bibiana Cadena quienes evaluaron de manera previa este manuscrito. Al GHA y sus integrantes por brindarme hace 7 años la oportunidad de conocer la herpetofauna de nuestro país como patrimonio único y fundamental. Al proyecto expedición Antioquia y al instituto Alexander Von Humboldt por la financiación del proyecto. A dona Nora y don Carlos, quienes nos brindaron su compañía y hermosa hospitalidad en el municipio de Belmira durante las salidas de campo.

TABLA DE CONTENIDO

Listas especiales	4
Glosario	5
Resumen	6
Introduccion	7
Marco Teórico.....	8
Historia geológica de los Andes.....	8
Historia y composición geológica del norte de la cordillera Central en Colombia	10
Los paramos como ecosistemas aislados: El paramo de Belmira.....	13
Diversificación de anfibios a lo largo de las montañas	13
Modelos de especiación en los Andes.....	14
EL genero <i>Pristimantis</i> como modelo para estudiar especiación	16
Hipótesis	18
Objetivos	18
Objetivos generales	18
Objetivos específicos	18
Materiales y métodos	19
Muestreo Taxonómico	19
Muestreo en campo	19
Técnicas de laboratorio.....	20
Particiones de los datos y escogencia del modelo de sustitución	21
Estimación de los tiempos de divergencia.....	22
Resultados	23
Análisis filogenéticos.....	23
Tiempos de divergencia.....	25
Discusión	31
Posición filogenética de las especies del genero <i>Pristimantis</i> presentes en Belmira.....	31
Origen biogeográfico de las especies del genero <i>Pristimantis</i> en Belmira	33
Falta de muestreo taxonómico y su influencia en la reconstrucciones biogeográficas.....	36
Conclusiones	37
Bibliografía	52

LISTAS ESPECIALES

Figura 1. Superficies de aplanamiento (altiplanos) generadas hace 20-30 Ma. Polígono en la Izquierda donde se encuentra Belmira es conocida como el Altiplano plano Belmira-Sonsón. Polígono Central que incluye Santa Rosa de Osos es conocido como Altiplano Santa Rosa Rionegro. Polígono más al norte es llamado altiplano del Nordeste.

Figura 2. Mapa de 166 especies del genero *Pristimantis* incluidas en este estudio marcadas en color negro. Color rojo corresponde a la localidad de las especies objeto de este estudio, las cuales habitan los bosques de paramo y subparamo en el municipio de Belmira.

Figura 3. Cronograma del género *Pristimantis* utilizando un reloj molecular relajado bajo inferencia Bayesiana, asumiendo un promedio de edad en la raíz de 57 Ma. La escala se encuentra en unidades de millones de años. El árbol a la izquierda ilustra la sección mostrada a la derecha. Los colores del árbol a la izquierda indican el soporte de las ramas (Color rojo: probabilidad posterior del nodo menor a 0.9, color amarillo: probabilidad posterior mayor a 0.9). Soporte de cada nodo en la filogenia se encuentra en la parte superior de cada evento de especiación. Terminales en rojo indican las especies secuenciadas.

Figura 4. A. Rango de distribución de *P. piceus*. **B.** Rango de distribución de *P. permixtus* (verde), rango de distribución de *P. suetus* (rojo). Los poligonos en rojo corresponden a los altiplanos de Belmira-Sonsón, Santa Rosa-Rionegro, y Nordeste.

Figura 5. A. Rango de distribución de *P. brevifrons* (verde) y de *P. dorsopictus* (rojo). **B.** Rango de distribución de *P. maculosus* (azul), rango de distribución de *P. parectatus* (purpura), rango de distribución de *P. brevifrons* (verde). Los polígonos en rojo corresponden a los altiplanos de Belmira-Sonsón, Santa Rosa-Rionegro, y Nordeste.

Tabla 1. Primers utilizados durante la etapa de amplificación y secuenciamiento

Tabla 2. Perfiles térmicos utilizados para tres marcadores (12S, 16S y Tyr)

Tabla 3. Estadísticos de los dos mejores esquemas de partición

Tabla 4. Secuencias de las terminales utilizadas en este estudio. NR: No registra. GB: Secuencia recuperada de la base de datos Genbank. NP: Secuencia no publicada pero si disponible en GenBank. Lat: Latitud. Lon: Longitud.

1 GLOSARIO

- **Pristimantis:** Conocidas como ranas de lluvia, genero de ranas con desarrollo directo, distribuidas desde Centro América hasta el norte de Argentina, caracterizadas por la presencia de colores crípticos en la mayoría de sus especies.
- **Especiación alopátrica:** Tipo de especiación lograda cuando parte de la población de una especie se aísla geográficamente del resto, lo que genera con el tiempo la evolución de características diferentes a la población parental debido a la acumulación de mutaciones y de selección natural.
- **Especiación simpátrica:** No requiere una distancia geográfica para reducir el flujo genético. La simple explotación de un nicho reduce automáticamente este flujo entre esta nueva subpoblación de la población parental y conduce a un aislamiento genético, lo que conlleva al posterior proceso de especiación.
- **Orogénesis:** Formación o rejuvenecimiento de montañas o cordilleras causada por la deformación compresiva de regiones más o menos extensas de litosfera continental.
- **Superficie de aplanamiento:** Figura geográfica utilizada para caracterizar las superficies de tierra afectadas por procesos erosivos, son también llamadas altiplanos.
- **Escarpe erosivo regional:** Corresponden a franjas alargadas y estrechas de relieve abrupto que marcan el límite entre dos altiplanos sucesivos.
- **Conservatismo de nicho:** Característica de las especies de mantener las condiciones ancestrales del nicho, esta condición posiblemente facilita o dificulta el proceso de especiación.

2 RESUMEN

Los Andes son una cadena montañosa que se extiende al occidente del continente con casi 9000 Km de longitud, siendo posiblemente una fuente primaria de la diversidad actual en Sur América. *Pristimantis*, el cual es un grupo de ranas con desarrollo directo es uno de los linajes que está más ampliamente distribuido a lo largo de este accidente geográfico, habitando también gran parte de la escala altitudinal. Con el objetivo de entender los patrones de especiación y comparar la trascendencia de los Andes sobre la diversidad actual del género, este estudio plantea utilizar como metodología análisis filogenético y dataciones palinobotánicas y estratigráficas, para buscar la congruencia entre las edades de orogénesis y los eventos de especiación, en un grupo de 6 especies habitantes del páramo de Belmira en el Norte de la cordillera Central.

Se encontró que solamente en cuatro especies los eventos de especiación coinciden con los rangos estimados de edad en los que el proceso de orogénesis fue más fuerte para el norte de la cordillera Central, sugiriendo que la heterogeneidad de nicho generada en el gradiente altitudinal es una de las principales causas de especiación para estos linajes. Tales eventos son primordiales para el entendimiento de la diversificación, no solo de anfibios sino de otros grupos de la fauna en el ecosistema paramuno y los bosques nublados del norte de la cordillera Central. Sin embargo la falta de muestreo y de otras líneas de evidencia como comportamiento, morfología y ecología para la construcción del árbol filogenético, son unas de las principales dificultades al momento de analizar las relaciones de parentesco y la posterior historia biogeográfica.

3 INTRODUCCIÓN

Las zonas tropicales poseen rangos térmicos mucho más estrechos que las zonas templadas, debido a la relativa uniformidad de sus condiciones locales (Janzen 1967). Como consecuencia, la fauna debió responder a lo largo del tiempo a esta marcada heterogeneidad de rangos térmicos y condiciones en los gradientes altitudinales (Ghalambor et al. 2005). Además, los patrones de especiación pudieron ser modelados por el cambio en condiciones bióticas y abióticas, como consecuencia de la orogénesis andina y de fenómenos recientes como las glaciaciones durante el Pleistoceno.

Pristimantis es un género de ranas ampliamente distribuido en centro América y Sur América (Amphibiaweb 2012, Frost 2011, Lynch 1999), habitando todo el gradiente altitudinal de los Andes, exceptuando las nieves perpetúas. Esta amplia distribución hace de este género un excelente modelo para abordar preguntas en biogeografía y ecología de la especiación. De esta manera tal género puede mostrar a la luz de un arreglo filogenético como pudieron ser los posibles escenarios de especiación de este y otros grupos de fauna, considerando que mediante la construcción de árboles filogenéticos se intenta hipotetizar la historia evolutiva de los grupos de estudio (Navas 2006).

El objetivo de este trabajo busca demostrar la congruencia temporal de algunos eventos de especiación del género *Pristimantis* en el norte de la cordillera Central, con el proceso de orogénesis que sufrió el norte de los Andes hace 7-1.6 Ma (Arias 1995, Flórez 2003), utilizando inferencia filogenética, reloj molecular relajado y datos palinobotánicos y estratigráficos, para hipotetizar los posibles escenarios de los linajes que habitan hoy el Páramo de Belmira y sus alrededores.

4 MARCO TEÓRICO

Inferir los patrones de diversificación en el Neotrópico es uno de los temas más interesantes topics en biología evolutiva, debido a que este provee claves acerca de los procesos que han generado la actual biodiversidad (Daza et al. 2009). Particularmente en los Andes, diferentes hipótesis sobre los patrones de diversificación con grupos como aves, insectos, anfibios y reptiles se han puesto a prueba (Bates y Zink 1994; Doan 2003; Hall 2005; Kwoilton 1993, Lynch 1999). Algunos géneros de aves por ejemplo han revelado que la complejidad geográfica de los Andes funcionó como una “bomba de especies”, dada la heterogeneidad del hábitat generada por los gradientes altitudinales y latitudinales (Fjeldsa 1994). Al tiempo que divergencias en diferentes grupos taxonómicos como aves y reptiles se han logrado debido a la heterogeneidad topográfica y orográfica, producto de modelos de especiación como simpatria o alopatria (Moritz et al. 2000, Rahbek and Graves 2001).

4.1 HISTORIA GEOLÓGICA DE LOS ANDES

Los Andes son una cadena montañosa que se extiende a lo largo de 9000 Km en el occidente de Sur América, alcanzando su parte más ancha de 700 Km en Bolivia (Gregory-Wodzicki 2000). Dos procesos geológicos han sido la causa del levantamiento de cordillera Andina, el primero es la subducción de la placa de Nazca sobre la placa Sur-americana, y el segundo es la actividad volcánica y el consecuente movimiento del líquido magmático (Gregory-Wodzicki 2000). Su formación comenzó hace aproximadamente 40–60 Ma atrás, al inicio del Cenozoico temprano, principalmente durante el Paleoceno. Durante el inicio del Mioceno (c.a 25 Ma) se alcanzaron alturas por encima de los 1000 metros y durante el Plioceno (5.3-1.8 Ma Ma) algunos picos superaban los 2500 metros (Barnes and Ehlers 2009, Hartley 2003).

Los Andes del norte están constituidos principalmente por un corredor magmático de 60 volcanes, extendiéndose desde el sur de Ecuador hasta el Nevado del Ruiz en la cordillera Central de Colombia (Flórez 1995). En Ecuador los Andes se encuentran divididos en dos extensas cordilleras: la cordillera del Occidente y la cordillera del Oriente, que colectivamente forman el callejón andino con alturas que alcanzan los 3500 metros de elevación (Parson 1982).

En Colombia emerge el complejo Andino conocido como nudo de los pastos, donde se originan tres cordilleras (Burgl 1966). Las cordilleras Central y Occidental se orientan hacia el norte del país, mientras que la cordillera Oriental se curva hacia el oriente en un arco de latitud $7^{\circ} 30'$ norte para conformar los Andes venezolanos (Van der Hammen y Cleef 1983). El surgimiento de las tres cadenas montañosas en Colombia es producto de procesos orogénicos distensivos y compresivos de la plataforma continental en el Cretácico tardío (época Maastrichtiense hace 70 Ma), finalizando con la fase más drástica de orogénesis en el Cuaternario. En la actualidad, el levantamiento aún continúa a una tasa mucho más baja (Ingeominas 2001).

La primera cadena montañosa formada en Colombia es la cordillera Central, en ella se destaca la formación Cajamarca al occidente del escudo Guyanés y el sector sur-oriental de la Sierra Nevada de Santa Marta, cuyo origen se remonta al periodo Paleozoico (Flórez 2003). Durante la era Mesozoica tardía se formó la cordillera Occidental y el sector noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Irwing 1971). Finalmente a principios del Paleoceno durante la era Cenozoica (ca 65 Ma) por depósitos del escudo Guyanés y de la cordillera Central se generó un movimiento compresivo con levantamiento leve de la cordillera Oriental, presentándose al mismo tiempo la separación completa del valle de Rio Cauca de la región del Pacífico (Van der Hammen y Cleef 1983). Nuevos movimientos en el Oligoceno superior (ca 35 Ma) tuvieron como consecuencia el aumento en la tasa de levantamiento de la cordillera Oriental, formando algunos de los valles y altiplanos actuales de esta cordillera (Van der Hammen y Cleef 1983).

Finalmente, en el Mioceno tardío (10-5.5 Ma) se presentaron fuerzas compresivas que aceleraron el levantamiento de la montaña, representando el inicio del volcanismo en la cordillera Central y reflejándose en la sedimentación de materiales volcánicos en las depresiones de los ríos Cauca y Magdalena (Flórez 2003). En esta última fase el levantamiento principal de las cordilleras ocurrió hace 7 a 1.6 Ma y ha continuado levemente en el cuaternario hasta el presente.

4.2 HISTORIA Y COMPOSICIÓN GEOLÓGICA DEL NORTE DE LA CORDILLERA CENTRAL EN COLOMBIA

La cordillera Central presenta las más altas elevaciones respecto a las otras dos cordilleras, y se conoce como la prolongación del cinturón volcánico del Ecuador (Flórez 2003). Varios de estos volcanes alcanzan las nieves perpetuas sobre los 4500-4800 metros sobre el nivel del mar. Las cenizas fértiles que se han generado por sus erupciones han producido las laderas escarpadas e inestables en el sur y centro de la Cordillera (Parson 1982).

Hacia el norte de Sonsón la cordillera Central está compuesta de cuarzo-dioritas del Mesozoico, formando el Batolito Antioqueño. La franja que se extiende desde los municipios de Sonsón hasta Belmira es conocida como el Altiplano Belmira-Sonsón, correspondiendo a una longitud de 120 Km de largo y 15 Km de ancho (Arias 1995). Esta figura morfológica es calificada como la formación más antigua del relieve de la zona central de Antioquia, cuyo origen data del Cretáceo medio (68-80 Ma). Sin embargo otros dos altiplanos conforman también parte del territorio antioqueño, uno conocido como el altiplano Santa-Rosa-Rionegro el cual ocupa la parte central de la cordillera Central, comprendiendo una franja desde el municipio del Retiro y del Carmen del Viboral hasta el municipio de Yarumal; y el segundo conocido como altiplano del Nordeste, el cual limita con el río Magdalena y se separa del Altiplano Santa Rosa-Rionegro por un franja conocida como

escarpe regional (frente de erosión) que va desde Yarumal hasta el corregimiento de San Pablo (**Figura 1**).

El levantamiento final del norte de cordillera Central generó tres dominios geomorfológicos que continuaron evolucionando con diferentes formas contrastantes: 1) Los altiplanos localizados por debajo de 2800 metros, 2) Los cañones que alcanzaron su fases más intensas al final del Plioceno y comienzos del Pleistoceno y 3) la zona que hace referencia al páramo de Belmira, en la cual su mayor altura es 3250 metros, y su principal fase de orogénesis se ubica en el Plioceno-Pleistoceno entre los 5.2-1.6 Ma (Arias 1995, Botero 1963).

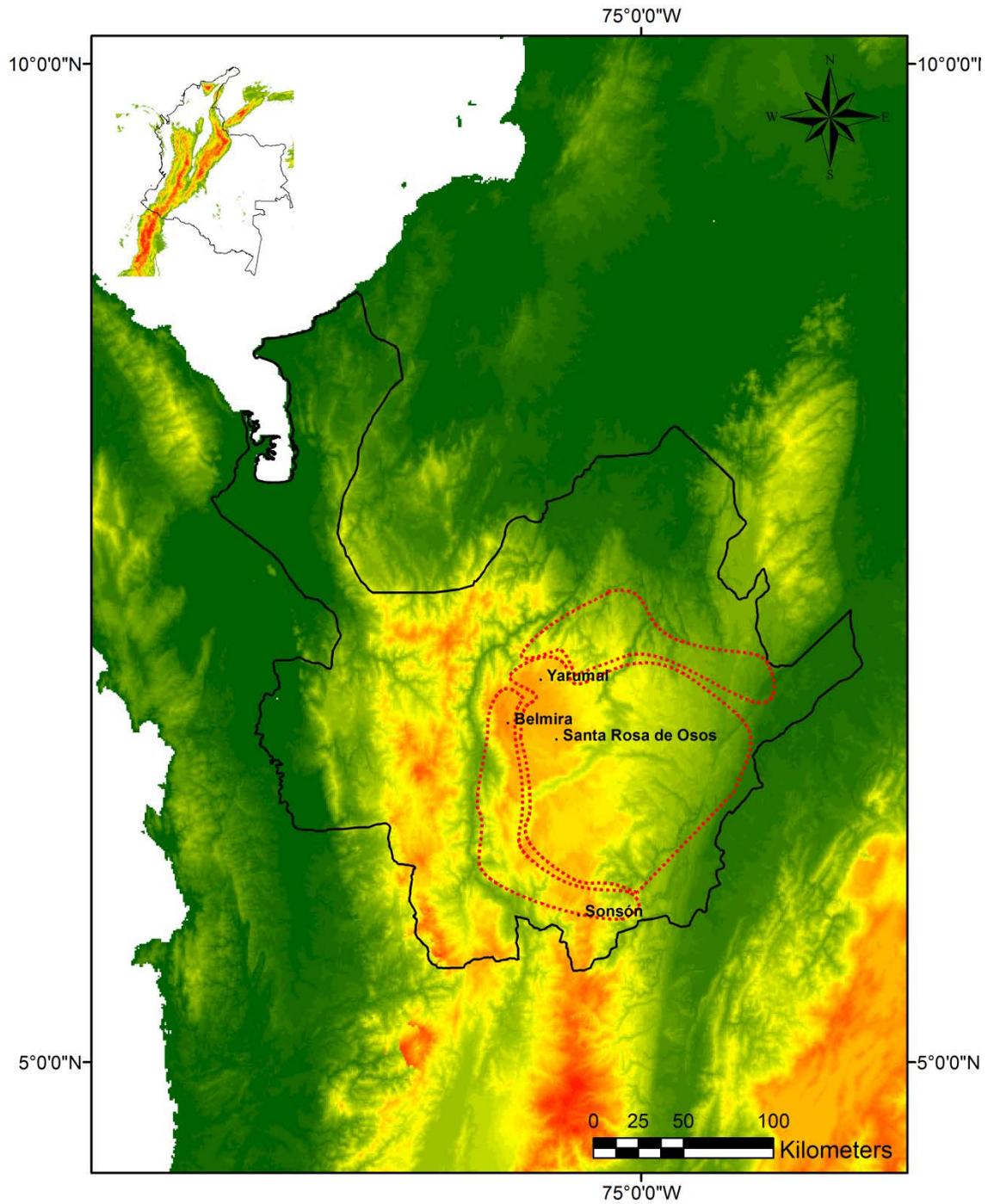


Figura 1. Superficies de aplanamiento (altiplanos) generadas hace 20-30 Ma. Polígono en la Izquierda donde se encuentra Belmira es conocida como el Altiplano plano Belmira-Sonsón. Polígono Central que incluye Santa Rosa de Osos es conocido como Altiplano Santa Rosa Rionegro. Polígono más al norte es llamado altiplano del Nordeste.

4.3 LOS PÁRAMOS COMO ECOSISTEMAS AISLADOS: EL PÁRAMO DE BELMIRA

El ecosistema paramuno comprende extensas regiones únicamente tropicales que están por encima del límite del bosque y por debajo de las nieves perpetuas (Álvarez et al. 2001). Se trata de un sistema cuyas características climáticas especiales generan tipologías florísticas, faunísticas, edafológicas y microclimáticas únicas. (Álvarez et al. 2001), además de ser unos de los principales proveedores del recurso hídrico para las poblaciones que lo rodean (Morales et al. 2007).

El páramo de Belmira y el bosque húmedo que lo rodea comprenden diez municipios. De acuerdo con la temperatura y la precipitación media anual cuatro zonas de vida existen en estos dos ecosistemas: bosque húmedo premontano (bmh-PM), bosque húmedo montano bajo (bh-MB), bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB) y bosque pluvial montano (bp-M) (Sánchez 2005). Los bosques de este complejo están seriamente amenazados por la actividad antrópica, en su afán de ampliar la frontera agrícola y pecuaria, y por la explotación de las pocas maderas valiosas como el roble (Sánchez 2005).

La información acerca de su biodiversidad es precaria y dispersa, ya que solo se cuentan con estudios de inventario especialmente en aves, en algunas zonas del bosque de robledal y el páramo (Morales et al. 2007). En el caso de Maztofauna y Herpetofauna se conocen listados taxonómicos pero no estudios ecológicos (Sánchez 2005), lo que hace fundamental el entendimiento de las relaciones e interacciones de las especies de fauna y flora que se encuentran en estos ecosistemas.

4.4 DIVERSIFICACIÓN DE ANFIBIOS A LO LARGO DE LAS MONTANAS

Lynch (1999) estudiando el género ranas de lluvia conocido como *Eleutherodactylus* (sensu lato), actualmente subdividido en varios géneros entre ellos *Pristimantis*, observó que especies hermanas tienen un patrón de

reemplazamiento en el gradiente altitudinal, sugiriendo que los procesos de especiación posiblemente se dieron en respuesta a los diferentes hábitat disponibles en la montaña. De igual manera el mismo autor plantea que este género presenta un proceso de especiación predominantemente horizontal (especies hermanas relacionadas por el gradiente latitudinal), seguido por un tipo de especiación vertical como consecuencia del levantamiento andino (especies hermanas relacionadas por el gradiente vertical) (Lynch et al.1997).

Patrones similares en donde las altas tasas de diversificación y las especies tempranamente divergentes se ubican en el rango altitudinal intermedio, han sido encontrados en algunos grupos de la familia Hylidae en las montañas centro-Americanas. Posiblemente este patrón ha conducido a procesos de dispersión más recientes desde las elevaciones intermedias hacia las elevaciones bajas y altas (Smith et al. 2006). Eventualmente las altas tasas de diversificación en los organismos de alta montaña pueden ser consecuencia de la fragmentación en los bosques nublados durante los periodos glaciares (Wiens et al. 2005).

Estudios sobre especiación de Salamandras en Centro-América han mostrado que la heterogeneidad de hábitat en la montaña puede ser una de las principales causas de especiación en este grupo (Wiens et al. 2007). Además se ha sugerido que la tolerancia climática de los anfibios los debió restringir a determinados hábitat en el gradiente altitudinal (Wiens et al. 2007).

Es probable que la alta diversidad de linajes evolutivamente independientes de la familia Dendrobatidae en la Amazonia, es consecuencia de varios procesos de migración y especiación de ancestros que habitaron los piedemontes andinos, y que posiblemente estaban restringidos a estos hábitat (Santos *et al.* 2009).

4.5 MODELOS DE ESPECIACIÓN EN LOS ANDES

Dos modelos de especiación pudieron haber originado la fauna en la zona paramuna: un modelo alopátrico y otro simpátrico (Grant 1971). La especiación alopátrica es el modelo más común en la mayoría de animales con reproducción

sexual (Futuyma 1986), dividiéndose en dos categorías. En la primera las poblaciones son divididas por el surgimiento de una barrera geográfica que interrumpe el flujo genético a lo largo del tiempo, diferenciándose en dos linajes evolutivos independientes (Grant 1971), y en la segunda los individuos migran, estableciendo posteriormente una “subpoblación” que en el curso de la evolución modifica su estructura genética (Bush 1975). En el modelo de especiación simpátrico distintas poblaciones de una misma especie ocupan un mismo territorio, y se diversifican debido a la aparición de mecanismos de aislamiento ecológico, etológico, sexual y genético (Futuyma 1986)

Especiación alopátrica, producto del levantamiento de los Andes, ha sido propuesta para grupos de mariposas del género *Ithomiola* (Hall 2005), aves de los géneros *Catharus*, *Henicorhina* y *Leptopogon* (Bates y Zink 1994, Jankowski et al. 2010) y lagartos del género *Proctoporus* (Doan 2003), sugiriendo que la heterogeneidad de hábitats creada por el proceso orogénico es la fuente primaria de diversificación en diferentes grupos de fauna. Sin embargo, la respuesta de las especies depende de sus modos de dispersión y adaptación, haciéndolos más o menos vulnerables a los procesos estocásticos y a los fenómenos ambientales (Jankowski et al.2010).

Se deben tener en cuenta efectos a gran escala del clima, como por ejemplo el último fenómeno glacial de origen Pleistocénico (Van der Hammen y Cleef 1986). Este proceso empezó hace aproximadamente 2.2 Ma con un notable avance de estos glaciares hacia las alturas máximas en los Andes, extendiendo la frontera de paramo recién creada por el proceso de orogénesis (Potts y Behrensmeyer 1992). La región andina y en especial el ecosistema paramuno experimentó variaciones en temperatura y aridez de los suelos, lo que conllevó a efectos pronunciados sobre la diversificación y las distribuciones de la flora y fauna (Koscink et al. 2008). Este fenómeno posibilitó que aquellas regiones que sobrepasaban hoy los 3000 metros estuvieran conectadas y por lo tanto también su biota (Van der Hammen 1974).

4.6 EL GENERO *PRISTIMANTIS* COMO MODELO PARA ESTUDIAR ESPECIACIÓN

Pristimantis es uno de los géneros de anfibios más dominante en Colombia, con más de 200 especies, el 25% del total de la riqueza de especies de ranas del país (Amphibiaweb 2012, García et al. 2012;). Comúnmente conocidas como ranas de lluvia o ranas de hojarasca, son restringidas a bosques húmedos desde las tierras bajas hasta los ecosistemas altoandinos y de páramo (Hedges et al. 2008).

Muchas de las especies de este género se encuentran distribuidas a lo largo de las cuatro de las zonas eco-geográficas de Colombia sensu (Lynch and Duellman 1997): cordillera Central, cordillera Oriental, cordillera Occidental y Sierra Nevada de Santa Marta, siendo las cadenas andinas posiblemente algunos de sus centros de diversificación (Lynch y Suarez-Mayorga 2002). Sin embargo no se conocen con claridad los patrones de especiación en el gradiente latitudinal y altitudinal en las montañas de Colombia.

Debido a que el género está ampliamente distribuido en las tres cordilleras Colombianas, habitando la mayoría de las zonas de vida, este linaje dentro de muchos otros como aves de los géneros *Catharus* o *Leptopogon*, puede ser utilizado como modelo para estudiar preguntas relacionadas con biogeografía, eco-fisiología y ecología de comunidades en los gradientes latitudinales y altitudinales (Navas 2006). Además, el escenario de especiación de este género ha sido evaluado en otros estudios (Hedges, Duellman y Heincike 2007; Pinto et al. 2012), lo que proporciona datos y análisis con los que se puede comparar y proponer nuevas hipótesis acerca de sus procesos de dispersión y extinción.

Considerando que:

- 1) gran parte de los estudios en este género en Colombia son en taxonomía o delimitación de especies utilizando solamente morfología (Lynch y Duellman 1997, Lynch 1999, Lynch y Suárez Mayorga 2002)
- 2) Las dos únicas hipótesis biogeográficas (Hedges, Duellman y Heincike 2008; Pinto et al. 2012) no vinculan un análisis completo de los eventos geológicos que

afectaron la historia evolutiva del género, ni un escenario de dispersión, extinción o vicarianza,

3) la representación del número de secuencias disponibles en Genbank no supera el 50% del total de las especies del género.

Es necesario un estudio en el cual se adicionen y analicen cada una de las secuencias provenientes de las localidades Colombianas en zonas de alta montaña, con el objeto de obtener información primaria acerca de los procesos de radiación y dispersión de anfibios y otras categorías taxonómicas en los Andes Colombianos. Esta información puede brindar herramientas de juicio para delimitar especies y posteriormente planes de protección, manejo y monitoreo en ecosistemas tan importantes como los páramos, los cuales son uno de los pilares para la oferta de servicios ecosistémicos, tales como educación ambiental, producción y manutención de fuentes hídricas.

5 HIPÓTESIS

El proceso de especiación de los linajes del género *Pristimantis* que habitan el Páramo de Belmira y el bosque montano que lo rodea, está relacionado con la orogenia del norte de la cordillera Central, debido a la heterogeneidad de condiciones climáticas y de hábitat generadas durante este proceso en el gradiente altitudinal. Por lo tanto los tiempos de divergencia de estas especies estarán comprendidos entre los 7 Ma a los 1.6 Ma.

6 OBJETIVOS

6.1 OBJETIVOS GENERALES

1. Determinar la relación entre el tiempo de orogénesis del norte de la cordillera Central y la diversificación temporal de las especies del género *Pristimantis* que allí habitan.

6.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Establecer la composición de especies del género *Pristimantis* presentes en el páramo de Belmira.
2. Determinar las relaciones filogenéticas de las especies del género *Pristimantis* en el páramo de Belmira.
3. Comparar los tiempos de divergencia de las especies del género *Pristimantis* que habitan el páramo con las dataciones de los tiempos de surgimiento de la orogenia.

7 MATERIALES Y MÉTODOS

7.1 MUESTREO TAXONÓMICO

Se utilizó la taxonomía propuesta por Hedges, Duellman y Heinicke (2008). Se obtuvieron secuencias de cuatro marcadores (16S, 12S, Tyr y COI) correspondientes a 166 especies (**Tabla 4**; Error! No se encuentra el origen de la referencia.), con fuente Genbank (García *et al.* 2012; Heinicke, Duellman y Hedges 2007; Hedges, Duellman y Heinicke 2008; Pinto *et al.* 2011), de dos estudios previos no publicados y de trabajo en laboratorio (17 nuevas secuencias correspondientes a 6 especies). Se corroboró la identidad taxonómica con el número de voucher registrado en las bases de datos de diferentes museos nacionales e internacionales. Se utilizaron varios grupos externos como *Lynchius flavomaculatus*, *L. Nebulastes*, *Oreobates ibischi*, *O. Saxatalis*, *Phrynopus bracki* y *P. bufoides*. Además se empleó *Craugastor fitzingeri* y *C. longirostris* (Craugastoridae). Finalmente el árbol fue enraizado con *Agalychnis callydrias* y *Litoria Caerulea* (Hylidae).

7.2 MUESTREO EN CAMPO

Adicional a las secuencias obtenidas de Genbank, se realizaron tres muestreos entre Septiembre de 2011 y Agosto de 2012 en tres localidades cerca y dentro de la jurisdicción del páramo de Belmira, incluyendo la zona de vida Bosque muy húmedo montado bajo (bmh-MB): 1. Vereda el Congo, sector las Lagunas del Congo, 2. Vereda Rio arriba, Cabaña de Corantioquia, 3. Vereda rio Arriba, Cabaña del Cabildo (Sitio el morro y paramo de las Gallinas). Algunos tejidos fueron adquiridos de la colección de tejidos del Museo de Herpetología de la

Universidad de Antioquia (MHUA) registro Humboldt 080 (Ver ¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.). Las muestras colectadas en campo fueron almacenadas en alcohol al 99%, extrayendo principalmente tejido del hígado y del musculo. Los voucher fueron sacrificados con Xilocaina al 2%, fijados en formalina al 10%, y almacenados en etanol al 70% en la colección herpetológica del MHUA.

7.3 TÉCNICAS DE LABORATORIO

Se secuenciaron fragmentos de los genes mitocondriales 12S y 16S, y del gen mitocondrial Tyrosinasa (Tyr). Se escogieron dos marcadores mitocondriales por su rápida tasa de evolución que facilita la resolución filogenética en divergencias más recientes (Guayasamin et al. 2008). Además el marcador nuclear Tyr con tasas de sustitución más bajas puede ser de gran utilidad para resolver divergencias más profundas, iluminando las relaciones de los clados más antiguos (Guayasamin et al. 2008).

El DNA genómico fue extraído de los tejidos almacenados en etanol al 99% con el kit de extracción DNeasy (Quiagen inc). Los primers y los protocolos de la reacción en polimerasa (PCR) son descritos en la **Tabla 1** y en la **Tabla 2**. Los productos de la PCR fueron observados en gel de agarosa al 1% de concentración, luego se prepararon 50 y 30 μ L para secuenciar y enviar a Korea (Macrogen inc), en donde se realizó el proceso de purificación y secuenciación (Secuenciador ABI Prism 3100).

Tabla 1. Primers utilizados durante la etapa de amplificación y secuenciamiento

Marcador	Nombre	Dirección	Secuencia
Mitocondrial 16S	16Sar-L	Forward	CGCCTGTTTATCAAAAACAT
	16Sbr-H	Reverse	CCGGTCTGAACCTCAGATCACGT
Mitocondrial 12S	L4E	Forward	TACACATGCAAGTYTCCGC
	H10	Reverse	CACYTTCCRGTRCRYTTACCRTGTTACGACTT
Nuclear Tyr	Tyr1G	Forward	GGCAGAGGAWCRTGCCAAGATGT
	Tyr1C	Reverse	TGCTGGGCRTCTCTCCARTCCCA

Tabla 2. Perfiles térmicos utilizados para tres marcadores (12S, 16S y Tyr)

Marcador	T denaturation	T annealing	T extension	Final extension
16S-12S	1. 94 °C (5 min)	3. 50 °C (0.5 min)	4. 72 °C (1 min)	6. 72 °C (10 min)
	2. 94 °C (0.5 min)		5. 32 ciclos desde el paso 2	
Tyr	1. 96 °C (6 min)	3. 60 °C (0.5 min)	4. 72 °C (1 min)	6. 72 °C (10 min)
	2. 92 °C (0.33 min)		5. 38 ciclos desde el paso 2 y agrega 1 s por ciclo.	

El cromatogramas fueron editados en Bioedit versión 5.09 (Hall 2001). Las secuencias fueron alineadas utilizando homología dinámica con el software Poy versión 4 (Wheeler *et al.* 2005), debido a que el método intenta mejorar la hipótesis filogenética desde homologías provisionales que son optimizadas para cada cladograma individualmente, y no a priori y universalmente como en el alineamiento múltiple que utiliza homologías estáticas (Morgan y Kelchner 2010, Wheeler *et al.* 2005; Wheeler 2001). Finalmente los alineamientos fueron editados manualmente para eliminar las regiones altamente variables con el software Gendoc (Nicholas *et al.* 1997).

7.4 PARTICIONES DE LOS DATOS Y ESCOGENCIA DEL MODELO DE SUSTITUCIÓN

Debido a que los marcadores usados son de diferente naturaleza, siendo de tipo ribosomal de estructura secundaria (16S y 12S), nuclear (Tyr) y mitocondrial codificante de proteína (COI), se utilizaron los datos particionados para mejorar la inferencia filogenética (Guayasamin *et al.* 2008, Pinto *et al.* 2012). Para evaluar los diferentes esquemas de partición se emplearon tres tipos de estadísticos, Factor de Bayes, BIC (Schwarz 1978), el criterio de Akaike, AIC, y el corregido AICc.

Los mismos estadísticos fueron utilizados para encontrar los mejores modelos que se ajusten a cada partición. El software utilizado para realizar los análisis fue Partitionfinder versión 1.0.1 (Lanfear *et al.* 2012).

7.5 ESTIMACION DE LOS TIEMPOS DE DIVERGENCIA

Para inferir los tiempos de divergencia se utilizó la metodología del reloj molecular relajado basado en inferencia Bayesiana. Este método permite la variación de tasas entre las ramas, eliminando la suposición que todos los linajes tengan la misma tasa evolutiva y por lo tanto que todos han sido afectados de igual forma por diferentes procesos (Drummond, Phillips y Rambaut 2006). Se implementó una distribución Log-normal para el prior que representa las tasas de reloj relajado. Adicionalmente se empleó el modelo de Yule que se ajusta mejor a los análisis de los datos a nivel de especie y no de poblaciones (Nee, May y Harvey 1994).

La calibración del reloj molecular se realizó tomando como referencia la edad del nodo que representa el ancestro común entre Terrarana y la familia Hylidae (Heinicke, Duellman y Hedges 2007), que corresponde a 57 Ma con una desviación estándar (SD) de 9 Ma. Una segunda calibración fue realizada en el punto donde diverge el género *Craugastor* y el superorden Terrarana, con un intervalo de tiempo de 42 Ma y una desviación estándar de 7 Ma (Heinicke, Duellman y Hedges 2007). Las dos calibraciones fueron realizadas utilizando distribución normal.

Se realizó una corrida de 30 millones de generaciones y otra de 10 millones, aplicando un burn-in de 5.5 millones de generaciones. Los árboles y parámetros asociados fueron muestreados cada 1000 generaciones. La convergencia entre corridas y el mixing fueron evaluados utilizando el software Tracer (Rambaut y Drummond 2004), los árboles fueron compilados en Treeannotator (Drummond et al. 2006) y finalmente fueron editados en Figtree y Adobe Illustrator.

8 RESULTADOS

8.1 ANALISIS FILOGENETICOS

En total se obtuvieron de las bases de datos (Genbank), y de trabajo en campo y laboratorio, 231 terminales, representando 166 especies, de las cuales 17 son secuencias nuevas (**Figura 2.**). La identificación taxonómica de doce especies no coincidió con lo registrado en las bases de datos de los museos. La longitud total de alineamiento fue 3307 pb, y las longitudes para cada gen fueron: 12S (851 pb), 16S (1320 pb), COI (611 pb), Tyr (525 pb). El mejor esquema de partición fue escogido en forma de seis particiones, aplicando los modelos K80 + G, K80 + I + G, TrN + G, TrN + I + G, TrNef + I + G, GTR + I + G (**Tabla 3**)

Tabla 3. Estadísticos de los dos mejores esquemas de partición

Parámetros	Particiones	lnL	AIC	AICc	BIC
498	12S - 16S, COI codon1 COI codon2, COI codon3 Tyr codon1- Tyr codon2, Tyr_codon3	-86623.2	174242.4	174419.2	177282.5
504	12S - COI codon1, 16S COI codon2, COI_codon3 Tyr_codon1 - Tyr_codon2 Tyr_codon3	-86661.39	174330.8	174512.2	177407.5

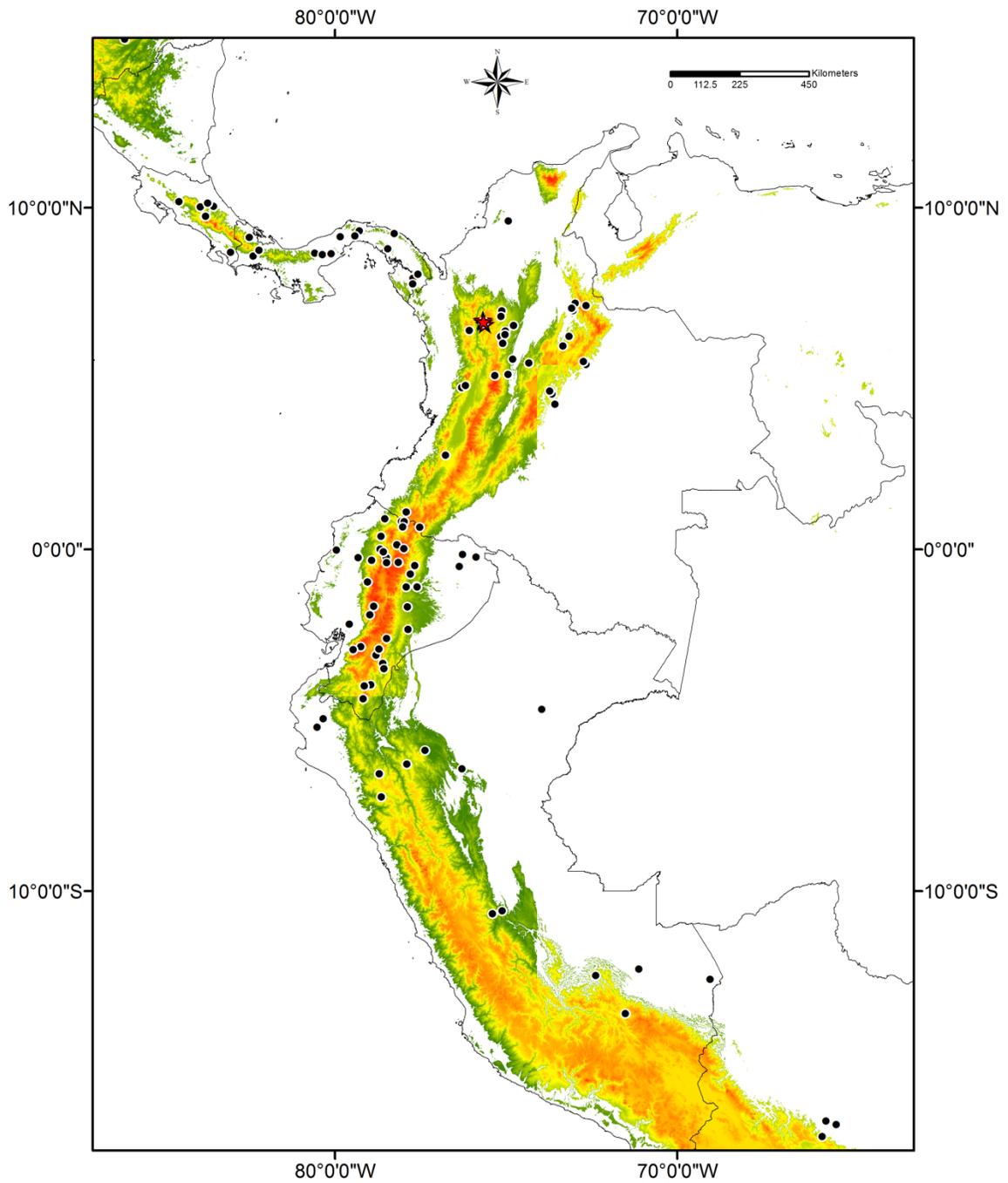


Figura 2. Mapa de 166 especies del genero *Pristimantis* incluidas en este estudio marcadas en color negro. Color rojo corresponde a la localidad de las especies objeto de este estudio, las cuales habitan los bosques de paramo y subparamo en el municipio de Belmira.

Se observó congruencia del cronograma obtenido mediante análisis bayesiano y el método de relojes moleculares relajados con el cronograma obtenido por Pinto et al. (2012). En el árbol solamente se recuperó parte del grupo morfológico *P. rubicundus sensu* Hedges, Duellman y Heinicke (2008), conformado por: *P. actites*, *P. crenunguis*, *P. labiosus*, *P. lanthanites*, *P. orpacobates* y *P. w-nigrum* con soporte de ramas menor a 0.9. Grupos morfológicos bien representados en el muestreo molecular como *P. taeniatus sensu* Lynch y Ardila (1999) no se recuperan en este cronograma (**Figura 3**). Una de las principales cambios en relación a los dos últimos estudios (Pinto et al. 2012, Pyron y Wiens 2011) es que los integrantes del género *Yunganastes* se ubican por fuera del grupo conformado por el género de estudio y sus tres géneros más cercanamente emparentados (*Lynchius*, *Oreobates* y *Phrynopus*).

8.2 TIEMPOS DE DIVERGENCIA

La edad estimada de divergencia del género *Pristimantis* con los tres géneros más cercanamente emparentados (*Lynchius*, *Oreobates* y *Phrynopus*), fue de 31 Ma en el Oligoceno temprano (CI_{95%} = 41-21 Ma). El tiempo en que las especies más tempranamente divergentes empezaron a radiar fue calculado en 25 Ma (CI_{95%} = 32-18 Ma), sugiriendo que la diversificación del género es mucho más temprana que la estimada en los estudios anteriores (Heinicke, Duellman y Hedges 2007; Pinto 2012)

P. piceus fue ubicado dentro del grupo *P. rubicundus sensu* Hedges, Heinicke y Duellman (2008). El soporte del nodo que incluye esta especie dentro del grupo no es robusto, se presume que su posición filogenética no está bien definida hasta que se agreguen más terminales que muestren ser más emparentadas. La edad de divergencia estimada para esta especie es aproximadamente de 20.5 Ma, mucho antes que la fase de orogénesis principal de las tres cordilleras colombianas iniciara hace 7-5 Ma.

P. permixtus (representado por las terminales *P. permixtus*, *P. permixtus* 2, *P. permixtus* 4) no se ubicó al interior de ningún grupo morfológico, raramente en el cronograma obtenido su especie hermana resultó ser *P. suetus*, relación soportada con una probabilidad posterior mayor a 0.9. La edad de divergencia aproximada entre estas dos especies es de 9.3 Ma, mucho antes que el norte de la cordillera Central sobrepasara alturas por encima de los 2000 m (Arias 1995).

P. dorsopictus especie representada por solo una terminal y cercanamente emparentada con *P. myops* cuya relación fue soportada con una probabilidad posterior mayor a 0.9, se ubicó en el cronograma cerca a otras especies que morfológicamente son similares y que habitan rangos altitudinales que se sobrelapan (e.g *P. brevifrons*). La edad de divergencia aproximada de *P. dorsopictus* y *P. brevifrons* es de 5.2 Ma, coincidiendo con el levantamiento final del altiplano Sonsón-Belmira que se dio hace 5.2-1.6 Ma (Botero 1995).

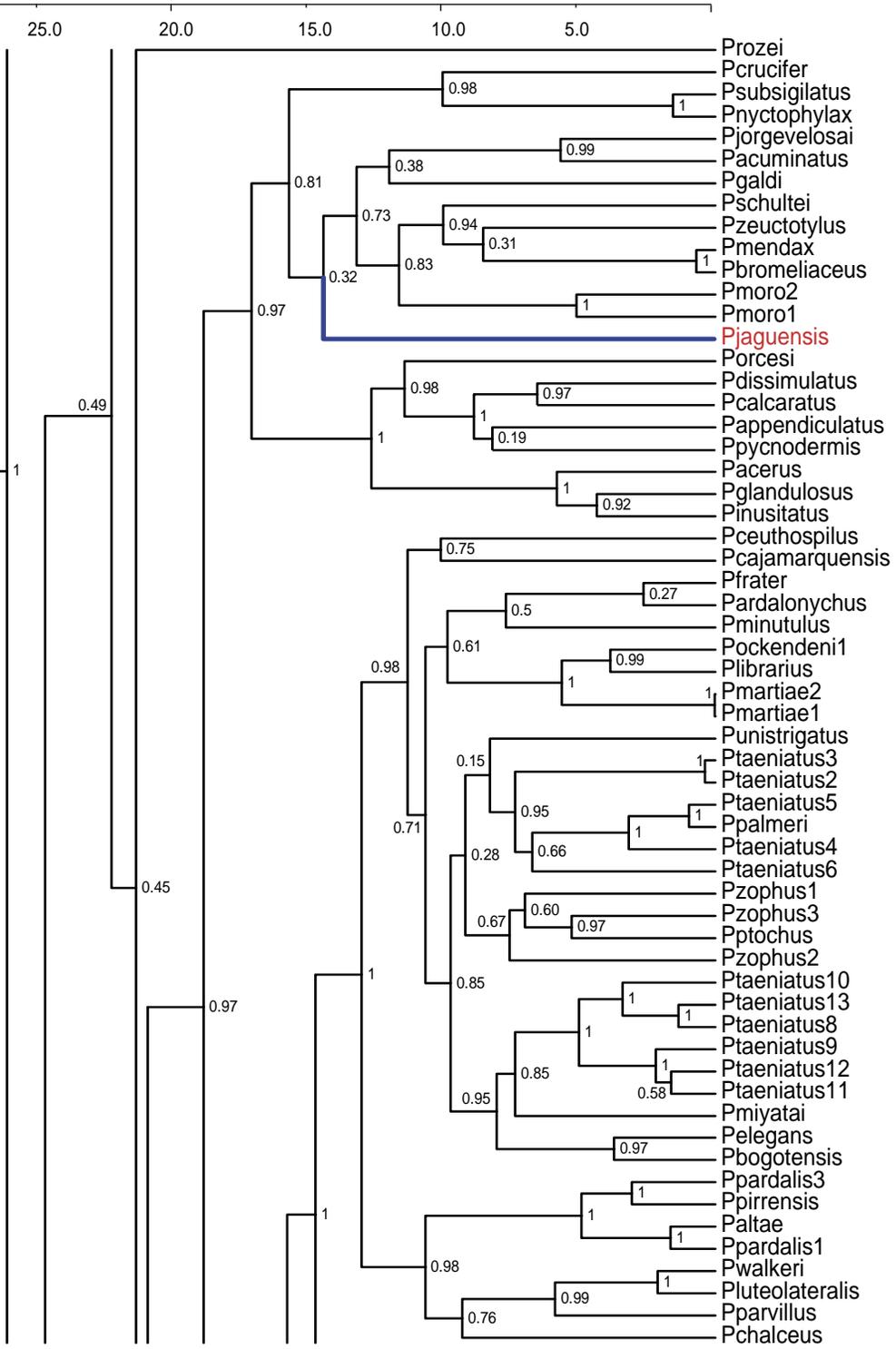
El grupo de especies conformado por *P. affmaculosus*, *P. uranobates*¹ y *P. parectatus* se estableció como grupo hermano de otras dos terminales (*P. uranobates* y *P. permixtus*), relación soportada con una probabilidad posterior mayor a 0.9. La edad de divergencia de estas tres especies es de 4.8 Ma, sugiriendo como en el caso de *P. dorsopictus* que el surgimiento final del norte de la cordillera Central pudo haber hecho que estos tres linajes divergieran.

50

60.0 55.0 50.0 45.0 40.0 35.0 30.0 25.0 20.0 15.0 10.0 5.0

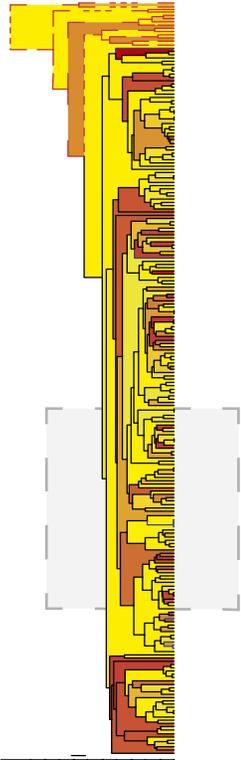


8.28

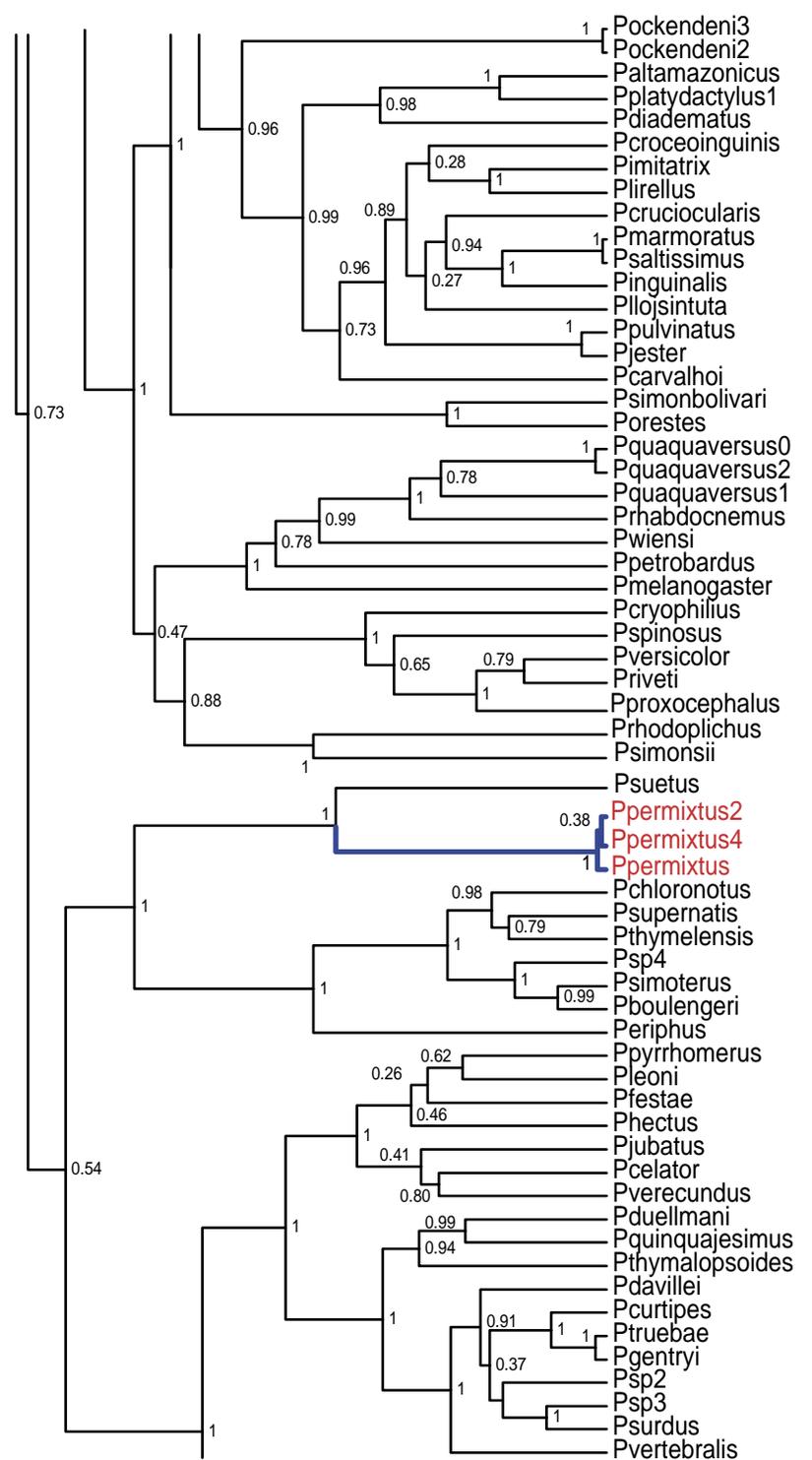


60.0 55.0 50.0 45.0 40.0 35.0 30.0 25.0 20.0 15.0 10.0 5.0

50



8.29



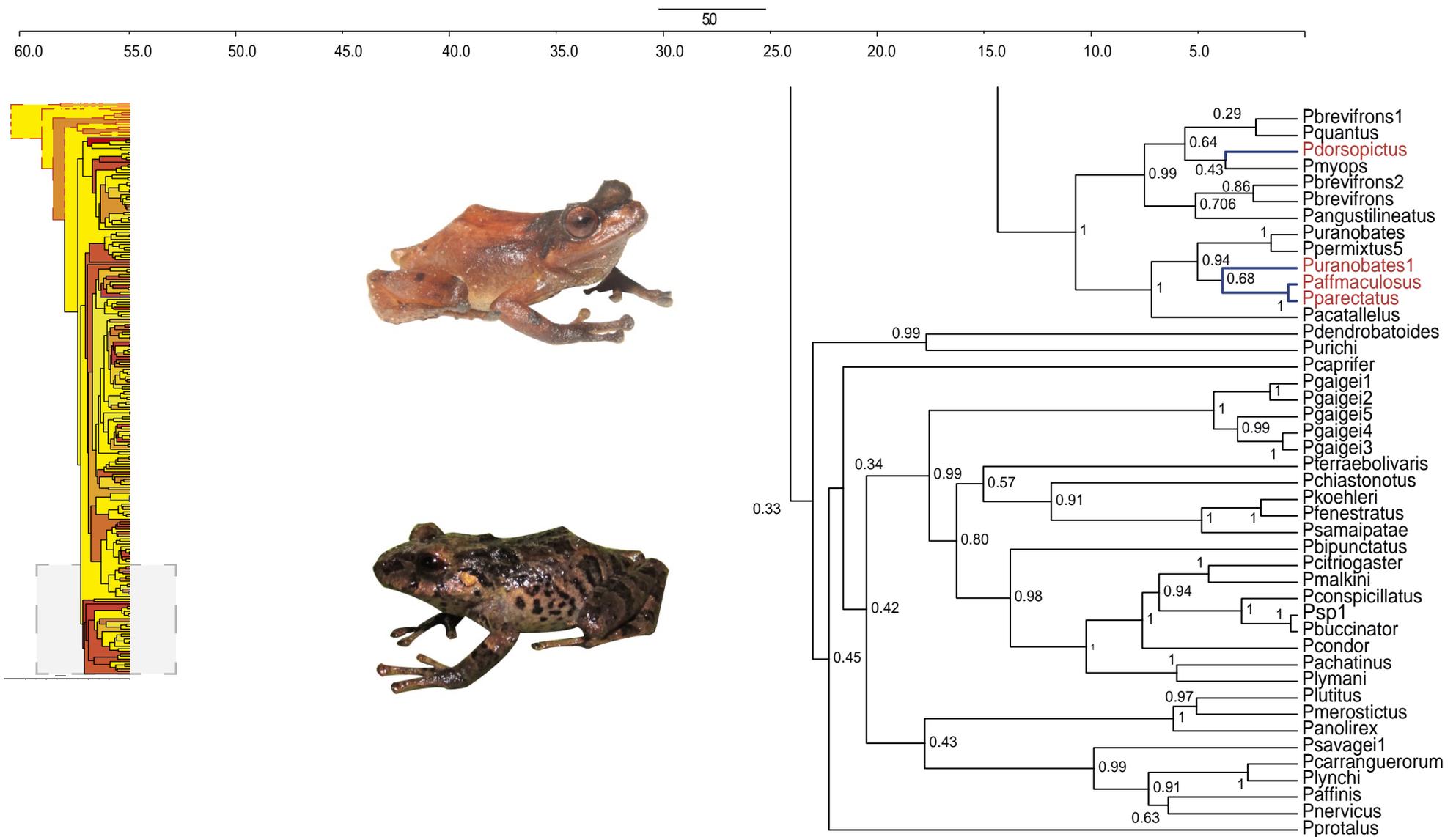


Figura 3. Cronograma del género *Pristimantis* utilizando un reloj molecular relajado bajo inferencia Bayesiana, asumiendo un promedio de edad en la raíz de 57 Ma. La escala se encuentra en unidades de millones de años. El árbol a la izquierda ilustra la sección mostrada a la derecha. Los colores del árbol a la izquierda indican el soporte de las ramas (Color rojo: probabilidad posterior del nodo menor a 0.9, color amarillo: probabilidad posterior mayor a 0.9). Soporte de cada nodo en la filogenia se encuentra en la parte superior de cada evento de especiación. Terminales en rojo indican las especies secuenciadas.

9 DISCUSIÓN

9.1 POSICIÓN FILOGENÉTICA DE LAS ESPECIES DEL GENERO *PRISTIMANTIS* PRESENTES EN BELMIRA

De acuerdo con los resultados obtenidos, cuatro casos se plantean en la hipótesis filogenética obtenida para las especies de Belmira : 1) La posición de *P. piceus*, 2) la posición de *P. permixtus*, *P. permixtus* 2 y *P. permixtus* 4, 3) la posición de *P. dorsopictus*, y 4) La posición de *P. uranobates* 1, *P. aff. maculosus* y *P. parectatus*.

P. piceus es una especie de la cual se sabe poco sobre su historia natural y evolutiva y solo se conocen estudios de sus vocalizaciones (Bernal et al. 2004) y Cadavid et al. 2005). Debido a sus características morfológicas y de su canto es posible que la ubicación de esta especie en la filogenia no sea la correcta, además se debe considerar la falta de muestreo en el género como posible fuente error en este y otros casos planteados en el cronograma resultante.

P. permixtus se caracteriza por tener un abundante registro en colecciones herpetológicas (Lynch et al. 1994; Méndez-Narváez et al. 2010). Aunque se sabe poco acerca de su ecología y de sus historias de vida, son bien documentados la preferencia de hábitat y las características de su canto (Bernal et al. 2004; Cadavid et al. 2005; Llano-Mejía et al. 2010).

El soporte del nodo que relaciona a *P. permixtus* con *P. suetus* tiene una probabilidad posterior mayor a 0.9, sin embargo la morfología externa, su naturaleza acústica, el uso de hábitat y los rangos de distribución de estas dos especies pone en duda si verdaderamente se relacionan. *P. suetus* presenta características como pliegues dorsolaterales y rebordes cutáneos en los dedos manuales y pediales, caracteres que son ausentes en *P. permixtus* (Lynch and

Rueda Almonacid 1998). Fenotípicamente *P. suetus* presenta mayor similitud con integrantes del grupo morfológico *P. taeniatus*, cuyos integrantes son *P. miyatai*, *P. paisa*, *P. ptochus*, *P. suetus*, *P. taeniatus*, *P. viejas* y *P. zophus* (Lynch y Ardila 1999), aunque en la filogenia presentada por Pinto et al. 2012 no se recupera este grupo, sugerimos que este resultados es debido a la falta de evidencia como acústica y morfología. *P. dorsopictus* representada por una sola terminal, es una especie a la cual se le ha indagado la morfología y las relaciones filogenéticas con anterioridad (Guayasamin 2006; McCracken, et al. 2007; Hedges, Duellman y Heinicke 2008). Debido al bajo soporte del nodo que la relaciona con su especie hermana *P. myops*, se plantea la posibilidad que aunque *P. dorsopictus* si se encuentra en el grupo de especies conformado por *P. angustilineatus*, *P. brevifrons*, *P. brevifrons1*, *P. brevifrons 2*, *P. myops* y *P. quantus* (Ver **Figura 3**), la especie más cercanamente emparentada sea *P. brevifrons*. La morfología y el uso de hábitat registrado en la bibliografía (Forstner y Dixon 2007, García et al. 2007; Guayasamin 2006; McCracken,) relacionan estrechamente a *P. dorsopictus* con *P. brevifrons*, juntos son parte de un arreglo fenético conocido como grupo *Pristimantis lacrimosus*, caracterizado por la preferencia de bromelias como microhábitat y un tubérculo entre las dos narinas (Guayasamin 2006).

P. uranobates 1, *P. affmaculosus* y *P. parectatus* conforman un grupo de especies cuyos rangos de distribución se restringen a la cordillera Central entre los 1800 a los 3600 metros (Frost 2011), su ubicación al interior del cronograma se restringe a ser el grupo hermano de otras dos especies, *P. permixtus 5* y *P. uranobates*, soportados con una probabilidad posterior mayor a 0.9. *P. permixtus 5* y *P. uranobates* son especies con secuencias que no han sido publicadas y de las cuales desconocemos su resolución taxonómica. Los hábitat de *P. uranobates*, *P. aff. maculosus* y *P. permixtus* se restringen a bosques nublados en el suparamo y paramo (Lynch 1991; Lynch and Rueda-Almonacid 1998), además la presencia de discos manuales y pediales largos los hace mucho más similares entre sí, separándolos de *P. parectatus*

9.2 ORIGEN BIOGEOGRAFICO DE LAS ESPECIES DEL GENERO PRISTIMANTIS EN BELMIRA

El tiempo de divergencia del linaje que condució a *P. piceus* es aproximadamente hace 20.5 Ma, para este momento en el territorio Antioqueno se encontraban formadas 3 superficies de Aplanamiento o altiplanos: Belmira Sonson, Santa Rosa - Rionegro y Nordeste (Arias 1995), los cuales no sobrepasaban los 500 metros de altitud (Florez 2003). Además se estaban terminando de sedimentar algunos productos volcánicos en los piedemontes de la cordillera Central (Pages y James 1981).

Si el linaje que diversificó después de los 20.5 Ma (situación improbable debido a la falta de muestreo y baja resolución del nodo) aún persiste como *P. piceus*, tuvo dos opciones: 1) haberse dispersado verticalmente en el altiplano Belmira-Sonsón de la cordillera Central después de la fase de orogénesis, hasta alcanzar su rango actual de altura entre los 2540-3340 metros, o 2) ser “desplazado altitudinalmente” en el momento en que la orogénesis se presentó, y posteriormente desplazarse en la escala altitudinal hasta alcanzar su rango actual (**Figura 4**). En las dos opciones posiblemente el linaje se enfrentó a la capacidad de divergir o de conservar su nicho ancestral (Wiens y Graham 2005), cuyo significado es que las especies tienden a retener las características ecológicas ancestrales, lo que pudo haber facilitado su proceso de dispersión.

El conservatismo de nicho es mucho más fuerte en especies de alta montaña tropicales que en especies de zonas templadas donde hay una estacionalidad marcada (Fjeldsa, et al. 2012). Posiblemente la historia biogeográfica de *P. piceus* fue modelada por el cambio en varias condiciones ambientales, tales como la cantidad de radiación UV y la temperatura, las cuales reducen las dimensiones del nicho típico de la especie (Navas 2005).

P. permixtus y *P. suetus* divergieron hace aproximadamente 9.3 Ma, para este momento no se había iniciado la fase de orogénesis principal en el norte de la Cordillera central (Arias 1995), y todavía estaban presentes y bien delimitadas los

altiplanos (Arias 1995, Burgl 1966, Flórez 2003, Londoño 1998). Posiblemente la separación de estas dos especies se logró debido a la marcada diferenciación al interior de estas superficies de aplanamiento o altiplanos, donde se presentaban escarpes erosivos regionales (Arias 1995, Londoño 1998), figuras geomorfológicas que podrían considerarse barreras vicariantes, las cuales aislaban unos ecosistemas de otros (**Figura 4**). Los rangos de distribución actuales al sur de la cordillera probablemente fueron alcanzados por estas especies debido a la presencia de “puentes” que conectaban los ecosistemas de alta montaña, durante el periodo glacial Pleistoceno, según lo sugerido por Van der Hammen (1974).

El tiempo estimado de divergencia entre *P. dorsopictus* y *P. brevifrons* es de 5.2 Ma, en este periodo los Altiplanos Belmira-Sonson y Santa Rosa – Rionegro se encontraban experimentando su fase de orogénesis más marcada (Arias 1995, Burgl 1966). Probablemente la heterogeneidad de condiciones en el gradiente altitudinal generó como consecuencia aislamiento de las poblaciones y posteriormente especiación alopátrica (Sedano y Burns 2011), funcionando la cadena montañosa como centro de diversificación (**Figura 5**).

Aunque es imposible hipotetizar como *P. brevifrons* alcanzó su distribución actual en el flanco occidental de la cordillera Occidental, estudios previos con aves (Cuervo et al. 2008), han encontrado linajes cercanamente emparentados en el norte de la cordillera Central y el noroccidente de la Cordillera occidental, proponiendo que estos dos accidentes geográficos estuvieron alguna vez conectados.

En el momento en que *P. aff. maculosus*, *P. parvatus* y *P. uranobates* 1 divergieron (c.a 4.8 Ma), la orogénesis en el norte de la cordillera Central estaba culminando y entrando a una etapa en la que el levantamiento del terreno se daba a una tasa mucho más baja (Arias 1995). *P. uranobates* 5 fue el primero en separarse (c.a 3.8 Ma). Eventualmente durante el Pleistoceno medio (c.a 1.8 Ma), cuando el proceso de orogénesis llegaba a su final y comenzaba el periodo glacial, *P. aff. maculosus* y *P. parvatus* especiaron, producto de los cambios

cíclicos que ejerció el enfriamiento en los ecosistemas de alta montaña, o de la innumerable cantidad de hábitat disponibles en la zona de los altiplanos Belmira-Sonson y Santa Rosa - Rionegro, consecuencia de la orogénesis (**Figura 5**).

9.3 FALTA DE MUESTREO TAXONÓMICO Y SU INFLUENCIA EN LAS RECONSTRUCCIONES BIOGEOGRÁFICAS

El cronograma obtenido a partir de este estudio posiblemente ilustra las relaciones más próximas con la mayoría de ramas soportadas con una probabilidad posterior mayor a 0.9. Sin embargo, es factible que un incompleto muestreo taxonómico en el grupo de estudio (166 especies muestreadas de un total de 439 especies que tiene actualmente el género *Pristimantis*) cause un imbalance e introduzca un sesgo en la inferencia en el origen de los linajes. Solamente hasta que se tenga un muestreo más representativo, la historia del género que se encuentra tan ampliamente distribuido en Sur América y Centro América podrá ser ilustrada, junto con los patrones de especiación, extinción y dispersión, que sufrió este grupo.

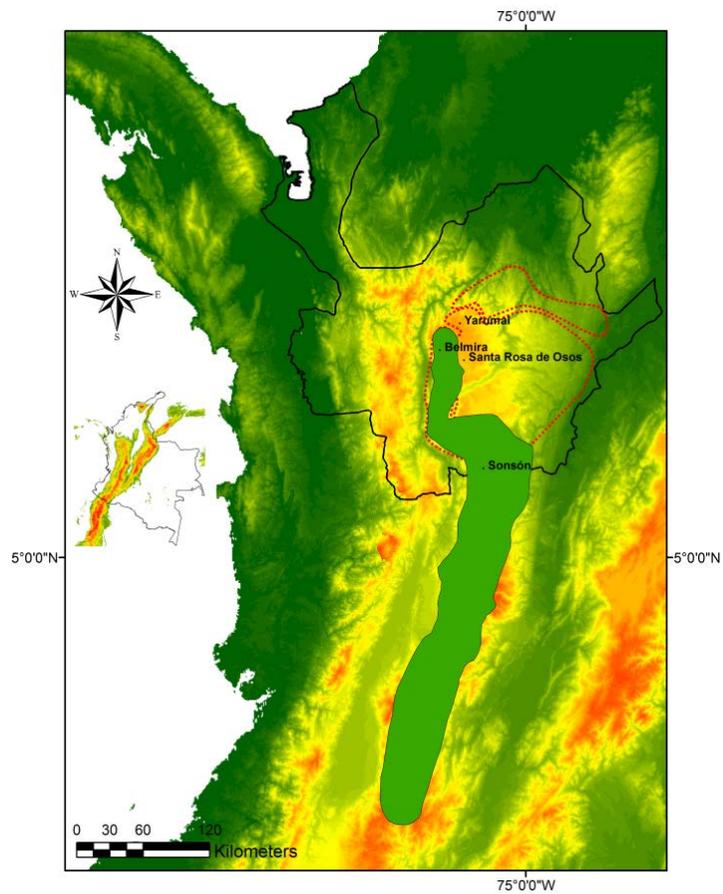
La poca resolución en la identificación taxonómica que corresponde a las secuencias depositadas en Genbank, es uno de los principales problemas al momento de generar hipótesis biogeográficas y evolutivas en este tipo de estudios (Hillis y Wiens 2000). Por ejemplo, algunas secuencias en este estudio, donde las localidades citadas no coinciden con los rangos de distribución registrados en la literatura y en las bases de datos (AmphibiaWeb 2013, Frost 2011, UICN 2012), hace difícil indagar si las relaciones de parentesco mostradas son las verdaderas (e.g. *P. permixtus* 5, *P. uranobates*, *P. paisa* 1 y *P. paisa* 2). Este problema es mucho más evidente en un grupo como las ranas de lluvia del género *Pristimantis* que es altamente diverso pero sus morfología puede ser muy conservada (Hedges et al., 2008).

La falta de inclusión de otros marcadores moleculares en la filogenia y de caracteres morfológicos, puede introducir un sesgo en la estimación de las relaciones (Wortly and Scotland 2006). Un posterior análisis con datos combinados que se obtengan de diferentes líneas de evidencia (morfología, acústica, comportamiento, etc) incrementaría el soporte de los nodos (Kawakita et al. 2004), resolviendo posiciones conflictivas como la de *P. piceus* y la de *P. dorsopictus*. Además la aplicación de un método estadístico, como DIVA (análisis de dispersión y vicarianza) (Ronquist 1997) o Bayes Traits (Pagel 1999) para el análisis biogeográfico complementaria junto con los datos geológicos la formulación de hipótesis sobre posibles procesos de extinción, dispersión o vicarianza de este género.

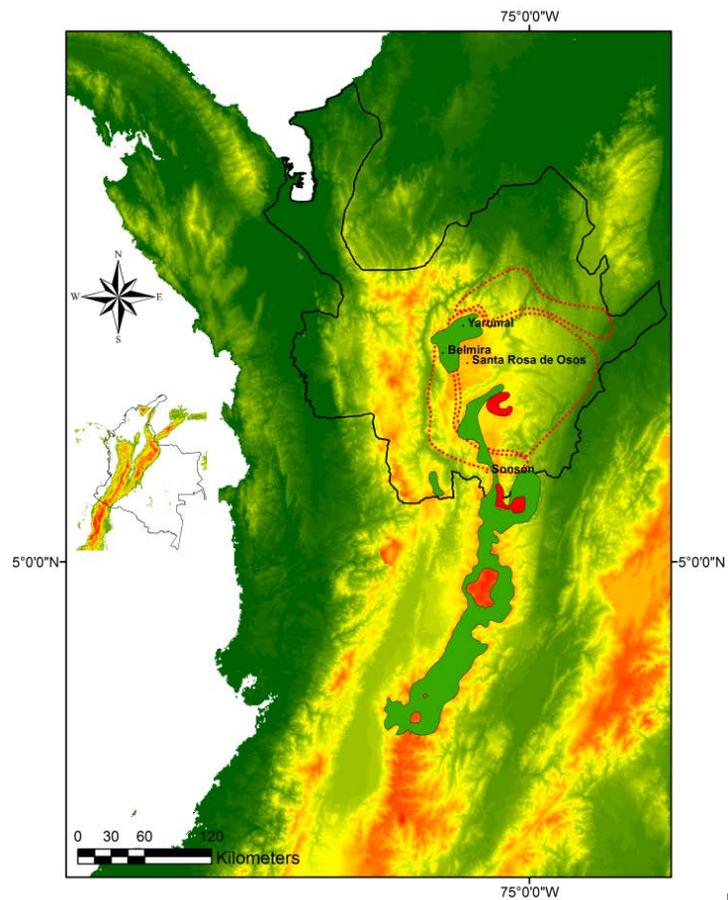
Aunque suponemos que el modo de especiación lograda por *P. dorsopictus*, *P. uranobates*, *P. aff. maculosus* y *P. parectatus* es alopátrico, consecuencia del aislamiento en cada tipo de nicho generado en el gradiente altitudinal, se sugiere incluir los rangos altitudinales mapeados en la filogenia para observar si hay solapamiento de las distribuciones de especies hermanas y grupos hermanos. De esta manera se podría dar más soporte a la hipótesis de especiación vertical sugerida por Lynch (1999) para algunas especies del género en Colombia.

10 CONCLUSIONES

1. Los tiempos de divergencia estimados en este estudio sugieren que la aparición del género y su posterior diversificación se dio recientemente, contrario a lo sugerido en estudios anteriores (Heicnicke, Duellman y Hedges 2008, Pinto et al. 2012), lo que invalidaría las propuestas biogeográficas de estos estudios.
2. De seis especies estudiadas en el páramo de Belmira pertenecientes al género *Pristimantis*, cuatro tienen eventos de especiación que coinciden con el momento más fuerte de la orogénesis que sufrió la parte norte de la Cordillera Central, sugiriendo que la heterogeneidad de nicho generada en el gradiente altitudinal es una de las causas de diversificación de algunas especies del género.
3. Las causas de especiación en el género *Pristimantis* también se pueden atribuir a la fragmentación cíclica de los hábitat de alta montaña durante las glaciaciones Pleistocénicas, como lo muestra la coincidencia en el momento de especiación de *P. aff. maculosus* y *P. parectatus* con el inicio del enfriamiento glacial hace 1.8 Ma.
4. La falta de muestreo molecular, y de inclusión de diferentes líneas de evidencia como morfología, ecología y etología hace difícil dilucidar en algunos casos las verdaderas relaciones de parentesco entre las especies de este diverso género, y por lo tanto su historia biogeográfica. ‘

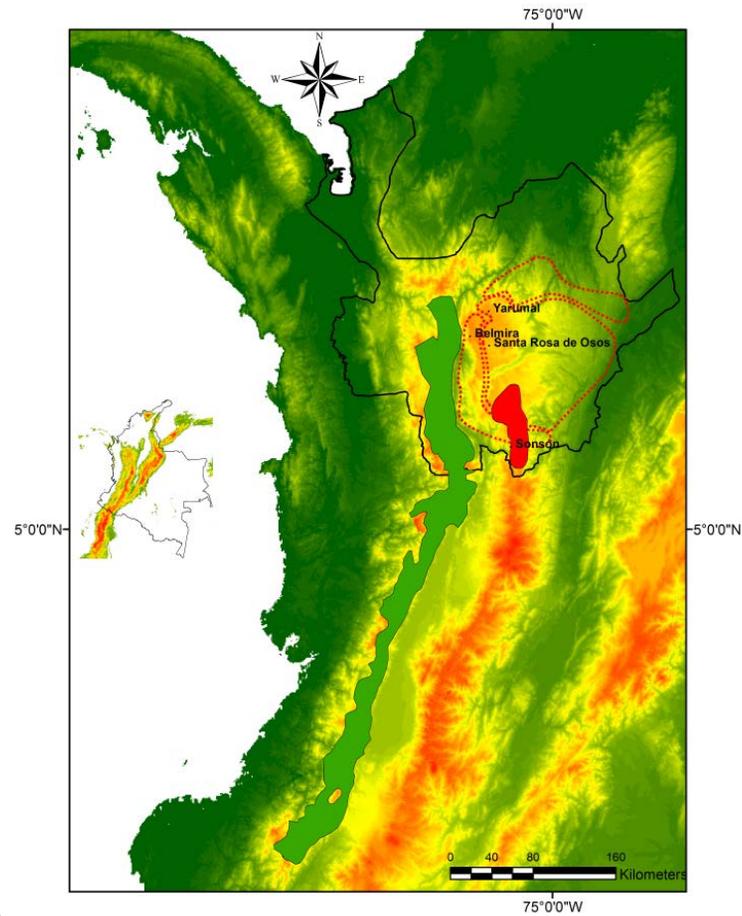


A

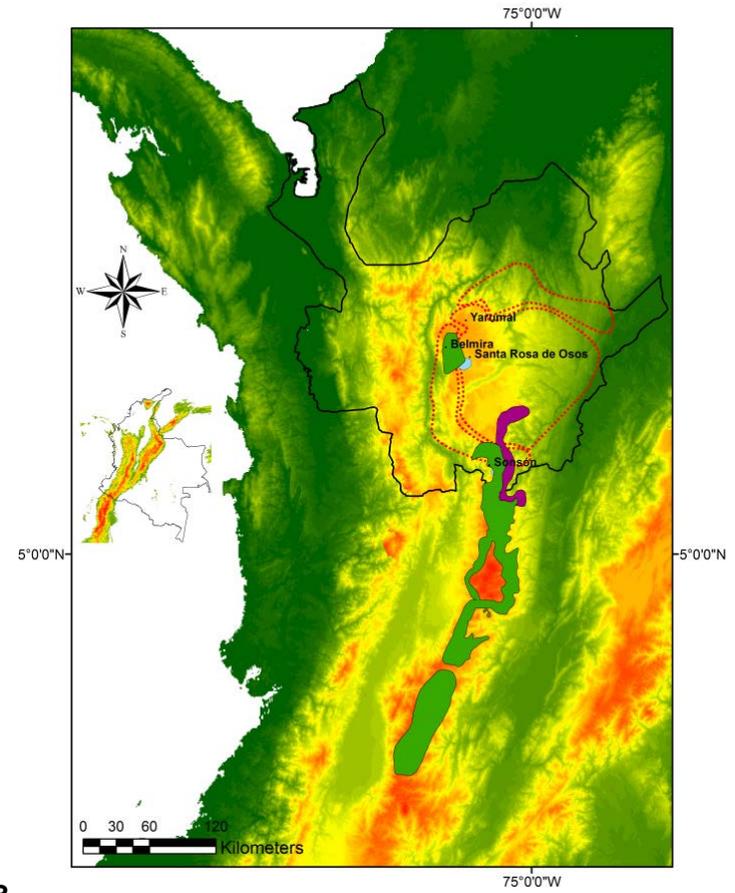


B

Figura 4. **A.** Rango de distribución de *P. piceus*. **B.** Rango de distribución de *P. permixtus* (verde), rango de distribución de *P. suctus* (rojo). Los polígonos en rojo corresponden a los altiplanos de Belmira-Sonsón, Santa Rosa-Rionegro, y Nordeste.



A



B

Figura 5. A. Rango de distribución de *P. brevifrons* (verde) y de *P. dorsopictus* (rojo). **B.** Rango de distribución de *P. maculosus* (azul), rango de distribución de *P. paretatus* (púrpura), rango de distribución de *P. brevifrons* (verde). Los polígonos en rojo corresponden a los altiplanos de Belmira-Sonsón, Santa Rosa-Rionegro, y Nordeste.

Tabla 4. Secuencias de las terminales utilizadas en este estudio. NR: No registra. GB: Secuencia recuperada de la base de datos Genbank. NP: Secuencia no publicada pero si disponible en GenBank. Lat: Latitud. Lon: Longitud.

Especie	Pais	Altura	Estudio	codigo GB	Genes	Voucher	Lat	Lon
Agalychnis callydrias	NR	NR	NR	AY843563	12S - 16S	NR	NR	NR
Craugastor fitzingeri	NR	NR	NR	AY326001	12S - 16S	DMH 86-112	NR	NR
Craugastor longirostris	NR	NR	NR	EF493395	12S - 16S	NR	NR	NR
Litoria caerulea	NR	NR	Faivovich, et al. 2005	AY843692	12S - 16S	NR	NR	NR
Lynchius flavomaculatus	NR	NR	NR	EU186667	12S - 16S	NR	NR	NR
Lynchius nebulastes	NR	NR	NR	EU186704	12S - 16S	NR	NR	NR
Oreobates ibischi	NR	NR	NR	FJ438806	16S	NR	NR	NR
Oreobates ibischi	NR	NR	NR	FJ438817	12S	NR	NR	NR
Oreobates saxatalis	NR	NR	NR	EU186708	16S	NR	NR	NR
Oreobates saxatalis	NR	NR	NR	EU186726	12S	NR	NR	NR
Pristimantis acatallelus	NR	2000-2600	NP	JN104675	16S	UVC 15914	NR	NR
Pristimantis acerus	Ecuador	2660-2750	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493678	12S - 16S	KU217786	-0.379867	-78.148236
Pristimantis achatinus	Ecuador	0-2330	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493827	12S	KU217810	-0.017084	-79.959009
Pristimantis actites	Ecuador	760-2486	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493696	12S - 16S	KU217830	-0.952094	-79.05383
Pristimantis actites	Ecuador	760-2487	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493494	Tyr	KU217830	-0.952094	-79.05383
Pristimantis acuminatus	Ecuador	100-900	Elmer, Davila y Loughheed. 2007	EU130579	16S	QCAZ19664	-0.474901	-77.668071
Pristimantis affinis	Colombia	2600-3300	Pinto et al. 2012	JN991424	16S	ANDES-A 0026	4.63	-73.73
Pristimantis affinis	Colombia	2600-3300	Pinto et al. 2012	JN991487	12S	ANDES-A 0026	4.63	-73.73
Pristimantis affinis	Colombia	2600-3300	Pinto et al. 2012	JN991353	COI	ANDES-A 0026	4.63	-73.73
Pristimantis affinis	Colombia	2600-3300	Pinto et al. 2012	JN991554	Tyr	ANDES-A 0026	4.63	-73.73
Pristimantis aff. maculosus	Colombia	2560-2900	NP	EP	16S - Tyr	MHUA 7203	NR	NR
Pristimantis albertus	Peru	1970	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EU186695	12S - 16S	KU 291675	-10.653064	-75.397168
Pristimantis altae	Costa Rica	60-1245	Pinto et al. 2012	JN991496	12S	UCR 16472	10.18	-84.56
Pristimantis altae	Costa Rica	60-1245	Pinto et al. 2012	JN991361	COI	UCR 16472	10.18	-84.56
Pristimantis altae	Costa Rica	60-1245	Pinto et al. 2012	JN991560	Tyr	UCR 16472	10.18	-84.56
Pristimantis altamazonicus	Peru	0-1200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493670	12S - 16S	KU215460	-12.576856	-69.043497
Pristimantis altamazonicus	Peru	0-1200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EU186778	Tyr	KU215460	-12.576856	-69.043497
Pristimantis angustilineatus	NR	1880-2500	NP	JN371034	16S	UVC:15828	NR	NR
Pristimantis angustilineatus	NR	1880-2500	NP	JN371124	COI	UVC:15828	NR	NR
Pristimantis aniptopalamatus	Peru	2300-2600	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493390	12S - 16S	KU291627	-10.653064	-75.397168
Pristimantis anorilex	Colombia	1900-3550	NP	DQ195450	16S	JDL26115	7.133333	-72.666667
Pristimantis appendiculatus	Ecuador	1460-2800	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493524	12S - 16S	KU177637	-0.067959	-78.583028
Pristimantis ardalonychus	Peru	680-1200	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186664	12S - 16S	KU 212301	-5.873462	-77.374444
Pristimantis ashkapara	Bolivia	1700-2100	Padial, Castroviejo-Fisher y De la Riva. 2009	FJ438807	12S	ZFMK 70318	-16.821895	-65.357426

Pristimantis bisignatus	Bolivia	1850-2700	Padial et al. 2008	EU192235	16S	CBF 5719	-17.17778	-65.775808
Pristimantis bisignatus	Bolivia	1850-2700	Padial, Castroviejo-Fisher y De la Riva. 2009	FJ438808	12S	CBF 5718	-17.17778	-65.775808
Pristimantis bogotensis	Colombia	2600-3400	Pinto et al. 2012	JN991497	12S	ANDES-A 28	4.63	-73.73
Pristimantis bogotensis	Colombia	2600-3400	Pinto et al. 2012	JN991432	16S	ANDES-A 28	4.63	-73.73
Pristimantis bogotensis	Colombia	2600-3400	Pinto et al. 2012	JN991362	COI	ANDES-A 28	4.63	-73.73
Pristimantis boulengeri	NR	2540-2920	NP	DQ195452	16S	MAV257	2.758207	-76.768637
Pristimantis brevifrons	Colombia	1500-2600	Pinto et al. 2012	JN991492	12S	ANDES-A 50	4.74	-76.3
Pristimantis brevifrons1	Colombia	1500-2600	Pinto et al. 2012	JN991498	12S	ANDES-A 53	4.74	-76.3
Pristimantis brevifrons1	Colombia	1500-2600	Pinto et al. 2012	JN991433	16S	ANDES-A 53	4.74	-76.3
Pristimantis brevifrons2	NR	2060- 2610	NP	JN370966	16S	UVC 15829	NR	NR
Pristimantis brevifrons2	NR	2060- 2610	NP	JN371049	COI	UVC 15829	NR	NR
Pristimantis bromeliaceus	Peru	1500-2622	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493351	12S - 16S	KU291702	-10.653064	-75.397168
Pristimantis buccinator	Peru	350-850	Pinto et al. 2012	EU712631	16S	MHNC 4921	NR	NR
Pristimantis cajamarquensis	Ecuador	1800-3100	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493663	16S	KU217845	-4.369009	-79.176552
Pristimantis cajamarquensis	Ecuador	1800-3100	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493823	12S	KU217845	-4.369009	-79.176552
Pristimantis calcaratus	Ecuador	1140-2700	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493523	12S - 16S	KU177658	0.007822	-78.679801
Pristimantis caprifer	Ecuador	500-950	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493391	12S - 16S	KU177680	-0.320647	-78.929003
Pristimantis carrangerorum	Colombia	1350-2060	NP	DQ195453	16S	MC10866	5.416549	-72.66685
Pristimantis carvalhoi	NR	0-100	NP	DQ195454	16S	MC11556	NR	NR
Pristimantis caryophyllaceus0	Costa Rica	0-1000	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186686	12S - 16S	MVZ 203810	9.7449	-83.80367
Pristimantis caryophyllaceus1	Costa Rica	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991499	12S	UCR 16434	10.02	-83.93
Pristimantis caryophyllaceus1	Costa Rica	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991434	16S	UCR 16434	10.02	-83.93
Pristimantis caryophyllaceus1	Costa Rica	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991363	COI	UCR 16434	10.02	-83.93
Pristimantis caryophyllaceus1	Costa Rica	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991561	Tyr	UCR 16434	10.02	-83.93
Pristimantis caryophyllaceus2	NR	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991500	12S	NR	8.63	-80.08
Pristimantis caryophyllaceus2	NR	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991435	16S	NR	8.63	-80.08
Pristimantis caryophyllaceus2	NR	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991364	COI	NR	8.63	-80.08
Pristimantis caryophyllaceus2	NR	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991562	Tyr	NR	8.63	-80.08
Pristimantis caryophyllaceus3	Panama	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991501	12S	CH 6367	7.93	-77.72
Pristimantis caryophyllaceus3	Panama	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991436	16S	CH 6367	7.93	-77.72
Pristimantis caryophyllaceus3	Panama	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991365	COI	CH 6367	7.93	-77.72
Pristimantis caryophyllaceus3	Panama	1500-1900	Pinto et al. 2012	JN991563	Tyr	CH 6367	7.93	-77.72
Pristimantis celator	Ecuador	1750-2800	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493685	12S - 16S	KU217862	0.820258	-78.054884
Pristimantis cerasinus1	Costa Rica	40-1300	Pinto et al. 2012	JN991437	16S	UCR 16429	10.04	-83.55
Pristimantis cerasinus1	Costa Rica	40-1300	Pinto et al. 2012	JN991366	COI	UCR 16429	10.04	-83.55
Pristimantis cerasinus1	Costa Rica	40-1300	Pinto et al. 2012	JN991564	Tyr	UCR 16429	10.04	-83.55
Pristimantis cerasinus2	Panama	40-1300	Pinto et al. 2012	JN991502	12S	NR	8.63	-80.08

Pristimantis cerasinus2	Panama	40-1300	Pinto et al. 2012	JN991438	16S	NR	8.63	-80.08
Pristimantis cerasinus2	Panama	40-1300	Pinto et al. 2012	JN991367	COI	NR	8.63	-80.08
Pristimantis cerasinus2	Panama	40-1300	Pinto et al. 2012	JN991565	Tyr	NR	8.63	-80.08
Pristimantis ceuthospilus	Peru	1735-2780	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493520	12S - 16S	KU 212216	-6.558806	-78.706944
Pristimantis chalceus	Ecuador	10-1540	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493675	12S - 16S	KU177638	0.81143	-77.978097
Pristimantis chiastonotus	Surinam	0-700	Pinto et al. 2012	EU201061	16S	162S	5.005685	-55.147334
Pristimantis chloronotus	Ecuador	2285-3350	Darst y Cannatella. 2004	AY326007	12S - 16S	KU 202325	0.646453	-77.522891
Pristimantis citriogaster	Peru	600-800	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493700	12S - 16S	KU212278	-6.420346	-76.287823
Pristimantis colomai	Ecuador	830-1200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493354	12S - 16S	QCAZ17101	0.90283	-78.546249
Pristimantis condor	Ecuador	1500-1750	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493701	12S - 16S	KU217857	-3.336791	-78.60063
Pristimantis condor	Ecuador	1500-1750	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493504	Tyr	KU217857	-3.336791	-78.60063
Pristimantis conspicillatus	Ecuador	0-600	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493529	12S - 16S	QCAZ28448	-0.226351	-75.876117
Pristimantis conspicillatus	Ecuador	0-600	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493499	Tyr	QCAZ28448	-0.226351	-75.876117
Pristimantis cremnobates	Ecuador	1410-1700	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493528	12S - 16S	KU177252	-0.474901	-77.668071
Pristimantis cremnobates	Ecuador	1410-1700	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493486	Tyr	KU177252	-0.474901	-77.668071
Pristimantis crenunguis	Ecuador	800-1640	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493693	12S - 16S	KU177730	0.007822	-78.679801
Pristimantis croceinguinis	Ecuador	200-400	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493669	12S - 16S	KU177733	-2.340908	-77.867517
Pristimantis crucifer	Ecuador	1200-1800	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EU186718	16S	KU177733	0.007822	-78.679801
Pristimantis crucifer	Ecuador	1200-1800	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EU186736	12S	KU177733	0.007822	-78.679801
Pristimantis cruciocularis	Peru	1330-1850	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186656	12S - 16S	KU 291673	-10.653064	-75.397168
Pristimantis cruentus0	Panama	40-1550	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493697	12S - 16S	AMNH12444	8.584898	-82.388578
Pristimantis cruentus1	Costa Rica	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991441	16S	UCR 16447	9.75	-83.78
Pristimantis cruentus1	Costa Rica	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991370	COI	UCR 16447	9.75	-83.78
Pristimantis cruentus1	Costa Rica	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991568	Tyr	UCR 16447	9.75	-83.78
Pristimantis cruentus2	Costa Rica	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991504	12S	UCR 16438	10.13	-83.72
Pristimantis cruentus2	Costa Rica	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991440	16S	UCR 16438	10.13	-83.72
Pristimantis cruentus2	Costa Rica	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991368	COI	UCR 16438	10.13	-83.72
Pristimantis cruentus2	Costa Rica	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991567	Tyr	UCR 16438	10.13	-83.72
Pristimantis cruentus3	Panama	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991508	12S	NR	8.63	-80.08
Pristimantis cruentus3	Panama	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991444	16S	NR	8.63	-80.08
Pristimantis cruentus4	Panama	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991505	12S	MVUP 1781	8.67	-80.59
Pristimantis cruentus4	Panama	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991369	COI	MVUP 1781	8.67	-80.59
Pristimantis cruentus5	Panama	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991506	12S	CH 6721	9.32	-79.29
Pristimantis cruentus5	Panama	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991442	16S	CH 6721	9.32	-79.29
Pristimantis cruentus5	Panama	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991371	COI	CH 6721	9.32	-79.29
Pristimantis cruentus6	Panama	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991507	12S	AJC 0581	7.76	-77.72
Pristimantis cruentus6	Panama	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991443	16S	AJC 0581	7.76	-77.72

Pristimantis cruentus6	Panama	40-1550	Pinto et al. 2012	JN991569	Tyr	AJC 0581	7.76	-77.72
Pristimantis cryophilus	Ecuador	2835-3384	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493672	12S - 16S	KU217863	-2.845162	-79.246621
Pristimantis curtipes	Ecuador	2750-4400	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493513	12S - 16S	KU217871	-0.239141	-78.502162
Pristimantis curtipes	Ecuador	2750-4400	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493497	Tyr	KU217871	-0.239141	-78.502162
Pristimantis danae	Peru	500-1700	Pinto et al. 2012	EU192272	16S	IDLR 4825	-12.279608	-71.127806
Pristimantis davillei	Ecuador	2350-3155	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493688	12S - 16S	KU217991	-0.379867	-78.148236
Pristimantis dendrobatoides	Guyana	1385-1570	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186735	12S	ROM 43318	5.0925	-59.843055
Pristimantis dendrobatoides	Guyana	1385-1570	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186717	16S	ROM 43318	5.0925	-59.843055
Pristimantis diadematus	Peru	0-1000	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186668	12S - 16S	KU221999	NR	NR
Pristimantis dissimulatus	Ecuador	830-1200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493522	12S - 16S	KU179090	-0.067959	-78.583028
Pristimantis dorsopictus	Colombia	2400-3000	NP	EP	12S - 16S - Tyr	CJR 009	6.584796	-75.623874
Pristimantis duellmani	NR	1780-2700	Darst y Cannatella. 2004	AY326003	12S - 16S	NR	NR	NR
Pristimantis duellmani	Ecuador	1780-2700	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493500	Tyr	KU217998	0.81143	-77.978097
Pristimantis elegans	NR	2600-3300	NP	DQ195457	16S	KAH058	4.547307	-73.662936
Pristimantis eriphus	Ecuador	2160-2630	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186671	12S - 16S	QCAZ 32705	-2.928336	-79.469131
Pristimantis erythropleura1	Colombia	1200-2600	Pinto et al. 2012	JN991509	12S	ANDES-A 49	4.8	-76.19
Pristimantis erythropleura1	Colombia	1200-2600	Pinto et al. 2012	JN991445	16S	ANDES-A 49	4.8	-76.19
Pristimantis erythropleura1	Colombia	1200-2600	Pinto et al. 2012	JN991372	COI	ANDES-A 49	4.8	-76.19
Pristimantis erythropleura2	Colombia	1200-2600	Pinto et al. 2012	JN991510	12S	ANDES-A 051	4.8	-76.19
Pristimantis erythropleura2	Colombia	1200-2600	Pinto et al. 2012	JN991446	16S	ANDES-A 051	4.8	-76.19
Pristimantis erythropleura2	Colombia	1200-2600	Pinto et al. 2012	JN991373	COI	ANDES-A 051	4.8	-76.19
Pristimantis erythropleura3	NR	1200-2600	NP	JN104679	16S	UVC 15933	NR	NR
Pristimantis erythropleura3	NR	1200-2600	NP	JN371126	COI	UVC 15933	NR	NR
Pristimantis euphronides	NR	300-840	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493527	12S - 16S	BWMC6918	NR	NR
Pristimantis euphronides	NR	300-840	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493489	Tyr	BWMC6918	NR	NR
Pristimantis fenestratus	NR	100-1900	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493703	12S - 16S	MHNSM9298	NR	NR
Pristimantis festae	Ecuador	2360-4400	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493515	12S - 16S	KU218234	0.137698	-78.195348
Pristimantis frater	Colombia	1000-1600	Pinto et al. 2012	JN991374	COI	ANDES-A 084	5.12	-74.95
Pristimantis fraudator	Bolivia	2050-2900	Padial, Castroviejo-Fisher y De la Riva. 2009	FJ539065	16S	MNCN 43107	-17.17778	-65.775808
Pristimantis gagei1	Colombia	20-200	Pinto et al. 2012	JN991511	12S	MHUA 4812	6.55	-74.78
Pristimantis gagei1	Colombia	20-200	Pinto et al. 2012	JN991447	16S	MHUA 4812	6.55	-74.78
Pristimantis gagei1	Colombia	20-200	Pinto et al. 2012	JN991376	COI	MHUA 4812	6.55	-74.78
Pristimantis gagei2	Colombia	20-200	Pinto et al. 2012	JN991375	COI	ANDES-A 639	5.12	-74.95
Pristimantis gagei3	Panama	20-200	Pinto et al. 2012	JN991512	12S	CH 6471	9.13	-82.5
Pristimantis gagei3	Panama	20-200	Pinto et al. 2012	JN991448	16S	CH 6471	9.13	-82.5
Pristimantis gagei3	Panama	20-200	Pinto et al. 2012	JN991377	COI	CH 6471	9.13	-82.5
Pristimantis gagei3	Panama	20-200	Pinto et al. 2012	JN991570	Tyr	CH 6471	9.13	-82.5

Pristimantis gaigei4	Panama	20-200	Pinto et al. 2012	JN991514	12S	USNM 572385	8.67	-80.59
Pristimantis gaigei4	Panama	20-200	Pinto et al. 2012	JN991450	16S	USNM 572385	8.67	-80.59
Pristimantis gaigei5	Colombia	20-200	Pinto et al. 2012	JN991513	12S	ANDES-A 494	6.82	-75.15
Pristimantis gaigei5	Colombia	20-200	Pinto et al. 2012	JN991449	16S	ANDES-A 494	6.82	-75.15
Pristimantis gaigei5	Colombia	20-200	Pinto et al. 2012	JN991378	COI	ANDES-A 494	6.82	-75.15
Pristimantis galdi	Ecuador	1000-1740	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EU186670	12S - 16S	QCAZ 32368	-3.489322	-78.572179
Pristimantis galdi	Ecuador	1000-1740	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EU186767	Tyr	QCAZ 32368	-3.489322	-78.572179
Pristimantis gentryi	Ecuador	2850-3380	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493511	12S - 16S	KU218109	-0.952094	-79.05383
Pristimantis truebae	Ecuador	2105-2890	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493512	12S - 16S	KU218013	-0.716667	-77.800000
Pristimantis hectus	NR	1200-2020	NP	JN371038	16S	UVC 15843	NR	NR
Pristimantis hectus	NR	1200-2020	NP	JN371129	COI	UVC 15942	NR	NR
Pristimantis imitatrix	Peru	200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493824	12S	KU215476	-12.576856	-69.043497
Pristimantis imitatrix	Peru	200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493667	16S	KU215476	-12.576856	-69.043497
Pristimantis inguinalis	NR	50-700	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EU186676	12S - 16S	ROM40164	NR	NR
Pristimantis inusitatus	Ecuador	1300-2160	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493677	12S - 16S	KU218015	-0.716667	-77.800000
Pristimantis jaguensis	Colombia	NR	NP	EP	16S-COI	MHUA 7252	6.38871	-75.02335
Pristimantis jester	Guyana	1411-1650	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EU186734	12S - 16S	ROM 43302	5.083416	-59.833333
Pristimantis jorgevelosai	NR	1900-2050	NP	DQ195461	16S	JDL26123	NR	NR
Pristimantis jubatus	NR	2550-2750	NP	JN371000	16S	UVC 15917	NR	NR
Pristimantis jubatus	NR	2550-2750	García et al. 2012	JN371083	COI	UVC 15917	NR	NR
Pristimantis koehleri	Bolivia	NR	Padial y De la Riva. 2009	FJ438810	12S	MNCN 42983	-17.868331	-63.481377
Pristimantis koehleri	Bolivia	NR	Padial y De la Riva. 2009	FJ438799	16S	MNCN 42983	-17.868331	-63.481377
Pristimantis labiatus	Ecuador	0-1900	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493694	12S - 16S	QCAZ19771	-0.241607	-79.320301
Pristimantis lanthanites	Peru	200-1630	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493695	12S - 16S	KU222001	-4.676919	-73.958166
Pristimantis latidiscus	Ecuador	0-800	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493698	12S - 16S	KU218016	-0.387818	-78.496022
Pristimantis leoni	Ecuador	1960-3400	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493684	12S - 16S	KU218227	0.81143	-77.978097
Pristimantis leoni	Ecuador	1960-3401	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493495	Tyr	KU218227	0.81143	-77.978097
Pristimantis librarius	Ecuador	220-560	Pinto et al. 2012	JN991515	12S	QCAZ 25852	-1.1	-77.92
Pristimantis librarius	Ecuador	220-560	Pinto et al. 2012	JN991451	16S	QCAZ 25852	-1.1	-77.92
Pristimantis librarius	Ecuador	220-560	Pinto et al. 2012	JN991379	COI	QCAZ 25852	-1.1	-77.92
Pristimantis librarius	Ecuador	220-560	Pinto et al. 2012	JN991571	Tyr	QCAZ 25852	-1.1	-77.92
Pristimantis lirellus	Peru	470-1200	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493521	12S - 16S	KU212226	-5.873462	-77.374444
Pristimantis llojsintuta	Bolivia	2000-2200	Pinto et al. 2012	EU712642	16S	ZFMK 66387	-16.821895	-65.357426
Pristimantis luteolateralis	Ecuador	1140-1960	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493517	12S - 16S	KU177807	0.007822	-78.679801
Pristimantis lutitus	NR	1750-2400	NP	DQ195464	16S	JDL_26126	6.235157	-73.165513
Pristimantis lymani	Ecuador	690-3000	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493392	12S - 16S	KU218019	-3.953764	-78.954568
Pristimantis lynchi	NR	2460-3150	NP	DQ195463	16S	AAC1272	5.497928	-72.741194

Pristimantis malkini	Ecuador	100-500	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186663	12S - 16S	QCAZ28296	-0.226351	-75.876117
Pristimantis marmoratus	Guyana	30-1460	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186692	12S - 16S	ROM 43913	5.083416	-59.833333
Pristimantis martiae1	Ecuador	300-1300	Pinto et al. 2012	JN991516	12S	QCAZ 17998	-1.07	-77.62
Pristimantis martiae1	Ecuador	300-1300	Pinto et al. 2012	JN991380	COI	QCAZ 17998	-1.07	-77.62
Pristimantis martiae2	Ecuador	300-1300	Pinto et al. 2012	JN991517	12S	QCAZ 18018	-1.07	-77.62
Pristimantis martiae2	Ecuador	300-1300	Pinto et al. 2012	JN991381	COI	QCAZ 18018	-1.07	-77.62
Pristimantis melanogaster	NR	3300-3470	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493826	12S	MHNSM-WED56846	NR	NR
Pristimantis melanogaster	NR	3300-3470	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493664	16S	MHNSM-WED56846	NR	NR
Pristimantis mendax	NR	NR	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186659	12S - 16S	MTD45080	NR	NR
Pristimantis mercedesae	Bolivia	1690-1950	Padial, Castroviejo-Fisher y De la Riva. 2009	FJ539071	12S	ZFMK 72572	-16.721796	-65.662243
Pristimantis mercedesae	Bolivia	1690-1950	Padial, Castroviejo-Fisher y De la Riva. 2009	FJ539066	16S	ZFMK 72572	-16.721796	-65.662243
Pristimantis merostictus	NR	2400	NP	DQ195465	16S	JDL26125	5.951768	-73.346116
Pristimantis minutulus	Peru	1970	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186657	12S - 16S	KU291677	-10.566667	-75.116667
Pristimantis miyatai	Colombia	1700-2400	Pinto et al. 2012	JN991518	12S	ANDES-A 481	7.06	-73.09
Pristimantis miyatai	Colombia	1700-2400	Pinto et al. 2012	JN991452	16S	ANDES-A 481	7.06	-73.09
Pristimantis miyatai	Colombia	1700-2400	Pinto et al. 2012	JN991382	COI	ANDES-A 481	7.06	-73.09
Pristimantis miyatai	Colombia	1700-2400	Pinto et al. 2012	JN991573	Tyr	ANDES-A 481	7.06	-73.09
Pristimantis moro1	Panama	550-975	Pinto et al. 2012	JN991519	12S	NR	9.17	-79.42
Pristimantis moro1	Panama	550-975	Pinto et al. 2012	JN991453	16S	NR	9.17	-79.42
Pristimantis moro1	Panama	550-975	Pinto et al. 2012	JN991383	COI	NR	9.17	-79.42
Pristimantis moro1	Panama	550-975	Pinto et al. 2012	JN991574	Tyr	NR	9.17	-79.42
Pristimantis moro2	Panama	550-975	Pinto et al. 2012	JN991520	12S	NR	7.93	-77.72
Pristimantis moro2	Panama	550-975	Pinto et al. 2012	JN991454	16S	NR	7.93	-77.72
Pristimantis moro2	Panama	550-975	Pinto et al. 2012	JN991384	COI	NR	7.93	-77.72
Pristimantis moro2	Panama	550-975	Pinto et al. 2012	JN991575	Tyr	NR	7.93	-77.72
Pristimantis museosus	Panama	700-1000	Pinto et al. 2012	JN991521	12S	NR	8.64	-80.07
Pristimantis museosus	Panama	700-1000	Pinto et al. 2012	JN991455	16S	NR	8.64	-80.07
Pristimantis museosus	Panama	700-1000	Pinto et al. 2012	JN991385	COI	NR	8.64	-80.07
Pristimantis museosus	Panama	700-1000	Pinto et al. 2012	JN991576	Tyr	NR	8.64	-80.07
Pristimantis myops	NR	2100-2250	García et al. 2012	JN371039	16S	UVC 15934	NR	NR
Pristimantis myops	NR	2100-2250	García et al. 2012	JN371132	COI	UVC 15824	NR	NR
Pristimantis nervicus	Colombia	3870	Pinto et al. 2012	JN991522	12S	ANDES-A 42	4.63	-73.73
Pristimantis nervicus	Colombia	3870	Pinto et al. 2012	JN991456	16S	ANDES-A 42	4.63	-73.73
Pristimantis nervicus	Colombia	3870	Pinto et al. 2012	JN991386	COI	ANDES-A 42	4.63	-73.73
Pristimantis nyctophylax	Ecuador	1140-2100	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493526	12S - 16S	KU177812	0.007822	-78.679801
Pristimantis nyctophylax	Ecuador	1140-2100	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493487	Tyr	KU177812	0.007822	-78.679801
Pristimantis ockendeni1	Peru	300-1200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493519	12S - 16S	KU222023	NR	NR

Pristimantis ockendeni1	Peru	300-1200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493496	Tyr	KU222023	NR	NR
Pristimantis ockendeni2	Ecuador	300-1200	Pinto et al. 2012	JN991523	12S	QCAZ 25428	-0.5	-76.37
Pristimantis ockendeni2	Ecuador	300-1200	Pinto et al. 2012	JN991457	16S	QCAZ 25428	-0.5	-76.37
Pristimantis ockendeni2	Ecuador	300-1200	Pinto et al. 2012	JN991387	COI	QCAZ 25428	-0.5	-76.37
Pristimantis ockendeni3	Ecuador	300-1200	Pinto et al. 2012	JN991388	COI	QCAZ 25766	-1.1	-77.6
Pristimantis ockendeni3	Ecuador	300-1200	Pinto et al. 2012	JN991458	Tyr	QCAZ 25766	-1.1	-77.6
Pristimantis orcesi	Ecuador	3160-3800	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493679	12S - 16S	KU218021	-0.239141	-78.502162
Pristimantis orestes	Ecuador	2720-3120	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493388	12S - 16S	KU218257	-3.0907	-78.8053
Pristimantis orpacobates	NR	1140-2000	García et al. 2012	JN371134	COI	UVC 15932	NR	NR
Pristimantis paisa1	Colombia	2670	Pinto et al. 2012	JN991524	12S	MHUA 4881	6.55	-74.78
Pristimantis paisa1	Colombia	2670	Pinto et al. 2012	JN991459	16S	MHUA 4881	6.55	-74.78
Pristimantis paisa1	Colombia	2670	Pinto et al. 2012	JN991389	COI	MHUA 4881	6.55	-74.78
Pristimantis paisa2	Colombia	2670	Pinto et al. 2012	JN991547	12S	ANDES-A 466	6.29	-75.03
Pristimantis paisa2	Colombia	2670	Pinto et al. 2012	JN991477	16S	ANDES-A 466	6.29	-75.03
Pristimantis paisa2	Colombia	2670	Pinto et al. 2012	JN991412	COI	ANDES-A 466	6.29	-75.03
Pristimantis paisa2	Colombia	2670	Pinto et al. 2012	JN991596	Tyr	ANDES-A 466	6.29	-75.03
Pristimantis palmeri	NR	1500-2000	García et al. 2012	JN371030	16S	UVC 15837	NR	NR
Pristimantis palmeri	NR	1500-2000	NP	JN371117	COI	UVC 15837	NR	NR
Pristimantis pardalis1	Panama	884-1220	Pinto et al. 2012	JN991526	12S	FMNH 257675	8.75	-82.22
Pristimantis pardalis1	Panama	884-1220	Pinto et al. 2012	JN991391	COI	FMNH 257675	8.75	-82.22
Pristimantis pardalis1	Panama	884-1220	Pinto et al. 2012	JN991579	Tyr	FMNH 257675	8.75	-82.22
Pristimantis pardalis3	Panama	884-1220	Pinto et al. 2012	JN991525	12S	CH 6284	8.8	-78.46
Pristimantis pardalis3	Panama	884-1220	Pinto et al. 2012	JN991460	16S	CH 6284	8.8	-78.46
Pristimantis pardalis3	Panama	884-1220	Pinto et al. 2012	JN991390	COI	CH 6284	8.8	-78.46
Pristimantis parectatus	Colombia	1800-2650	NP	EP	16S	MHUA 5758	NR	NR
Pristimantis parvillus	Ecuador	220-2000	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493352	12S - 16S	KU177821	0.007822	-78.679801
Pristimantis permixtus	Colombia	2400-3700	NP	EP	16S-COI	MHUA 7204	6.628895	-75.662435
Pristimantis permixtus2	Colombia	2400-3700	NP	EP	12S - 16S - Tyr	MHUA 7221	NR	NR
Pristimantis permixtus3	Colombia	2400-3700	NP	EP	12S - 16S - Tyr	MHUA 7222	NR	NR
Pristimantis permixtus 4	Colombia	2400-3700	NP	EP	12S - 16S - Tyr	MHUA 7219	NR	NR
Pristimantis permixtus5	NR	2400-3700	NP	DQ195467	16S	CAP765	NR	NR
Pristimantis peruvianus1	NR	1910	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493707	12S - 16S	MHNSM9267	NR	NR
Pristimantis peruvianus2	Peru	200-1750	Pinto et al. 2012	JN991461	16S	MUSM 26931	-9.61	-74.93
Pristimantis peruvianus2	Peru	200-1750	Pinto et al. 2012	JN991392	COI	MUSM 26931	-9.61	-74.93
Pristimantis petrobardus	Peru	1800	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493825	12S	KU212293	-6.558806	-78.706944
Pristimantis petrobardus	Peru	1800	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493367	16S	KU212293	-6.558806	-78.706944
Pristimantis phoxocephalus	Ecuador	1800-3100	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493349	12S - 16s	KU218025	-1.908698	-78.98158

Pristimantis piceus	Colombia	2540-3340	EP	EP	12S - 16S	MHUA 6140	NR	NR
Pristimantis pirrensis	Panama	1250-1550	3 13	JN991528	12S	CH 5641	7.77	-77.73
Pristimantis pirrensis	Panama	1250-1550	3 13	JN991462	16S	CH 5641	7.77	-77.73
Pristimantis pirrensis	Panama	1250-1550	3 13	JN991393	COI	CH 5641	7.77	-77.73
Pristimantis platydactylus1	Peru	1000-3470	3 14	FJ438811	12S	MNCN-DNA 9484	-13.579411	-71.521319
Pristimantis platydactylus1	Peru	1000-3470	1 4	EU192255	16S	MNCN 43248	-13.579411	-71.521319
Pristimantis pluvicanorus	Bolivia	2000-2550	2 99	AY843586	12S - 16S	AMNH-A 165195	-17.797028	-63.980335
Pristimantis pluvicanorus	Bolivia	2000-2550	2 99	AY844035	Tyr	AMNH-A 165195	-17.797028	-63.980335
Pristimantis ptochus	Colombia	2160-2250	Pinto et al. 2012	JN991581	Tyr	ANDES-A 52	4.74	-76.3
Pristimantis prolatus	Ecuador	1140-1700	2 33	EU186701	12S - 16s	KU218025	-0.474901	-77.668071
Pristimantis pulvinatus	Venezuela	1600	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186741	12S	KU181015	4.70723	-61.437351
Pristimantis pulvinatus	Venezuela	1600	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186723	16S	KU181015	4.70723	-61.437351
Pristimantis pycnodermis	Ecuador	2652-3384	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493680	12S - 16S	KU218028	-2.909377	-78.711872
Pristimantis pyrrhomerus	Ecuador	2075-3000	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493683	12S - 16S	KU218030	-1.661981	-78.867898
Pristimantis quantus	NR	2100-2250	NP	JN104684	16S	UVC 15905	NR	NR
Pristimantis quantus	NR	2100-2250	García et al. 2012	JN371136	COI	UVC 15905	NR	NR
Pristimantis quaquaversus0	Ecuador	300-1830	Elmer, Davila y Lougheed. 2007	EU130580	16S	QCAZ25613	-1.683333	-77.883333
Pristimantis quaquaversus1	Ecuador	300-1830	Pinto et al. 2012	JN991531	12S	QCAZ 16150	-0.15	-76.27
Pristimantis quaquaversus1	Ecuador	300-1830	Pinto et al. 2012	JN991396	COI	QCAZ 16150	-0.15	-76.27
Pristimantis quaquaversus1	Ecuador	300-1830	Pinto et al. 2012	JN991582	Tyr	QCAZ 16150	-0.15	-76.27
Pristimantis quaquaversus2	Ecuador	300-1830	Pinto et al. 2012	JN991532	12S	QCAZ 16150	-0.15	-76.27
Pristimantis quaquaversus2	Ecuador	300-1830	Pinto et al. 2012	JN991463	16S	QCAZ 16150	-0.15	-76.27
Pristimantis quaquaversus2	Ecuador	300-1830	Pinto et al. 2012	JN991397	COI	QCAZ 16150	-0.15	-76.27
Pristimantis quinquagesimus	Ecuador	1410-2710	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493690	12S - 16S	KU179374	-0.067959	-78.583028
Pristimantis reichlei	Peru	0-1500	Pinto et al. 2012	EU712720	16S	MNCN-DNA 9487	NR	NR
Pristimantis rhabdocnemus	Peru	2600-2900	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186724	12S	KU 291651	-10.653064	-75.397168
Pristimantis rhabdocnemus	Peru	2600-2900	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186706	16S	KU 291651	-10.653064	-75.397168
Pristimantis rhabdolaemus	Peru	1000-2650	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493706	12S - 16S	KU173492	-12.466667	-72.383333
Pristimantis rhodoplichus	Peru	2770-3050	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493674	12S - 16S	KU219788	-4.955108	-80.340818
Pristimantis ridens1	Panama	0-1600	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493355	12S - 16S	AMNH A124551	8.626607	-80.365865
Pristimantis ridens2	Costa Rica	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991535	12S	FMNH 257768	8.69	-83.05
Pristimantis ridens2	Costa Rica	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991466	16S	FMNH 257768	8.69	-83.05
Pristimantis ridens2	Costa Rica	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991400	COI	FMNH 257768	8.69	-83.05
Pristimantis ridens2	Costa Rica	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991586	Tyr	FMNH 257768	8.69	-83.05
Pristimantis ridens3	Panama	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991534	12S	FMNH 257697	9.24	-78.27
Pristimantis ridens3	Panama	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991465	16S	FMNH 257697	9.24	-78.27
Pristimantis ridens3	Panama	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991399	COI	FMNH 257697	9.24	-78.27

Pristimantis ridens3	Panama	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991585	Tyr	FMNH 257697	9.24	-78.27
Pristimantis ridens4	Honduras	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991533	12S	UTA-A 57014	14.93	-86.14
Pristimantis ridens4	Honduras	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991464	16S	UTA-A 57014	14.93	-86.14
Pristimantis ridens4	Honduras	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991398	COI	UTA-A 57014	14.93	-86.14
Pristimantis ridens4	Honduras	15-1800	Pinto et al. 2012	JN991584	Tyr	UTA-A 57014	14.93	-86.14
Pristimantis riveti	Ecuador	2620–3420	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493348	12S - 16S	KU218035	-2.603944	-78.494262
Pristimantis rozei	NR	1000	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493691	12S - 16S	NR	NR	NR
Pristimantis rozei	NR	1000	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493491	Tyr	NR	NR	NR
Pristimantis sagittulus	Peru	2050 2200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493705	12S - 16S	KU291635	-10.653064	-75.397168
Pristimantis sagittulus	Peru	2050 2200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493501	Tyr	KU291635	-10.653064	-75.397168
Pristimantis saltissimus	Guyana	698-1560	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186693	12S - 16S	ROM43310	5.10972	-59.8102776
Pristimantis samaipatae	Bolivia	800-2000	Pinto et al. 2012	FJ438814	12S	MNCN 42989	-19.860534	-63.650942
Pristimantis samaipatae	Bolivia	800-2000	Pinto et al. 2012	FJ438803	16S	MNCN 42989	-19.860534	-63.650942
Pristimantis savagei1	Colombia	1000–2400	Pinto et al. 2012	JN991536	12S	ANDES-A 79	4.25	-73.58
Pristimantis savagei1	Colombia	1000–2400	Pinto et al. 2012	JN991467	16S	ANDES-A 79	4.25	-73.58
Pristimantis savagei1	Colombia	1000–2400	Pinto et al. 2012	JN991401	COI	ANDES-A 79	4.25	-73.58
Pristimantis savagei1	Colombia	1000–2400	Pinto et al. 2012	JN991587	Tyr	ANDES-A 79	4.25	-73.58
Pristimantis schultei	Peru	1900	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493681	12S - 16S	KU212220	-6.281487	-77.900876
Pristimantis simonbolivari	Ecuador	3200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493671	12S - 16S	KU218254	-1.661981	-78.867898
Pristimantis simonsii	Peru	3050–3760	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186665	12S - 16S	KU 212350	-7.240071	-78.64925
Pristimantis simoterus	Colombia	2700–4350	NP	DQ195471	16S	CAP823	5.089815	-75.333104
Pristimantis sp_1	NR	NR	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493356	12S - 16S	MHNSM-LR4341	NR	NR
Pristimantis sp_2	Ecuador	NR	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186700	12S - 16S	KU 179221	-0.952094	-79.05383
Pristimantis sp_3	Ecuador	NR	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186661	12S - 16S	KU218140	-1.908698	-78.98158
Pristimantis sp_4	Ecuador	NR	Darst y Cannatella. 2004	AY326002	12S - 16S	NR	0.646453	-77.522891
Pristimantis spinosus	Ecuador	1707–2835	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493673	12S - 16S	KU218052	-2.909377	-78.711872
Pristimantis stictogaster	Peru	1470–2790	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493704	12S - 16S	KU291659	-10.653064	-75.397168
Pristimantis stictogaster	Peru	1470–2790	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493506	Tyr	KU291659	-10.653064	-75.397168
Pristimantis subsigillatus	Ecuador	100–670	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493525	12S - 16S	KU218147	-2.183271	-79.579053
Pristimantis suetus	Colombia	1800-2800	Pinto et al. 2012	JN991537	12S	MHUA 4404	6.23	-75.16
Pristimantis suetus	Colombia	1800-2800	Pinto et al. 2012	JN991469	16S	MHUA 4404	6.23	-75.16
Pristimantis supernatis	Ecuador	2540–3200	Darst y Cannatella. 2004	AY326005	12S - 16S	WED 52961	0.646453	-77.522891
Pristimantis surdus	Ecuador	1550–3190	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493687	12S	KU177847	NR	NR
Pristimantis taeniatus1	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991425	16S	ANDES-A 635	10.22	84.6
Pristimantis taeniatus1	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991488	12S	ANDES-A 635	10.22	84.6
Pristimantis taeniatus1	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991354	COI	ANDES-A 635	10.22	84.6
Pristimantis taeniatus2	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991491	12S	ANDES-A 638	5.12	-74.95

Pristimantis taeniatus2	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991356	COI	ANDES-A 638	5.12	-74.95
Pristimantis taeniatus3	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991428	16S	ANDES-A 640	5.12	-74.95
Pristimantis taeniatus3	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991492	12S	ANDES-A 640	5.12	-74.95
Pristimantis taeniatus3	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991357	COI	ANDES-A 640	5.12	-74.95
Pristimantis taeniatus4	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991430	16S	ANDES-A 685	6.98	-75.13
Pristimantis taeniatus4	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991494	12S	ANDES-A 685	6.98	-75.13
Pristimantis taeniatus4	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991359	COI	ANDES-A 685	6.98	-75.13
Pristimantis taeniatus5	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991431	16S	ANDES-A 48	4.8	-76.19
Pristimantis taeniatus5	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991495	12S	ANDES-A 48	4.8	-76.19
Pristimantis taeniatus5	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991360	COI	ANDES-A 48	4.8	76.19
Pristimantis taeniatus6	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991429	16S	ANDES-A 61	6.03	-75.1
Pristimantis taeniatus6	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991493	12S	ANDES-A 61	6.03	-75.1
Pristimantis taeniatus6	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991358	COI	ANDES-A 61	6.03	-75.1
Pristimantis taeniatus6	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991558	Tyr	ANDES-A 61	6.03	-75.1
Pristimantis taeniatus7	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991427	16S	ANDES-A 486	5.46	-74.34
Pristimantis taeniatus7	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991427	12S	ANDES-A 486	5.46	-74.34
Pristimantis taeniatus8	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991541	12S	NR	9.15	-79.85
Pristimantis taeniatus8	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991472	16S	NR	9.15	-79.85
Pristimantis taeniatus8	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991406	COI	NR	9.15	-79.85
Pristimantis taeniatus8	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991590	Tyr	NR	9.15	-79.85
Pristimantis taeniatus9	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991539	12S	ANDES-A 645	5.12	-74.95
Pristimantis taeniatus9	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991404	COI	ANDES-A 645	5.12	-74.95
Pristimantis taeniatus9	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991589	Tyr	ANDES-A 645	5.12	-74.95
Pristimantis taeniatus10	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991538	12S	NR	8.05	-77.58
Pristimantis taeniatus10	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991470	16S	NR	8.05	-77.58
Pristimantis taeniatus10	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991403	COI	NR	8.05	-77.58
Pristimantis taeniatus10	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991588	Tyr	NR	8.05	-77.58
Pristimantis taeniatus11	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991542	12S	ANDES-A 480	1.1	-77.92
Pristimantis taeniatus11	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991473	16S	ANDES-A 480	1.1	-77.92
Pristimantis taeniatus11	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991407	COI	ANDES-A 480	1.1	-77.92
Pristimantis taeniatus11	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991591	Tyr	ANDES-A 480	1.1	-77.92
Pristimantis taeniatus12	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991543	12S	ANDES-A 501	5.46	-74.34
Pristimantis taeniatus12	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991474	16S	ANDES-A 501	5.46	-74.34
Pristimantis taeniatus12	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991408	COI	ANDES-A 501	5.46	-74.34
Pristimantis taeniatus12	Colombia	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991592	Tyr	ANDES-A 501	5.46	-74.34
Pristimantis taeniatus13	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991540	12S	CH 4999	8.65	-80.11
Pristimantis taeniatus13	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991471	16S	CH 4999	8.65	-80.11

Pristimantis taeniatus13	Panama	0-1400	Pinto et al. 2012	JN991405	COI	CH 4999	8.65	-80.11
Pristimantis terraebolivaris	NR	300-1200	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EU186650	12S - 16S	NR	NR	NR
Pristimantis thymalopsoides	Ecuador	2460–2480	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493514	12S - 16S	KU177861	-0.952094	-79.05383
Pristimantis thymelensis	Ecuador	3310–4150	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493516	12S - 16S	QCAZ16428	0.02900	-77.9860
Pristimantis thymelensis	Ecuador	3310–4150	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EF493503	Tyr	QCAZ16428	0.02900	-77.9860
Pristimantis toftae1	Peru	NR	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493353	12S - 16S	KU215493	-12.576856	-69.043497
Pristimantis toftae2	Peru	NR	Pinto et al. 2012	JN991503	12S	MUSM 26791	9.61	-74.94
Pristimantis toftae2	Peru	NR	Pinto et al. 2012	JN991439	16S	MUSM 26791	9.61	-74.94
Pristimantis toftae2	Peru	NR	Pinto et al. 2012	JN991566	Tyr	MUSM 26791	9.61	-74.94
Pristimantis glandulosus	Ecuador	2105-2890	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493512	12S - 16S	KU218013	-0.716667	-77.800000
Pristimantis unistrigatus	Ecuador	2200-3400	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493387	12S - 16S	KU218057	0.382589	-78.657605
Pristimantis unistrigatus	Ecuador	2200-3400	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493505	Tyr	KU218057	0.382589	-78.657605
Pristimantis uranobates	NR	2250-3600	NP	DQ195476	16S	MAV258	5.568259	-74.809737
Pristimantis urichi	Trinidad	0-936	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493699	12S - 16S	USNM336098	NR	NR
Pristimantis urichi	Trinidad	0-936	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493488	Tyr	USNM336098	NR	NR
Pristimantis verecundus	Ecuador	1700-2020	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493686	12S - 16S - Val	QCAZ12410	NR	NR
Pristimantis versicolor	Ecuador	2750–3100	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493389	12S - 16S - Val	KU218096	-3.995463	-79.14033
Pristimantis versicolor	Ecuador	2750–3100	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493493	Tyr	KU218096	-3.995463	-79.14033
Pristimantis vertebralis	Ecuador	1800-2710	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493689	12S - 16S	KU177972	NR	NR
Pristimantis viejas1	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991544	12S	ANDES-A 637	5.12	-74.95
Pristimantis viejas1	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991409	COI	ANDES-A 637	5.12	-74.95
Pristimantis viejas1	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991593	Tyr	ANDES-A 637	5.12	-74.95
Pristimantis viejas2	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991546	12S	ANDES-A 470	6.29	-75.03
Pristimantis viejas2	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991476	16S	ANDES-A 470	6.29	-75.03
Pristimantis viejas2	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991411	COI	ANDES-A 470	6.29	-75.03
Pristimantis viejas2	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991595	Tyr	ANDES-A 470	6.29	-75.03
Pristimantis viejas3	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991545	12S	ANDES-A 496	6.82	-75.15
Pristimantis viejas3	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991475	16S	ANDES-A 496	6.82	-75.15
Pristimantis viejas3	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991410	COI	ANDES-A 496	6.82	-75.15
Pristimantis viejas3	Colombia	800-1880	Pinto et al. 2012	JN991594	Tyr	ANDES-A 496	6.82	-75.15
Prstimantis walkeri	Ecuador	100–1270	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493518	12S - 16S	KU218116	-0.387818	-78.496022
Prstimantis walkeri	Ecuador	100–1270	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493490	Tyr	KU218116	-0.387818	-78.496022
Pristimantis wiensi	Peru	1600-1735	Heinicke, Duellman y Hedges. 2007	EF493377	12S	KU219796	-5.201871	-80.526833
Pristimantis w-nigrum1	Ecuador	800-3300	Darst y Cannatella. 2004	AY326004	12S - 16S	WED 53045	0.662553	-78.019539
Pristimantis zeuctotylus	Guyana	10-300	Hedges, Duellman y Heinicke. 2008	EU186678	16S - 12S	ROM43978	5.12943	-59.8211
Pristimantis zophus1	Colombia	2030–2680	Pinto et al. 2012	JN991549	12S	ANDES-A 54	6.03	-75.1
Pristimantis zophus1	Colombia	2030–2680	Pinto et al. 2012	JN991479	16S	ANDES-A 54	6.03	-75.1

Pristimantis zophus1	Colombia	2030–2680	Pinto et al. 2012	JN991414	COI	ANDES-A 54	6.03	-75.1
Pristimantis zophus1	Colombia	2030–2680	Pinto et al. 2012	JN991598	Tyr	ANDES-A 54	6.03	-75.1
Pristimantis zophus2	Colombia	2030–2680	Pinto et al. 2012	JN991480	16S	ANDES-A 65	6.41	-76.08
Pristimantis zophus2	Colombia	2030–2680	Pinto et al. 2012	JN991415	COI	ANDES-A 65	6.41	-76.08
Pristimantis zophus3	Colombia	2030–2680	Pinto et al. 2012	JN991548	12S	ANDES-A 66	6.41	-76.08
Pristimantis zophus3	Colombia	2030–2680	Pinto et al. 2012	JN991478	16S	ANDES-A 66	6.41	-76.08
Pristimantis zophus3	Colombia	2030–2680	Pinto et al. 2012	JN991413	COI	ANDES-A 66	6.41	-76.08
Pristimantis zophus3	Colombia	2030–2680	Pinto et al. 2012	JN991597	Tyr	ANDES-A 66	6.41	-76.08

11 BIBLIOGRAFÍA

- AMPHIBIAWEB. 2013. Information on amphibian biology and conservation. Consultado el 28 de Noviembre de 2012. Disponible en: <http://amphibiaweb.org/>.
- ÁLVAREZ, E.O., MOSQUERA, L., SILVA, G., y GUZMÁN, J. C. 2001. Paramos de Colombia. Banco de Colombia. Cali, Valle del Cauca, Colombia. 340 p.
- ARIAS, L.A. 1995. El relieve de la zona central de Antioquia: Un palimpsesto de eventos tectónicos y climáticos. En: Revista Facultad de ingeniería, Universidad de Antioquia. Vol.; 10; p. 19-24.
- BATES, R.M., y ZINK, R.M. 1994. Evolution into the Andes: molecular evidence for species relationships in the genus *Letopogon*. En: Auk. Vol.; 111; p. 507–515.
- BARNES, J.B., Y EHLERS T.A. 2009. Ehlers. End member models for Andean Plateau uplift. En: Earth-Science Reviews. Vol.; 97. No. 1-4; p. 105-132.
- BERNAL, M.H., y LYNCH, J.D. 2008. Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans en Colombia. En: Zootaxa. Vol.; 1826. p. 1-25.
- BERNAL, M.H., MONTEALEGRE, D.P., Y PÁEZ, C.A. 2004. Estudio de vocalización de trece especies de anuros del municipio de Ibagué, Colombia. En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Vol.; 28. No. 108; p. 385-390.
- BOTERO, G. 1963. Contribución al conocimiento de la geología de la zona central de Antioquia. En: Anales Facultad de Minas. Vol.; 57. p. 111-120.

- BURGL, H. 1966. The oogenesis in the Andean system of Colombia. En: Tectonophysics. Vol.; 4. p. 4-6.
- BUSH, G. L. 1975. Modes of Animal Speciation. En: Annual Review of Ecology and Systematics. Vol.; 6. p. 339-364.
- CADAVID, J.G., ROMÁN-VALENCIA, C., y A. GÓMEZ, F. 2005. Composición y estructura de anfibios anuros en un transecto altitudinal de los Andes centrales de Colombia. En: Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Vol.; 7. No 2; p. 103-118.
- CUERVO, A.M., PULGARÍN, P.C., Y CALDERÓN, D. 2008. New distributional bird data from the cordillera central of the Colombian Andes, with implications for the biogeography of northwestern South America. En: The Condor. Vol.; 110. No. 3; p. 526-537.
- DAZA, J.M., SMITH, E.N., PÁEZ, V.P., Y PARKINSON, C.L. 2009. Complex evolution in the Neotropics: The origin and diversification of the widespread genus *Leptodeira* (Serpentes: Colubridae). Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.; 53. No. 3; p. 653-667.
- DOAN, T. 2003 A south-to-north biogeographic hypothesis for Andean speciation: evidence from the lizard genus *Protoporus* (Reptilia, Gymnophthalmidae). Journal of Biogeography. Vol.; 30. p. 361-37.
- DRUMMOND, A. J., HO, Y. W., PHILLIPS, M.J., Y RAMBAUT, A. 2006. Relaxed Phylogenetics and Dating with Confidence. En: PLoS Biol. Vol.; 4. No 5; p. 88-95.
- FJELDSA, J., BOWIE, R.C., Y RAHBEEK, C. 2012. The role of mountain ranges in the diversification of birds. En: Annual Review of Ecology and Systematics. Vol.; 43. p. 249-265.
- FJELDSA, J. 1994. Geographical patterns of relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. En: Biodiversity and conservation. Vol.; 3. No. 3; p. 107-26.
- FLÓREZ, A. 2003. Colombia: evolución de sus relieves y modelados. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. 459 p.

- FROST, D.R. 2011. Amphibian species of the world. Consultado el 28 de Noviembre de 2012. Disponible en: [http://: research.Amnh.org/vz/herpetology/amphibia/American Museum of Natural History](http://research.Amnh.org/vz/herpetology/amphibia/American Museum of Natural History).
- FUTUYMA, D.J. 1998. Evolutionary biology. Third edition. Sinauer Associates. Sunderland, Escocia. 320 p.
- GARCÍA-R., J.C., CÁRDENAS-H, H., Y CASTRO-H, F. 2007. Relación entre la diversidad de anuros y los estados sucesionales del bosque muy húmedo montano bajo del valle del Cauca, Suroccidente colombiano. En: Caldasia. Vol.; 29. No. 2; p. 363-374.
- GARCÍA-R, J. C., CRAWFORD, A.J., MENDOZA, A., OSPINA, O., CARDENAS, H., Y CASTRO, F. 2012. Comparative Phylogeography of direct-developing frogs (Anura: Craugastoridae: Pristimantis) in the southern Andes of Colombia. En: PLoS ONE. Vol.; 7. No. 9; p. 1-9.
- GHALAMBOR, C.K., HUEY, R.B., MARTIN, P.R., TEWKSBURY, J.J., Y WANG, G. 2005. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. En: Integrative and Comparative Biology. Vol.; 46. p. 5-17.
- GRANT, V. 1971. Plant Speciation. Columbia University Press. New York & London. 450 p.
- GREGORY-WODZICKI, K.M. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. En: Geological Society of America Bulletin. Vol.; 112. No: 7. p. 1091-1105.
- GUAYASAMIN, J.M. 2006. A new Species of frog of the *Eleutherodactylus lacrimosus* assemblage (Leptodactylidae) from the western amazon basin; with comments on the utility of canopy surveys in lowlands rainforest. En: Herpetologica. Vol.; 62. No. 2. p.191-202.
- GUAYASAMIN, J.M., CASTROVIEJO-FISHER, S., AYARZAGUEÑA, J., TRUEB, L., Y VILA, C. 2008. Phylogenetic relationship of glassfrogs (Centrolenidae) based on mitochondrial and nuclear genes. En: Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.; 48. No. 2; p. 574-595.

- HALL, T.A. 2001. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis, version 5.09. Department of Microbiology, North Carolina State University, Raleigh, NC.
- HALL, P.W. 2005. Montane speciation patterns in *Ithomiola* butterflies (Lepidoptera Riodinidae): are they consistently moving up in the world?. En: Proceedings of the Royal Society of London. Vol.; 272. p. 2457–2466.
- VAN DER HAMMEN, T. 1974. The Pleistocene Changes of Vegetation and Climate in Tropical South America. En: Journal of Biogeography. Vol.; 1. No. 1; p. 3-26.
- HARTLEY, J.A. 2003. Andean uplift and climate change. En: Journal of Geological Society. Vol.; 160. No. 1; p. 7-10.
- HEDGES, S.B., DUELLMAN, W.E., Y HEINICKE, M.P. 2008. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. En: Zootaxa. Vol.; 1737. p. 1-182.
- HEINICKE, M.P., DUELLMAN, W.E., Y HEDGES, S.B. 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. En: Proceedings of the National Academy of Sciences. Vol.; 104. No. 24; p. 10092-10097.
- HILLIS, D.M Y WIENS, J.J. 2000. Molecules versus morphology in Systematics. En: Phylogenetics analysis of morphological data. Smithsonian institution Press. Estados Unidos; Washington. 450 p.
- INGEOMINAS. 2001. Introducción a la geología con ejemplos de Colombia. Ingeominas press, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. 120 p.
- IRWING, E. 1971. Evolución Estructural de los Andes más Septentrionales de Colombia. Boletín Geológico. Vol.; 19. No. 2; p. 10-20.
- JANKOSWSKI, J. E., ROBINSON, S. K., Y LEVEY, D.J. 2010. Squeezed at the top: Interspecific aggression may constrain elevational ranges in tropical birds. En: Ecology. Vol.; 9. p. 1877-1884.

- JANZEN, D.H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*. Vol.; 101. p. 233–249.
- KAWAKITA, A., SOTA, T. ITO, M., ASCHER, J.S., TANAKA, H., KATO, M., Y ROUBIK, D. W. 2004. Phylogeny, historical biogeography, and character evolution in bumble bees (*Bombus*: Apidae) based on simultaneous analysis of three nuclear gene sequences. En: *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol.; 31. p. 799-804.
- KNOWLTON, N. 1993. Sibling Species in the Sea. En: *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol.; 24. p.189-216
- KOSCINK, D., HANDFORD, P., PABLO, L., TUBARO, N., SHARP, S., Y LOUGHEED. S.C. 2008. Pleistocene climatic cycling and diversification of Andean treefrog, *Hypsiboas andinus*. En: *Molecular Ecology*. Vol.; 17. p. 2010-2025.
- LANFEAR, R., CALCOTT, B. HO, S., Y GUINDON, S. 2012. Partition Finder: Combined Selection of Partitioning Schemes and Substitution Models for Phylogenetic Analyses. En: *Molecular Biology and evolution*. Vol.; 29. No. 6; p. 1695-1701.
- LLANO-MEJÍA, J., CORTES-GÓMEZ, A.M., AND CASTRO-HERRERA, F. 2010. Lista de anfibios del departamento del Tolima, Colombia. *Biota Colombiana* 11:89-106.
- LYNCH, J.D. 1999. Ranas pequeñas, la geometría de evolución, y la especiación de los andes Colombianos. En: *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Vol.; 23. No. 86; p. 143-159.
- LYNCH, J.D. 1991. New diminute *Eleutherodactylus* from Cordillera Central of Colombia (Amphibia: Leptodactylidae). En: *Journal of Herpetology*. Vol.; 25. No. 3. p. 344-352.
- LYNCH, J.D. Y ARDILA-R, M.C. 1999. The *Eleutherodactylus* of taeniatus complex in western Colombia: Taxonomy and distribution. En: *Revista de la*

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Vol.; 23. No. 89; p. 615-624.

- LYNCH, J. D., y DUELLMAN, W.E. 1997. Frogs of the genus *Elutherodactylus* in the western Ecuador systematic, ecology and Biogeography. En: The University of Kansas Natural History Museum Buletin. No. 23; p. 1-237.
- LYNCH, J.D. y RUEDA-ALMONACID, J.V. 1998. The frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the eastern flank of the northern cordillera Central of the Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Vol.; 22. No. 85; p. 561-570.
- LYNCH, J.D., RUIZ-C, P., ARDILA-R, M.C. 1997. Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads. En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Vol.; 21. No. 80. p. 237-248.
- LYNCH, J.D., RUIZ-C, P., ARDILA-R, M.C. 1994. The identities of the Colombian frogs confused with *Eleutherodactylus latidiscus* (Boulenger) (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). Ocassional Papers of the Natural History Museum the University of Kansas Lawrence, Kansas. No. 170; p. 1-42.
- LYNCH, J.D., AND SUAREZ-MAYORGA, A.M. 2002. Análisis biogeográfico de los anfibios paramunos. Caldasia. Vol.; 24. No. 2; p. 471-480.
- LONDOÑO, A. C. 1998. Geoformas asociadas al Batolito Antioqueno. Geología Colombiana. Vol.; 23. p.133-143.
- MCCRACKEN, S. F., FORSTNER, M.R., Y DIXON, J.R. 2007. A new species of the *Eleutherodactylus lacrimosus* assemblage (Anura, Brachycephalidae) from the lowland rainforest canopy of Yasuni National Park, Amazonian Ecuador. En: Phyllomedusa. Vol.; 6. No. 1; p. 23-35.
- MÉNDEZ-NARVAÉZ, J., BOLÍVAR-G, W., Y CASTRO-HERRERA, F. 2010. Amphibia, Anura, Strabomantidae, *Pristimantis permixtus* Lynch, Ruiz, Ruiz-Carranza, and Ardila- Robayo, 1994: Distribution extention, Valle del Cauca, Colombia. En: Check List. Vol.; 6. p. 499-500.
- MORALES M., OTERO J., VAN DER HAMMEN T., TORRES A., CADENA C., PEDRAZA C., RODRÍGUEZ N., FRANCO C., BETANCOURTH J.C., OLAYA

- E., POSADA E. Y CÁRDENAS L. 2007. Atlas de páramos de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. 208 p.
- MORGAN, M.J. y KELCHNER, S.A. 2010. Inference of molecular homology and sequence alignment by direct optimization. En: Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.; 56. No. 1; p. 305-311.
 - MORITZ, C.J., PATTON, L., SCHNEIDER, C.J., y SMITH, T.B. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. Annual Review in Ecology and Systematic. Vol.; 31. p. 533–563.
 - NAVAS, C. A. 2005 Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. En: Integrative and Comparative Biology. Vol.; 46. No. 1. p. 82-91.
 - NEE, S.C., MAY, R.M., y HARVEY, P. 1994. The reconstructed evolutionary process. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Vol.; 344. p. 305-311.
 - NICHOLAS, K.B., JR. NICHOLAS, H. B., y DEERFIELD, D.W. 1997 GeneDoc: Analysis and Visualization of Genetic Variation. En: Embnew News. Vol.; 4. p. 14
 - PAGE, W., Y JAMES, M. 1981. Deposits near Medellin. Colombia: implications to tectonics and erosion rate. Primer seminario sobre el cuaternario en Colombia . En: Revista CIAF. Vol.; 6. p. 421-454.
 - PARSON, J. J. 1982. The northern Andean environment. Mountain research and development. Vol.; 2. No. 3; p. 253-262.
 - PAGEL, M. 1999. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. En: Systematic Biology. Vol.; 48. No. 3; p. 612–622.
 - PINTO-SÁNCHEZ, N. R., IBÁÑEZ, R., MADRIÑÁN, S., SANJUR, O. I., BERMINGHAM, E., Y CRAWFORD, A.J. 2012. The Great American Biotic Interchange in frogs: Multiple and early colonization of Central America by the

- South American genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae). En: *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol.; 62. No. 3; p. 954-972.
- POTTS, R., Y BEHRENSMEYER, A.K. 1992. Late Cenozoic terrestrial ecosystems. In: *terrestrial ecosystems through Time. Evolutionary paleoecology of terrestrial Plants and Animals*. Chicago University Press, Chicago. USA. 420 p.
 - PYRON, A.R. Y WIENS, J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol; 61. No. 2; p. 543-583.
 - RAHBEK, C., Y GRAVES, G.R. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. En: *Proceedings of the national academy of sciences of the united states of America*. Vol.; 98. p. 4534–4539.
 - RAMBAUT, A. Y DRUMMOND, A. 2004. Tracer 1.3. University of Edinburgh. Consultado el 24 de Diciembre de 2012. Disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer>.
 - RUIZ-C, P.M., Y LYNCH, J.D. 1997. Seis nuevas especies de *Eleutherodactylus* Dumeril y Bribon, 1841 (Amphibia: Leptodactylidae) del norte de la cordillera Occidental de Colombia. En: *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Vol.; 21. No. 79. p. 155-174.
 - RONQUIST, F. 1997. Dispersal–vicariance analysis: a new approach to quantification of historical biogeography. En: *Systematic Biology*. Vol.; 46. No 2. p. 195-203.
 - SÁNCHEZ, H. 2005. Noroccidente medio antioqueño. En: OSPINA, A., HOYOS, G., HERNÁNDEZ, M., SÁNCHEZ, H., ARIAS, J., VARGAS, I., NADACHOWSKI, E., VALENCIA, M., CARVAJAL, C., ARROYABE, M., RAMÍREZ, M., BRITO, V., OSPINA, J., SALGADO, A., MUÑOZ, R., GAVIRIA, J., MURILLO, N., LOTERO, J., BALLESTEROS, H., GÓMEZ, L., SARRIA, S., SÁNCHEZ, J. Páramos de las cordilleras central y occidental de Colombia,

Informe región grupo de trabajo de páramos centro occidente. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC, Dirección Técnica Ambiental. Cali, Valle del Cauca, Colombia.

- SANTOS, J.C., COLOMA, L.A., SUMMERS, K.J., CALDWELL, P., REE, R., y CANATELLA, D. 2009. Amazonian Amphibian Diversity Is Primarily Derived from Late Miocene Andean Lineages. En: PLoS ONE. Vol.; 7. No. 3; p. 448-461.
- SEDANO, R.E., y BURNS, K.J. 2011. Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). En: Journal of biogeography. Vol.; 37. p. 325-343.
- SCHWARZ, G. 1978. Estimating the dimension of a model. En: Annals of statistics. Vol.; 6. p. 461-464.
- SMITH, S., MONTES DE OCA, A.D. REEDER, T.W., Y WIENS, J.J. 2006. A phylogenetic perspective on elevational species richness patterns in Middle American treefrogs: why so few species in the tropical rainforest?. En: Evolution Vol.; 61. No. 5; p.1188-1207.
- IUCN 2012. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. Consultado el 20 de Noviembre de 2012. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org>.
- VAN DER HAMMEN, T. 1974. The Pleistocene Changes of Vegetation and Climate in Tropical South America. Journal of Biogeography. Vol.; 1. No. 1; p. 3-26.
- VAN DER HAMMEN, T., y CLEEF, A.M. 1983. Datos para la historia de la flora Andina. En: Revista Chilena de Historia Natural. Vol.; 56. p. 96-107.
- WHEELER, W.C. 2001. "Homology and DNA Sequence Data." In The Character concept in evolutionary biology. New York Academic Press. New York, USA. 430 p.
- WHEELER, W.C., AAGESEN, L., ARANGO, C.P., J. FAIVOVICH, T. GRANT, C. A. D'HAESE, D. JANIES, W. L. SMITH, A. VARÓN, G. GIRIBET, 2005. Dynamic Homology and Phylogenetic Systematics: A Unified Approach Using

POY. United States of America. American Museum of Natural History, Published in cooperation with NASA Fundamental Space Biology. 320 p.

- WIENS, J.J. y GRAHAM, C. H. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Vol.; 36. p. 519-539.
- WIENS, J.J., FETZNER, J. W., PARKINSON, C.L., y REEDER, T.W. 2005. Hylid Frog Phylogeny and Sampling Strategies for Speciose Clades. En: *Systematic Biology*. Vol; 54. No. 5. p. 778-807.
- WIENS, J.J., PARRA-OLEA, G., GARCÍA-PÉREZ, M., Y WAKE, D.B. 2007. Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. En: *Proceedings of the Royal Society*. Vol.; 274. p. 929-928.
- WORTLEY, A. H., y Scotland, R.W. 2006. The Effect of Combining Molecular and Morphological Data in Published Phylogenetic Analyses. *Systematic biology*. Vol.; 55. p. 677-685.