



**Universidad de Concepción**

**Dirección de Postgrado**

**Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas**

**Programa de Magíster en Ciencias con mención en Zoología**

**LA OROGÉNESIS ANDINA COMO PROMOTORA DE LA DIVERSIFICACIÓN  
NEOTROPICAL: UNA APROXIMACIÓN COMPARATIVA DE QUIRÓPTEROS  
Y ROEDORES**

**POR**

**KATERYN SALOMÉ PINO BOLAÑOS**

**Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en  
Zoología**

**Profesor Guía: Enrique Rodríguez Serrano**

**Profesor Co-Guía: Cristián E. Hernández Ulloa**

**agosto 2020**

**Concepción – Chile**

*“The philosophical study of nature endeavours, in the vicissitudes of phenomena, to connect the present with the past.”*

*“Insight into universal nature provides an intellectual delight and sense of freedom that no blows of fate and no evil can destroy.”*

Alexander von Humboldt

Se autoriza la reproducción total o parcial con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento.

Cita bibliográfica:

Pino, K. (2020). La orogénesis Andina como promotora de la diversificación Neotropical: Una aproximación comparativa de quirópteros y roedores. Tesis para optar al título de Magíster en Ciencias con mención en Zoología, Facultad de Ciencias Naturales. Universidad de Concepción, Chile.

Dedicada a la memoria de mi madre,

*Doña Lupe Laura Bolaños Bedregal*

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todos quienes de una u otra manera me apoyaron y acompañaron en este largo proceso de formación académica y personal.

A mi familia, Mirtha, Dayana, Maykoll y Mayra, quienes, a pesar de la distancia, han secundado con su afecto este largo viaje. A Alexander, mi compañero de vida, sueños, proyectos y aventuras, por su incondicional apoyo.

Agradezco muy especialmente a mi tutor, Dr. Enrique Rodríguez-Serrano, quien me apoyó incondicionalmente en todo el desarrollo de esta tesis, desde que fuera solo una idea. Por guiarme durante este proceso de formación académica. Al Dr. Cristián E. Hernández y miembros de la comisión revisora de esta tesis, Dr. Paúl M. Velazco y Dr. Luis E. Parra, por sus comentarios y aportes.

Agradezco profundamente a Victoria Herrera, Heydi Villalobos y Sandra Ferrada, mis súper heroínas en el trabajo de laboratorio. Por compartir conmigo todos los tips y trucos en los análisis moleculares y alentarme en la parte más dura de esta tesis. Al Dr. Ricardo Galleguillos, por permitirme el acceso al Laboratorio de Genética y Acuicultura donde se hicieron los análisis moleculares de esta tesis.

A mis amigos de los Laboratorios; Mammalogy Lab (Paulito, Dani, Tania, Maquita y Boris) y Ecología Evolutiva y Filoinformática (Rei, Tinti, Nico, Don Erwin, Sandrita, Garen y Oscar), quienes me han acompañado en este largo proceso, compartiendo placenteras discusiones tanto en lo académico como en lo personal.

A mis amigos y compañeros del Magister en Ciencias con mención en Zoología, en especial a Vikita, por apoyarme y alentarme en los momentos más difíciles desde mi llegada a Chile. Y del Doctorado en Sistemática y Biodiversidad, Laurita, Cinthya, Heydi, Claudia, Dávide, Nicza, Amado, Dania, Moni y Javier, por los momentos compartidos.

Al Dr. Evaristo López Tejeda, por permitirme el acceso a las muestras del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa, con las que se desarrollaron parte de esta tesis. Y en especial por su afecto y apoyo en la continuación de mi formación académica.

Finalmente, agradecer a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción, por las becas de arancel y mantención que me permitieron financiar y formar parte de este Programa de Magister. Y al Proyecto FONDECYT 1170486 dirigido por mi tutor, Dr. Enrique Rodríguez-Serrano, por el financiamiento para el desarrollo de esta tesis.

## TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN.....	8
ABSTRACT.....	10
INTRODUCCIÓN.....	12
HIPÓTESIS.....	21
OBJETIVOS.....	22
MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
RESULTADOS.....	33
DISCUSIÓN.....	50
BIBLIOGRAFÍA.....	59
ANEXOS.....	70

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Modelos biogeográficos evaluados para la tribu Akodontini.....	34
Tabla 2. Riqueza de especies, eventos de especiación y eventos de dispersión anagenética y cladogenética, estimados para cada área biogeográfica delimitada.....	35
Tabla 3. Resumen de las simulaciones de eventos biogeográficos para la tribu Akodontini.....	37
Tabla 4. Modelos biogeográficos evaluados para la familia Molossidae.....	48

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Patrón espacial de riqueza de especies de la tribu.....20 Akodontini y la familia Molossidae.	20
Figura 2. Historia biogeográfica de los roedores de la tribu.....36 Akodontini.	36
Figura 3. Patrones de diversificación de la subfamilia.....39 Sigmodontinae y la tribu Akodontini.	39
Figura 4. Frecuencia de la probabilidad a <i>posteriori</i> para.....40 distintos escenarios de cambios discretos en la tasa de diversificación de la subfamilia Sigmodontinae.	40
Figura 5. Tasa de especiación por linajes de akodontinos Andinos.....41 y no Andinos estimada por BAMM.	41
Figura 6. Árbol filogenético consenso de la familia Molossidae.....43 estimado por inferencia Bayesiana.	43
Figura 7. Árbol ultramétrico de Máxima Credibilidad de la.....44 familia Molossidae.	44
Figura 8. Historia biogeográfica de la familia Molossidae.....46	46
Figura 9. Modelos con mayores valores promedio de peso de AIC.....49 estimados por RPANDA para la familia Molossidae.	49

## RESUMEN

Las montañas albergan un cuarto de todas las especies de la Tierra en menos de un décimo de su superficie, configurándose como las regiones con mayor diversidad del planeta. La formación de estas montañas transforma drásticamente el paisaje, generando heterogeneidad topográfica y climática, y creando nuevos hábitats que afectan las dinámicas macroevolutivas (especiación, extinción, dispersión) que determinan los patrones de la diversidad de la vida en la Tierra.

En el Neotrópico se ha propuesto que la orogénesis de Los Andes habría tenido un efecto importante en la diversificación y evolución de la flora y fauna Neotropical. Las hipótesis propuestas sobre este efecto están relacionadas a ecosistemas Andinos y no Andinos: (1) mediante la creación de nuevos ecosistemas y hábitats de elevaciones medias y altas en Los Andes; y (2) como un modificador de las condiciones climáticas (temperatura, precipitación) y de ecosistemas y paisajes de las tierras bajas circundantes a Los Andes, respectivamente.

En esta tesis, se evaluaron estas hipótesis del efecto de Los Andes en los procesos de especiación, extinción y dispersión de dos grupos de mamíferos diversos y con historias evolutivas y distribución contrastantes (roedores de la tribu Akodontini y murciélagos de la familia Molossidae). Con el objetivo de evaluar el rol de Los Andes en la generación de la biodiversidad Neotropical actual. Para ello, se emplearon modelos de diversificación dependientes de variación ambiental (climático y geológico) y modelos biogeográficos explícitos, a partir de filogenias moleculares calibradas. Los resultados de los análisis

indican que Los Andes tendrían un doble rol, como receptor y generador de biodiversidad para taxa con distribuciones Andinas, como los akodontinos. Estos procesos podrían explicar en parte porque Los Andes es la región más diversa del Neotrópico. Por otro lado, los cambios de las condiciones climáticas y la configuración de los ecosistemas y paisajes de las tierras bajas circundantes a Los Andes, ocasionados por la orogénesis Andina, no tendrían un efecto en la historia evolutiva en los molósidos. De esta manera, la respuesta a la orogénesis Andina sería idiosincrática a cada taxa Neotropical, con historias evolutivas y características intrínsecas particulares.

## ABSTRACT

Mountains are home to a quarter of all species on Earth in less than a tenth of their surface area, making them the most diverse regions on Earth. The formation of these mountains drastically transforms the landscape, generating topographic and climatic heterogeneity, and creating new habitats. These changes can have an effect on macroevolutionary dynamics (speciation, extinction, dispersal) that determine the patterns of diversity of life on Earth.

In the Neotropics, it has been proposed that Andean orogeny would have had an important effect on the diversification and evolution of the Neotropical flora and fauna. The hypotheses proposed on this effect are related to Andean and non-Andean ecosystems: (1) through the creation of new ecosystems and habitats of medium and high elevations in the Andes; and (2) as a modifier of climatic conditions (temperature, precipitation) and ecosystems and landscapes of the lowlands surrounding the Andes, respectively.

In order to evaluate the role of the Andes in the generation of current Neotropical biodiversity, these hypotheses were evaluated in two groups of diverse mammals with contrasting evolutionary histories and distribution (akodonts rodents and molossids bats). Accordingly, I used diversification-dependent environmental (climatic and geological) models and explicit biogeographic models, with calibrated molecular phylogenies for both groups. The results of the analyses support a double role of The Andes, as a receptor and generator of biodiversity for taxa with Andean distributions, such as the rodents of the Akodontini tribe. These processes could partly explain why the Andes is the most diverse region of the Neotropics. On the other hand, changes in the climatic conditions and the

configuration of the ecosystems and landscapes of the lowlands surrounding the Andes, caused by the Andean orogeny, would not have an effect on the evolutionary history of the molossids bats. In this way, the response to the Andean orogeny would be idiosyncratic to each Neotropical taxa, with evolutionary histories and particular intrinsic characteristics.

## INTRODUCCIÓN

Las montañas albergan un cuarto de todas las especies de la Tierra en menos de un décimo de su superficie, configurándose como las regiones con mayor diversidad del planeta (Rahbeck, 2019a; Antonelli et al., 2018). La formación de estas montañas transforma drásticamente el paisaje, previamente homogéneo y geológicamente estático (Antonelli et al., 2018). De esta manera, la formación de montañas genera heterogeneidad topográfica y climática, y crea nuevos hábitats en donde linajes de tierras circundantes llegan y diversifican (Fjeldsa et al., 2012; Badgley et al., 2017). Asimismo, la formación de montañas tiene efectos en las tierras bajas circundantes, proporcionando nutrientes y aumentando el suministro de sedimentos y la heterogeneidad de los tipos de suelo, y afectando los climas locales y regionales (Hoorn et al., 2013; Bicudo et al., 2019; Kirschner & Hoorn, 2020; Bicudo et al., 2020).

Los Andes, con más de 7000 km de longitud, constituye el sistema montañoso de mayor longitud en el mundo. Extendiéndose por la costa oeste de Sudamérica, desde el Mar Caribe en el norte hasta Tierra del Fuego en el sur (Ramos, 2009), comprende una de las regiones más diversas del planeta (Myers et al., 2000; Jenkins et al., 2013). La orogénesis de Los Andes fue un proceso espacial y temporalmente asincrónico, siguiendo un patrón de levantamiento de sur a norte y de oeste a este, con periodos episódicos de pulsos en los que levantamiento se intensificó (Ramos, 1999; Milnes, 1987; Garziona et al., 2008; Hoorn et al., 2010b). Evidencia geológica muestra que el mayor levantamiento de Los Andes tuvo lugar los últimos 25 Ma (Oligoceno Tardío – Mioceno Temprano), con dos pulsos en los que el levantamiento se intensificó. La altura

de Los Andes Centrales aumentó de 1.5 a 2.5 km durante un periodo de levantamiento acelerado entre el Mioceno – Plioceno (10 – 6 Ma), seguido por otro pulso en Los Andes del Norte durante el Plioceno – Pleistoceno (5 – 2 Ma) (Gregory-Wodzicki, 2000; Garzzone et al., 2008; Hoorn et al., 2010b). Por su parte, Fiorella et al. (2015), estiman que la paleoelevación de Los Andes Centrales (Altiplano y Vertiente del este), alcanzaban entre 1 y 2 km hacia el Oligoceno–Mioceno (28 – 24.5 Ma), hasta 3 km durante el Mioceno Medio (18 – 11.45 Ma), y finalmente alcanzaron su altitud actual hasta el Mioceno Tardío (6 Ma).

Los procesos orogénicos pueden causar cambios profundos en el paisaje, especialmente si se alcanza el punto de inflexión (*tipping point*). Los puntos de inflexión son umbrales críticos en los que pequeños cambios causan cambios sustanciales en un sistema, que pueden ser irreversibles. Estos pueden incluir incluso cambios geológicos relativamente pequeños, que tienen profundos impactos en los climas regionales y/o globales y pueden dar lugar a cambios ambientales rápidos durante cortos periodos de tiempo, alterando sustancialmente las condiciones necesarias para que las especies sobrevivan (Silvestro & Shnitzler, 2018). La orogénesis de Los Andes tuvo un impacto significativo en el clima regional, afectando los patrones de circulación atmosférica, cambiando la dirección de los vientos y afectando los regímenes de precipitación y temperatura (Aron & Poulsen, 2018; Hoorn et al. 2010b). Modelos propuestos (Poulsen et al., 2010; Mulch et al., 2008) muestran que una vez que Los Andes alcanzaron el punto de inflexión o “*tipping-point*” durante el Mioceno, originando cambios drásticos en los patrones de precipitación en cortos periodos de tiempo, ocasionando un efecto “sombra de lluvia” que generó ambientes más

secos al oeste de Los Andes y concentrando las precipitaciones en los flancos del este de la Cordillera. Estos cambios ambientales en cortos periodos de tiempo geológico habrían generado a su vez cambios en la configuración en los paisajes y ecosistemas Sudamericanos, favoreciendo la expansión de ecosistemas abiertos en las tierras bajas (sabanas, bosques secos y xerofíticos, y desiertos) y generando nuevos ecosistemas y hábitats asociados a Los Andes, como los páramos y los bosques montanos (Hoorn et al., 2010b; Aron & Poulsen, 2018; Jaramillo, 2019; Bicudo et al., 2019, Kirschner & Hoorn, 2020). Asimismo, durante el Mioceno, el levantamiento de Los Andes reconfiguró las cuencas hidrográficas de Sudamérica, dando origen a la cuenca del río Amazonas y ocasionando profundos cambios en el paisaje Amazónico (Hoorn et al., 2010b; Kirschner & Hoorn, 2020).

Sobre largos periodos de tiempo, cambios en las condiciones geológicas, climáticas, y topográficas, afectan los procesos clave (especiación, extinción, dispersión) que determinan los patrones de la diversidad de la vida en la Tierra (Silvestro & Schnitzler, 2018; Rahbeck, 2019b). En ese sentido, se ha propuesto que la orogénesis de Los Andes, ha tenido un efecto importante en la diversificación y evolución de la flora y fauna Sudamericana: (i) mediante la creación de nuevos ecosistemas y hábitats de elevaciones medias y altas, como los bosques montanos y páramos; (ii) actuando como una barrera para la dispersión, dividiendo poblaciones al este y oeste de la Cordillera, así como internamente en los valles y picos que forma; (iii) funcionando como un corredor para la dispersión de especies adaptadas a las condiciones de hábitats montañosos; y (iv) como un modificador de las condiciones climáticas (temperatura, precipitación), hidrológicas y mineralógicas que afectó a su vez los

ecosistemas y paisajes de las tierras bajas circundantes a Los Andes (Antonelli et al., 2009; Hoorn et al., 2010b, 2013; Luebert & Weigend, 2014; Bicudo et al., 2019).

Aunque varios estudios han documentado el impacto de Los Andes para distintos taxa, principalmente de plantas (Hughes & Eastwood, 2006; Antonelli et al., 2009; Sanín et al., 2016; Lagomarsino et al., 2016; Diazgranados & Barber, 2017; Pérez-Escobar et al., 2017; Bacon et al., 2018) y algunos grupos de vertebrados (anfibios, reptiles y aves) (Santos et al., 2009; Esquerré et al., 2018; Condamine et al., 2018) e invertebrados (mariposas) (Chazot et al., 2016). Recientemente, Antonelli et al. (2018), basados en un análisis biogeográfico de 4450 especies de plantas (angiospermas y helechos) y vertebrados (anfibios, reptiles, aves y mamíferos), muestran que la Amazonía es la fuente principal de la biodiversidad Neotropical, esta región provee más del 60% del total de las especies al resto de las regiones. Además, la mayor parte de estos eventos de dispersión son hacia Mesoamerica, el Cerrado y el Chaco. Por su parte, Olave et al. (2019) re-analizan los resultados de Esquerré et al. (2018) y muestran que Los Andes no tendrían un efecto en la diversificación de un grupo de lagartijas (Liolaemidae) altamente diverso (> 300 spp.). Estos resultados contradicen la propuesta previa de la importancia de Los Andes y su rol determinante en el origen y configuración de la biodiversidad Neotropical. En ese sentido, ¿por qué Los Andes concentran la mayor diversidad biológica actual en el Neotrópico?, o si ¿Los Andes tuvieron algún rol en la generación de la biodiversidad que albergan?, y más importante aún ¿qué mecanismos explican este patrón? continúan siendo preguntas abiertas. Asimismo, los estudios que documentan el efecto de Los Andes han sido enfocados en taxa con distribución mayormente Andina, por lo que la

hipótesis del efecto de la orogénesis de esta Cordillera sobre la diversidad que habita áreas circundantes a Los Andes ha sido menos estudiada. Huang et al. (2018) y Silvestro & Schnitzler (2018), muestran que la formación de montañas, en Turquía y el oeste de los Estados Unidos, respectivamente, tuvieron un efecto en los procesos de especiación, extinción y recambio de especies en varios grupos de mamíferos (Artiodactyla, Carnivora, Perissodactyla, Primates, Proboscidea, Rodentia) distribuidos en áreas adyacentes a la región montañosa. Silvestro & Schnitzler (2018), proponen un modelo macroevolutivo de cambios en las tasas de especiación y extinción, como respuesta a los cambios ambientales ocasionados por la orogénesis. En este modelo, tales cambios ambientales, afectarían las tasas de especiación debido a la adaptación de las especies a las nuevas condiciones y posterior divergencia, y las tasas de extinción si las especies no se adaptan a las nuevas condiciones.

Por su parte, Bicudo et al. (2019), modelan la relación entre el levantamiento Andino y la evolución de los ecosistemas Amazónicos, sus resultados muestran que la orogénesis Andina contribuyó a una historia de cambios dinámicos en la evolución de los ecosistemas Amazónicos y que los patrones de diversidad filogenética y riqueza de especies de aves paseriformes (1700 especies) estarían asociados a la evolución de estos ecosistemas de tierras bajas. De esta manera, la formación de sistemas montañas afectan el clima y la configuración de los paisajes de tierras bajas; y estos cambios a su vez pueden tener un efecto en la historia evolutiva de la biodiversidad.

En base a estos antecedentes y problemática, en esta tesis se evaluó el efecto de Los Andes en los procesos de especiación, extinción y dispersión de dos grupos de mamíferos diversos, con orígenes, tiempos de divergencia, capacidad

de dispersión y distribución (Andina y no Andina) contrastantes, con el objetivo de evaluar las hipótesis propuestas del rol de Los Andes en la generación de la biodiversidad Neotropical actual. Para ello, se emplearon modelos de diversificación dependientes de variación ambiental (climático y geológico) y modelos biogeográficos explícitos, a partir de filogenias moleculares calibradas.

### **Modelo de estudio: Akodontinos (Rodentia) y molósidos (Chiroptera)**

El Neotrópico contiene la tercera parte de los mamíferos del mundo, y se ha postulado a Los Andes como uno de los principales determinantes de esta diversidad. Sin embargo, este postulado se mantiene como una propuesta general sin evaluación formal (Wilson & Reeder, 2005; Patterson et al., 2012). Dentro de este grupo de vertebrados, los roedores y quirópteros comprenden más de la mitad (~60%) de la diversidad local de mamíferos. Asimismo, ambos grupos varían drásticamente, en su biología (e.g. vagilidad, tipo de dieta), historia de vida (e.g. tiempos generacionales), e historia evolutiva (e.g. origen, diversificación), por lo que representan un grupo de estudio idóneo para evaluar las distintas hipótesis propuestas sobre rol de Los Andes en la generación de la biodiversidad Neotropical actual. En ese sentido, en este estudio nos enfocamos en los roedores de la tribu Akodontini y los quirópteros de la familia Molossidae, dado que ambos grupos presentan distintos patrones de distribución, Andina y no Andina, respectivamente (Fig. 1), distintos orígenes (temporales y geográficos), capacidad de dispersión e historia de vida.

En cuanto a los akodontinos, estos roedores comprenden la segunda tribu más diversa dentro de la subfamilia Sigmodontinae (Muroidea, Cricetidae), tanto en número de géneros (16) como especies (~ 85) (D'Elía & Pardiñas, 2015).

Miembros de la tribu están distribuidos en todo Sudamérica, excepto en gran parte de la región Amazónica, al sur de la Patagonia, y la mayor parte de Chile (Fig. 1a). El patrón espacial de riqueza de especies de akodontinos, está caracterizado por presentar dos áreas con elevado número de especies (*hotspot*), uno al este de Los Andes Centrales y otro en los bosques del Atlántico (Fig.1a). Asimismo, los akodontinos constituyen un grupo eco-morfológico muy diverso, abarcando formas asociadas a hábitos cursoriales (*Akodon*, *Necromys*), fosoriales (*Blarinomys*, *Kunsia*) y semiacuáticos (*Scapteromys*) (D'Elía & Pardiñas, 2015). Reig (1987), postuló el origen e historia biogeográfica de la tribu Akodontini, señalando que se habría originado desde un ancestro Oryzomyini que llegó del norte de Los Andes hasta el Altiplano en Los Andes Centrales, donde la tribu diversificó durante el Mioceno Tardío o Plioceno Temprano y desde donde se dispersó a las tierras bajas del este de Los Andes y los bosques del Atlántico. Por su parte, D'Elía & Pardiñas (2015), a la luz de nueva evidencia (e.g. distribuciones conocidas de especies extintas y actuales, resultados de análisis filogenéticos) postulan a los bosques de la costa del Atlántico como el posible centro de origen y diversificación de la tribu y múltiples eventos de dispersión desde este centro de origen hacia Los Andes Centrales. Sin embargo, estas hipótesis no han sido evaluadas explícitamente.

Por su parte, los murciélagos de cola libre de la familia Molossidae (Yangochiroptera, Vespertilionoidea), distribuidos en los trópicos y subtrópicos del mundo, comprenden una de las familias más diversas dentro del orden Chiroptera (Simmons, 2005b). En el Neotrópico la distribución de las especies de molosidos es principalmente fuera de Los Andes (Fig. 1b). El patrón espacial de riqueza de especies de esta familia, se caracteriza por concentrar el mayor

número de especies al noreste de la Amazonía (Fig.1b). Especies de esta familia se alimentan de insectos que capturan al vuelo en áreas abiertas (insectívoros aéreos) (Freeman, 1981; Lamb et al., 2011), gracias a que presentan un vuelo sostenido, rápido, a grandes altitudes y de largas distancias (Simmons, 1998; Norberg & Rayner, 1987). En cuanto al origen e historia biogeográfica de la familia, se han propuesto varias y contrastantes hipótesis. Teeling et al. (2005), propuso un origen en Laurasia, mientras que, Eick et al. (2005) y Lim (2009), postulan un origen Paleotropical. Sin embargo, los resultados de estos estudios no son concluyentes (Ammerman et al., 2012). Por su parte, Legendre (1984b, 1984c) y Lim (2009), han propuesto múltiples eventos de dispersión desde el Paleotrópico hacia el Neotrópico. Asimismo, el tiempo de origen de la familia también está aún en debate. Ammerman et al. (2012), propone el origen de la familia en el Paleoceno Medio. Alternativamente, también se han propuesto orígenes en el Eoceno Tardío y Eoceno Medio (Teeling et al., 2005; Jones et al., 2005; Amador et al., 2016). Sin embargo, varios autores (Ammerman et al., 2012; Lim 2009; Lamb et al., 2011) coinciden en que, para evaluar el origen e historia biogeográfica de la familia, es necesario contar con una filogenia que incluya las secuencias de algunos géneros y especies clave (e.g. *Tomopeas* y *Mormopterus* spp.). Por otro lado, Ammerman et al. (2012), propone un escenario de cambio climático para explicar la divergencia y posterior diversificación de los clados más diversos de la familia (Tadarini del Paleotrópico y Molossini del Neotrópico). En este escenario, estos clados aumentan su aislamiento poco después de su divergencia, debido al enfriamiento de las actuales zonas templadas del norte de América y Europa, durante el límite Eoceno-Oligoceno. Las posteriores series de glaciaciones intermitentes durante el Oligoceno-Mioceno, habrían promovido la

especiación y rápida divergencia de los linajes del Neotrópico y el Paleotrópico. Aunque existe una sincronía entre estos eventos de divergencia y posterior diversificación (Ammerman et al. 2012) y los cambios en la temperatura global (Zachos et al., 2008), esta hipótesis no ha sido evaluada explícitamente.

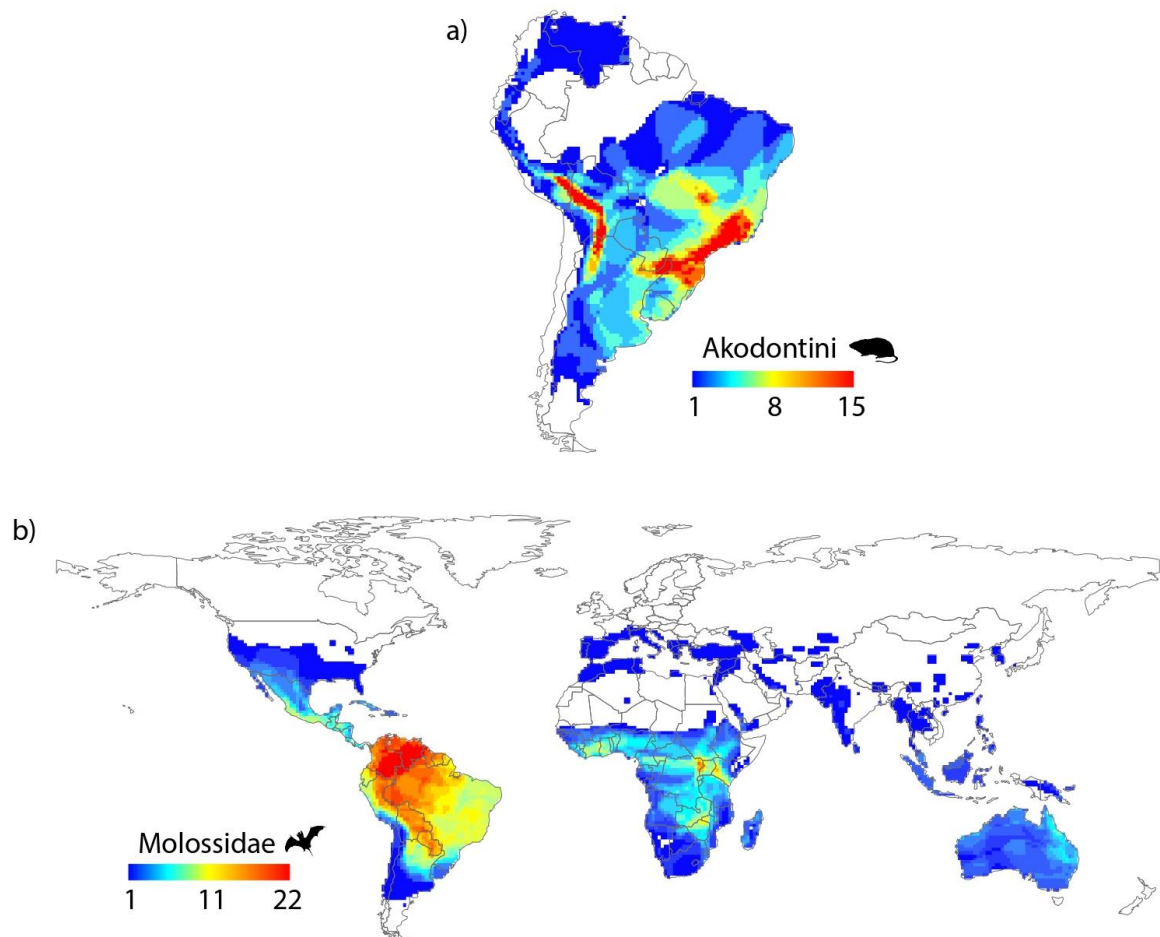


Figura 1. Patrón espacial de riqueza de especies de la tribu Akodontini (a) y la familia Molossidae (b). Basados en los mapas de especies obtenidos de Maestri & Patterson (2016) y de la IUCN (<https://www.iucnredlist.org>), respectivamente. Figuras de siluetas tomadas de PhyloPic (<http://phylopic.org>).

## HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

### 1. Hipótesis del efecto de Los Andes en taxa con distribución Andina

Dado que el levantamiento de Los Andes crea nuevos ecosistemas y hábitats a lo largo de su elevación, ofreciendo una amplia heterogeneidad topológica y ambiental y creando oportunidades para la divergencia geográfica y ecológica para linajes que colonizan estos nuevos hábitats, se espera que:

Predicción: La tasa de especiación de los linajes Andinos sea mayor que la de los linajes no Andinos de la tribu Akodontini, llevando a una rápida acumulación de especies en el tiempo en Los Andes.

### 2. Hipótesis del efecto de Los Andes en taxa con distribución no Andina

Dado que una vez que Los Andes alcanzaron el punto de inflexión o efecto sombra-lluvia se modificaron las condiciones climáticas (temperatura, precipitación), y la configuración de los ecosistemas y paisajes de las tierras bajas circundantes a Los Andes, y tales cambios afectaron las tasas de especiación y extinción se espera que:

Predicción: Las tasas de especiación y extinción de los linajes Neotropicales de la familia Molossidae están relacionadas al levantamiento de Los Andes.

## OBJETIVOS

1. Generar una base de datos de los rangos de distribución de las especies de la tribu Akodontini y la familia Molossidae (H1, H2).
2. Generar una base de datos de secuencias genéticas de las especies de molósidos y evaluar sus relaciones de parentesco y tiempos de divergencia (H2).
3. Estimar y comparar las tasas de especiación y extinción de los linajes Andinos y no Andinos de la tribu Akodontini (H1).
4. Estimar el rango de distribución ancestral de las especies de la tribu Akodontini y la familia Molossidae y la frecuencia y dirección de los eventos de dispersión (colonización) de los Akodontinos desde y hacia Los Andes (H1, H2).
5. Evaluar su relación de las tasas de especiación y extinción de la familia Molossidae con las variables paleo-geológica (levantamiento de Los Andes) y paleo-climática (disminución global de la temperatura) (H2).

## MÉTODOS

### **Métodos para evaluar el efecto de Los Andes en taxa con distribución Andina (akodontinos)**

#### **Filogenia calibrada de la tribu Akodontini.**

La filogenia de la tribu Akodontini fue obtenida a partir de la filogenia consenso calibrada de la subfamilia Sigmodontinae propuesta por Maestri et al. (2017). Esta filogenia comprende 68 especies y 13 géneros (80% del total de especies de la tribu), y está basada en una matriz de 11 genes (8 genes nucleares y 3 mitocondriales) e inferencia bayesiana.

#### **Estimación de la frecuencia y dirección de los eventos de dispersión a través del tiempo de la tribu Akodontini.**

Para estimar la distribución ancestral de las especies de akodontinos y los eventos de dispersión (colonización) desde y hacia Los Andes, se empleó el paquete de R, 'BioGeoBEARS' (Matzke, 2013a). Este programa permite estimar los rangos geográficos ancestrales e inferir la frecuencia, dirección y tiempo de los eventos biogeográficos (dispersión, vicarianza y simpatría) que habrían dado lugar a su distribución actual, bajo una aproximación de Maximum Likelihood (ML). Para ello se compararon distintos modelos biogeográficos que asumen distintos procesos biogeográficos (ver Matzke, 2013b; Fig. 1); DEC (dispersión, extinction, cladogenesis; Ree & Smith, 2008), DIVA-like (dispersión, vicarianza; Ronquist, 1997) y BayArea-like (Inferencia bayesiana de biogeografía histórica para áreas discretas; Landis et al., 2013). Estos modelos fueron originalmente

desarrollados bajo distintas aproximaciones (parsimonia para DIVA, y Bayesiano para BayAREA), pero están todos incluidos en el paquete 'BioGeoBEARS' bajo una aproximación de ML, lo que permite su comparación. Adicionalmente, se evaluaron estos modelos biogeográficos incluyendo el proceso de evento fundador, incorporando un parámetro adicional ( $j$ ) a cada uno de los modelos. Este escenario biogeográfico permite que un linaje descendiente colonice un área distinta a la que ocupa el ancestro (Matzke, 2014). Un escenario plausible en los grupos de estudio dados sus patrones de distribución (Fig. 1). Se evaluaron un total de 6 modelos. Para seleccionar el modelo con mejor ajuste a los datos, se usó el criterio de información de Akaike (AIC) y la estimación de los rangos ancestrales se basó en el modelo seleccionado.

Considerando los actuales patrones de distribución de los akodontinos se emplearon las regiones biogeográficas propuestas por Morrone (2014) y Maestri et al. (2018) (Fig. 6e), con algunas modificaciones: A) Amazonía (dominio Brasileño y provincia de los Llanos Venezolanos), B) provincias Caatinga y Cerrado, C) provincias del Chaco y Pampeña, D) Subregión Patagónica, E) Andes, y F) Vertiente del Pacífico (provincias Ecuatoriana y Desértica). La presencia y ausencia de las especies en las regiones biogeográficas fue obtenida desde los mapas de distribución de D'Elía & Pardiñas (2015), y Pardiñas et al. (2017).

Finalmente, se estimó la frecuencia y tipo de eventos biogeográficos empleando el método *biogeographic stochastic mapping* (BSM) implementado en 'BioGeoBEARS' (Dupin et al., 2017; Matzke, 2015). El BSM genera simulaciones de los eventos biogeográficos que incluyen el tiempo y la ubicación de estos en la filogenia (nodos y/o ramas). Estas simulaciones de probables eventos

biogeográficas, están condicionadas por los datos observados dada la filogenia y un modelo biogeográfico (e.g. DEC), por lo que el promedio de varias simulaciones da como resultado las mismas probabilidades de estado ancestral que las estimadas bajo el modelo de ML. Se generaron 1000 simulaciones (BSMs) basadas en el modelo biogeográfico con mejor ajuste y la filogenia de la tribu Akodontini extraída desde el árbol MCC de Maestri et al. (2017).

### **Estimación de las tasas de especiación y extinción de los linajes Andinos y no Andinos de la tribu Akodontini**

Para evaluar el efecto de Los Andes en la diversificación de los akodontinos, se comparó las tasas de diversificación de los linajes Andinos y No Andinos, mediante un PGLS, con el paquete de R 'caper' (Orme et al., 2002). Para ello primero, se estimaron las tasas de especiación y extinción por linaje (*tip-rate*) en el programa BAMM v2.5.0 (Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures) (Rabosky, 2014a; Rabosky et al. 2014b), a partir filogenia de la subfamilia Sigmodontinae propuesta por Maestri et al. (2017). BAMM emplea el método de salto reversible de cadenas de Markov y Monte Carlo (rjMCMC) para evaluar distintos modelos de cambios en los regímenes evolutivos, explorando así la probabilidad de variaciones discretas en las tasas de especiación y extinción a través del tiempo y entre linajes. Los priors para el análisis fueron establecidos explícitamente para la filogenia de la subfamilia Sigmodontinae (Maestri et al., 2017), mediante la función `setBAMMpriors` del paquete de R 'BAMMtools' (Rabosky et al., 2014b, Rabosky, 2015). Finalmente, se extrajo la tasa promedio de especiación y extinción estimada para cada linaje del clado Akodontini con la función `getMeanBranchLengthTree`.

## **Métodos para evaluar el efecto de Los Andes en taxa con distribución no Andina (molósidos)**

### **Análisis filogenéticos y tiempos de divergencia de la familia Molossidae**

Para estimar las relaciones de parentesco de la familia Molossidae, se construyó una base de datos moleculares a partir de secuencias generadas en esta tesis y secuencias publicadas en GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). La base de datos final incluye 66 especies y 16 géneros de la familia (52% del total de especies y el 89% de los géneros) (Anexo 1), representando así la filogenia más completa de la familia. Las especies *Natalus stramineus*, *Antrozous pallidus*, *Myotis velifer* y *Myotis yumanensis* fueron usadas como grupo externo (Ammerman et al., 2012; Amador et al., 2016). Los marcadores moleculares empleados fueron un gen mitocondrial (subunidad 1 de nicotanamida adenina dinucleótido deshidrogenasa [ND1]) y dos nucleares (gen de recombinación 2 [RAG2]), y fosfoproteína ácida de matriz de dentina 1 exon 6 [DMP1]).

Para obtener las secuencias nuevas, se extrajo ADN a partir de tejido muscular de especímenes en alcohol depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa, Perú (MUSA). El ADN fue extraído empleando dos métodos: (1) kit de extracción DNeasy Tissue Kit (QIAGEN Inc., Valencia, California) siguiendo el protocolo del fabricante; y (2) el protocolo de fenol-cloroformo donde se concatenaron procesos de lavado de tejido según lo propuesto por Schander & Halanych (2003), y lisis en Buffer de Longmire (Longmire et al., 1997). Para la amplificación por PCR se empleó la siguiente combinación de partidores: para el gen ND1 se diseñaron partidores específicos para molósidos: NAD-MolIF6 5'CGTTAGAGTGGCAGAGACCGG-3'

y NAD-MolR4 5' 10-ACTTCATATGAGATTGTTTGTGC-3', además de la pareja E70 5'-CAGACCGGAGTAATCCAGGTCGGTT-3' y ER89, 5'-CTCTATCAAAGTAACTCTTTTATCAGA-3' (Petit et al., 1999). Para el gen DMP1, Den4F 5'-AGACAAGGAGGAAACTCCAGACT-3' y Den10R 5'-GTTGCTCTCTTGTGATTTGCTGC-3' (Van Den Bussche et al., 2003; Ammerman et al., 2012). Finalmente, el gen RAG2 se amplificó con los partidores: F1B 3'-ATCCTGCCCCACTGGAGTTTTTC-5, 179F 5'-CAGTTTTCTCTAAGGAYTCCTGC-3' y 1458R 3'TTGCTATCTTCACATGCTCATTGC-5'. En el caso de muestras antiguas, este gen se amplificó por segmentos empleando dos pares de partidores, RAG2-179F 5'-CAGTTTTCTCTAAGGAYTCCTGC-3' y 968R (5'-CCCATGTTGCTTCAAACCATA-3'), y F2 3'-TTTGTTATTGTTGGTGGCTATCAG-5' y R2 3' GRAAGGATTTCTTGGCAGGAGT-5' (Stadelmann et al., 2007; Baker et al., 2000). Las amplificaciones de PCR consistieron en 200 – 400 ng de ADN, 5 U de *Taq* polimerasa (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA), 1x buffer PCR, 0.16 µM de cada primer, 0.16 dNTPs mM (Invitrogen), entre 3-4 mM de MgCl<sub>2</sub>, y 0.1 mg/µl de BSA (albúmina de suero bovino) para un total de 10 µl de volumen final. Las condiciones del termociclador fueron las mismas para los tres genes, variando la temperatura de anillamiento: 5 minutos de desnaturalización inicial a 95°C, seguida de 39 ciclos de 95°C por 30 segundos, anillamiento por 30 segundos (ND1 55°C -65°C, RAG2 61°C - 65°C, DMP1 57°C - 67°C) y 72° C por 1 minuto, con una elongación de 72°C por 10 minutos.

Las secuencias fueron alineadas empleando el algoritmo Muscle (Edgar, 2004) y traducidas a aminoácidos para evaluar la coherencia de los codones en el programa MEGA X (Kumar et al., 2018). Para evaluar la posible saturación de

las secuencias se empleó el test de Xia (Xia et al., 2003; Xia & Lemey, 2009) implementado en el programa DAMBE v7 (Xia, 2018). El gen Citocromo b (Cytb) fue descartado por presentar saturación (Anexo 2). El alineamiento concatenado final consistió 99 secuencias de 2876 pb (ND1: 924 pb, RAG2: 1185 pb, DMP1: 767 pb).

Para inferir la filogenia de los molósidos, se empleó una aproximación Bayesiana MCMC (Cadena de Markov Monte Carlo) que estima la distribución de la probabilidad a posteriori de los parámetros del árbol (topología y longitud de rama) y los del modelo de evolución molecular. Para evaluar la heterogeneidad a través de los sitios en el patrón de evolución de las secuencias nucleotídicas, se empleó el modelo mixto (MM) propuesto por Pagel & Meade (2004; 2005) implementado en el programa BayesPhylogenies v1.1 (Pagel & Meade, 2004). El MM se ajusta a escenarios en los cuales existe variabilidad en el patrón de evolución a través de los sitios en el alineamiento de las secuencias, por lo que no requiere particionar el alineamiento, asignando modelos de evolución molecular a priori a cada partición. Para estimar el número de matrices GTR se empleó el método de salto reversible de cadenas de Markov y Monte Carlo (rjMCMC) (Pagel & Meade, 2006). Se corrieron cuatro MCMC independientes con 90 millones de iteraciones cada una, y una frecuencia de muestreo cada 10,000 iteraciones. El tamaño de muestra efectivo (ESS) y la convergencia de los parámetros de la muestra de árboles y los del modelo de evolución molecular se revisaron en el programa Tracer v1.7.1 (Rambaut et al., 2018). Finalmente, las cuatro cadenas fueron combinadas, luego de remover los árboles fuera de la zona de convergencia. El ESS resultante fue de más de 300 para todos los parámetros (ESS promedio = 6818).

Para estimar los tiempos de divergencia de los molósidos, se empleó el modelo *Fossilized birth–death* (FBD) implementado en el paquete Sample Ancestor en el programa BEAST v2.4.3 (Bouckaert et al., 2014). Este método de calibración considera las muestras fósiles y especies actuales como resultado de un mismo proceso de diversificación y provee un modelo más mecanicista de los tiempos de divergencia de los linajes (Heath et al., 2014). Se empleó la topología del árbol consenso resultante en el análisis anterior (BayesPhylogenies) para fijar a priori los clados que resultaron con altos valores de soporte ( $PP > 0.8$ ), y la información taxonómica de literatura especializada para asignar los taxa fósiles a un clado específico (Heath et al., 2014; Gavryushkina et al., 2014), de esta manera la posición de los fósiles en la filogenia no es parte de la inferencia. Se empleó un total de 25 taxa fósiles con edades que abarcan desde el Eoceno Medio hasta el Pleistoceno (Anexo 3). La incerteza de la edad de los registros fósiles fue incorporada explícitamente en el modelo, incorporando las edades máxima y mínima de ocurrencia de los fósiles como *priors* en el modelo. De esta manera la edad de los fósiles es directamente estimada como parte de la inferencia. (Barido-Sottani et al., 2019). Para estimar la tasa de cambio genético entre linajes, se evaluaron tres modelos de reloj molecular: uno de tasa constante, reloj estricto; y dos que permiten variar la tasa entre linajes, reloj relajado log-normal y reloj relajado exponencial. El ajuste de los modelos fue evaluado mediante el factor de Bayes (FB) (Kass & Raftery, 1995). Para estimar el FB, los log-likelihood marginales de todos los modelos fueron estimados mediante el algoritmo *stepping-stone* en el programa Tracer v1.7.1. El análisis de FB indica un alto soporte para el modelo de reloj relajado exponencial (log FB promedio = 31.707, desviación estándar = 0.12). Finalmente, se corrió dos MCMC con 80

millones de iteraciones cada una, y una frecuencia de muestreo cada 10,000 iteraciones con el modelo de reloj relajado exponencial. El ESS y la convergencia de los valores de verosimilitud y parámetros del modelo se revisaron en el programa Tracer v1.7.1 (Rambaut et al. 2018). Finalmente, ambas cadenas fueron combinadas y se estimó un árbol consenso de *máximum clade credibility* (MCC) en el programa TreeAnnotator v2.6.2 (Bouckaert et al. 2014) luego de descartar el 10% de la muestra inicial de árboles (*burn-in fase*).

### **Evolución de la distribución de la familia Molossidae.**

Para evaluar el origen e historia biogeográfica de la familia Molossidae, se utilizó la misma aproximación que en el caso de los akodontinos. Empleando el paquete de R, 'BioGeoBEARS' (Matzke, 2013a). Asimismo, dado la antigüedad del origen (~ 50 Ma) de la familia Molossidae y su distribución global, adicionalmente se evaluó un modelo de tiempo estratificado asimétrico (TS), a través de matrices de probabilidad de dispersión que incorpora la variación de la probabilidad de dispersión a través del tiempo (Dupin et al., 2017) y entre áreas. Para ello se dividió la historia de los molósidos en tres estratos temporales: 45 – 23 Ma, 23 – 10 Ma, y 10 Ma al presente. El inicio del primer estrato temporal, se fijó en la edad del origen de la familia, estimada en el análisis de tiempos de divergencia; y finaliza en el límite Paleógeno-Neógeno (~ 23 Ma). El límite del estrato siguiente, 10 Ma, considera el inicio aproximado de la conexión entre Norteamérica y Sudamérica (Montes et al., 2012; Bacon et al., 2013). Las matrices de dispersión de cada uno de estos estratos (Anexo 5), representa la probabilidad de dispersión asimétrica entre áreas y son una aproximación a la distancia entre estas durante cada uno de los estratos temporales. Dado que

estas matrices tienen cierto grado de subjetividad, se evaluó un tercer modelo incluyendo un parámetro adicional “ $w$ ” (TS +  $w$ ). Este parámetro modifica las matrices de dispersión para evaluar si las probabilidades de dispersión son sub o sobre estimadas. Así, valores estimados de  $w < 1$  indican un mejor valor de ajuste de los datos cuando las diferencias entre las probabilidades de dispersión entre áreas son menores que las establecidas a priori; mientras que valores de  $w > 1$  indican que la asimetría entre las probabilidades de dispersión entre áreas es mayor que la establecida a priori. Ya que la inclusión de los linajes extintos en análisis biogeográficos puede cambiar los resultados de las estimaciones de los rangos de distribución ancestral (Tavares et al., 2018; Silvestro et al., 2018), este análisis se realizó con la filogenia consenso con y sin especies fósiles, obtenida en el programa BEAST v2.4.3. Se evaluaron un total de 18 modelos biogeográficos. Para seleccionar el modelo con mejor ajuste a los datos, se usó el criterio de información de Akaike (AIC) y la estimación de los rangos ancestrales se basó en el modelo seleccionado.

Considerando los actuales patrones de distribución de los molósidos se emplearon las regiones biogeográficas propuestas por Olson et al. (2001) (Fig. 5) con algunas modificaciones: A) Paleotrópico, B) Indomalaya, C) Australasia, D) Afrotropical, E) Neártica y la subdivisión de la región Neotropical en: F) Caribeña, G) Centro América y H) Sudamérica. La presencia y ausencia de las especies en las regiones biogeográficas fue obtenida desde los mapas de distribución de Taylor et al. (2019).

### **Relación de las tasas de diversificación de la familia Molossidae y las variables paleo-ambientales**

Para evaluar el efecto del levantamiento de Los Andes en las tasas de especiación y extinción en la familia Molossidae, se empleó el modelo de diversificación dependiente del ambiente implementado en el paquete de R, 'RPANDA' (Morlon et al., 2016). Este modelo basado en una aproximación de ML, permite evaluar si cambios graduales en paleo-ambientes tienen un efecto significativo en las tasas de especiación y extinción, así como cuantificar la magnitud y dirección de este potencial efecto (Morlon et al., 2016; Lewitus & Morlon, 2018). La paleo-elevación de Los Andes se obtuvo de Fiorella et al. (2015), esta base de datos abarca desde el Eoceno Medio (40 Ma) al presente. Asimismo, se incluyeron modelos de diversificación dependiente de la disminución global de la temperatura (Zachos et al., 2008), como un escenario alternativo propuesto por Ammerman et al. (2012) y modelos de diversificación dependiente del tiempo como modelos nulos. Se evaluaron un total de 26 modelos variando su dependencia (constante, lineal, exponencial) en cada uno de los escenarios (levantamiento de Los Andes, disminución global de la temperatura, y tiempo) (Anexo 4). Este análisis se realizó para 100 árboles aleatoriamente muestreados de la distribución a posteriori de las filogenias inferidas en el programa BEAST, removiendo previamente las especies fósiles. Debido a que la familia Molossidae es una familia de distribución global, y que los linajes presentes en el Neotrópico no comprenden un grupo monofilético, este análisis se realizó para toda la familia y para el clado Molossinae (clado endémico y más diverso de Sudamérica) por separado. El ajuste de los modelos se evaluó mediante el peso de AICc.

## RESULTADOS

### Efecto de Los Andes en taxa con distribución Andina (akodontinos)

#### Evolución de la distribución de la tribu Akodontini: frecuencia y dirección de los eventos de dispersión.

El modelo biogeográfico con mejor valor de ajuste para la tribu Akodontini, fue el DEC +  $j$  (log-likelihood = -121.60) (Tabla 1). El rango ancestral más probable (> 0.95) de la tribu Akodontini es fuera de Los Andes, específicamente en el área conformada por las provincias de la Caatinga y el Cerrado (Fig. 2a). Sin embargo, los géneros *Akodon* y *Necromys*, así como un sub-clado del género *Oxymycterus* tendrían un origen Andino (Figura 2a). La tribu habría colonizado Los Andes en múltiples eventos de dispersión independientes desde ancestros provenientes de la Caatinga-Cerrado y el Chaco, durante el Plioceno Medio (3.3 Ma) y hasta el límite Plio-Pleistoceno (1.5 Ma) (Fig. 2a, 2b, 2c). Una vez en Los Andes varios eventos de especiación tuvieron lugar en esta área biogeográfica (Fig. 2a, 2d; Tabla 2). Finalmente, algunos linajes permanecieron en Los Andes, mientras que otros retornaron a las tierras bajas del Chaco y la Caatinga-Cerrado.

En cuanto a los resultados de las simulaciones de eventos biogeográficos (BSM), muestran que los eventos con mayor frecuencia fueron los de especiación dentro del área (63%) y dispersión (34%), mientras que los eventos de vicarianza fueron los menos frecuentes (3%) (Tabla 3). Los eventos de especiación dentro de cada área están relacionados a la riqueza actual de especies, así, por ejemplo, el 92% del total de estos eventos ocurrieron en la Caatinga-Cerrado (50%) y Los Andes (42%), áreas que concentran el 80% de las especies (Tabla 2). En cuanto a los

eventos de dispersión, el mayor número de eventos de dispersión involucran las regiones de la Caatinga-Cerrado y Los Andes (Tabla 2, Fig. 2d). La mayor proporción (44.1%) de los eventos de dispersión anagenética (expansión de rango) se dieron desde Los Andes hacia otras regiones, principalmente el Chaco, mientras que el 29.7% de estos eventos se dieron desde la Caatinga-Cerrado. Por el contrario, la mayor proporción (56.9%) de los eventos de dispersión cladogenética (evento fundador) se dieron desde la Caatinga-Cerrado hacia otras regiones, principalmente Los Andes y el Chaco, mientras que el 29.9% de este tipo de dispersiones se dieron desde Los Andes hacia la Caatinga-Cerrado y el Chaco (Tabla 2, Fig. 2d).

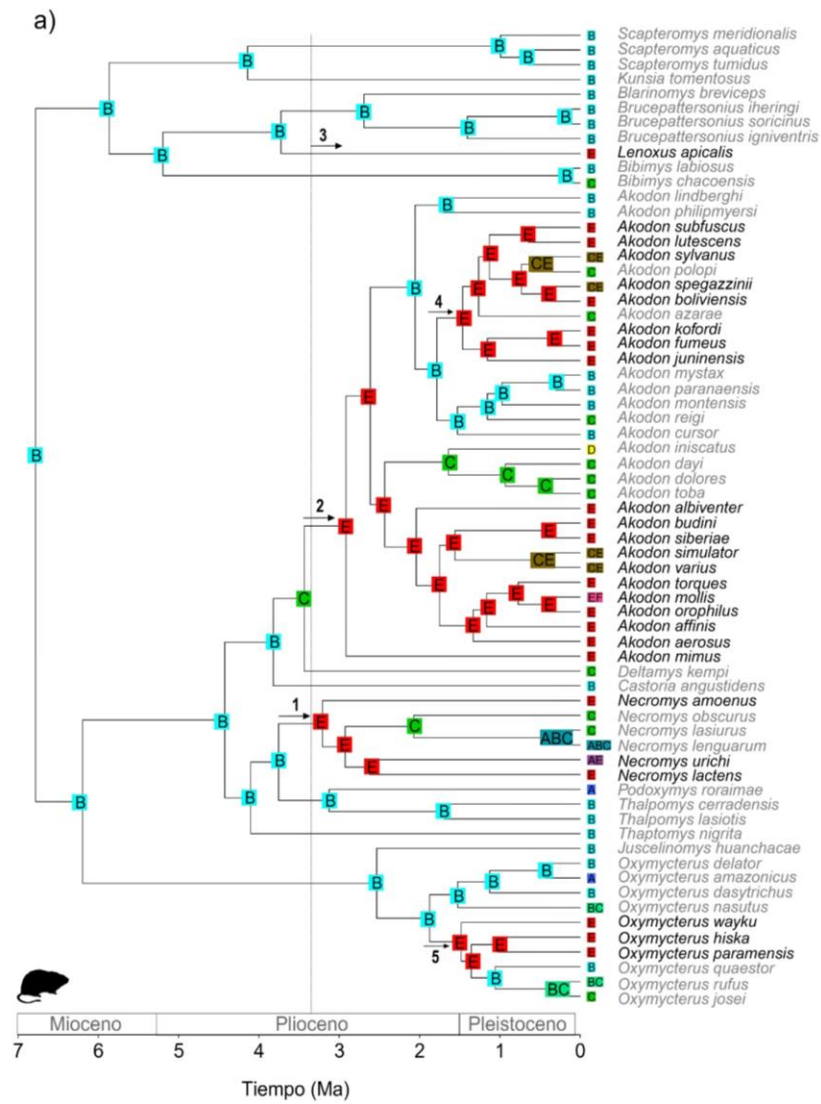
Según estos resultados, Los Andes y la Caatinga-Cerrado habrían tenido una importancia equivalente actuando como fuente en la generación de especies, pero también como sumidero, configurando una historia biogeográfica muy dinámica de intercambio biótico constante.

Tabla 1. Modelos biogeográficos evaluados para la tribu Akodontini y sus respectivos parámetros, valores de probabilidad (ML) y AIC. Parámetros: (*d*) tasa de expansión de rango, (*e*) tasa de contracción de rango, (*j*) peso relativo de la dispersión por salto (evento fundador). En negrita se señala el modelo con mejor valor de ajuste. Este modelo y sus parámetros estimados fueron usados para las simulaciones de eventos biogeográficos (BSM).

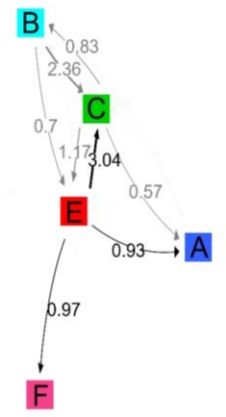
Modelos	Log-Likelihood	Nº parámetros	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>j</i>	AICc	Akaike weight
DEC	-132.00	2	0.03	0.00	-	268.10	0.00
DIVALIKE	-143.30	2	0.04	0.00	-	290.80	0.00
BayAreaLIKE	-151.30	2	0.02	0.3	-	306.90	0.00
<b>DEC + j</b>	<b>-121.60</b>	<b>3</b>	<b>0.02</b>	<b>0.00</b>	<b>0.03</b>	<b>249.50</b>	<b>0.99</b>
DIVALIKE + j	-128.80	3	0.02	0.00	0.03	264.00	0.00
BayAreaLIKE + j	-126.30	3	0.01	0.00	0.04	259.00	0.01

Tabla 2. Riqueza de especies, eventos de especiación y eventos de dispersión anagenética y cladogenética, estimados para cada área biogeográfica delimitada. El promedio de eventos fue estimado a partir de las 1000 simulaciones de eventos biogeográficos (BSM).

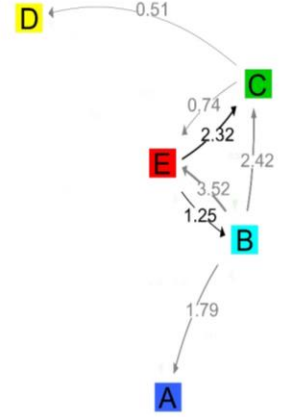
Área biogeográfica	Nº de especies por área de la tribu; porcentaje del total de especies	Nº de especies por área en la filogenia; porcentaje del total en la filogenia	Promedio de eventos especiación dentro del área; proporción del total de eventos estimados	Promedio de eventos de dispersión anagenética desde el área; proporción del total de eventos estimados	Promedio de eventos de dispersión cladogenética desde el área; proporción del total de eventos estimados
Caatinga-Cerrado	34 (40%)	26 (39.4%)	20.3 (50%)	3.5 (29.7%)	7.8 (56.9%)
Andes	34 (40%)	25 (37.9%)	16.9 (41.6%)	5.2 (44.1%)	4.1 (29.9%)
Chaco	25 (29.4%)	23 (34.9%)	3.4 (8.4%)	2.6 (22%)	1.6 (11.7%)
Amazonía	6 (7.1%)	5 (7.6%)	-	0.5 (4.2%)	0.2 (1.5%)
Patagonia	1 (1.2%)	1 (1.5%)	-	-	-
Pacífico	1 (1.2%)	1 (1.5%)	-	-	-



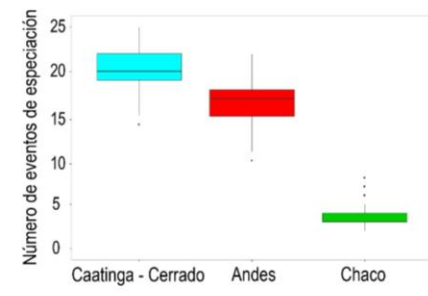
b)



c)



d)



e)



Figura 2. Historia biogeográfica de los roedores de la tribu Akodontini. A) Árbol ultramétrico de Máxima Credibilidad (Maestri 2017), colores y letras en los nodos indican los rangos de distribución ancestral más probables (ML), basados en el modelo biogeográfico DEC +  $j$  ( $d = 0.02$ ,  $j = 0.03$ , log-likelihood = -121.60). Línea punteada, flechas y números, señalan los eventos de colonización de los akodontinos a Los Andes. Especies con distribución actual en Los Andes se señalan en negrita. B) Dirección y frecuencia de los eventos de dispersión anagenética; y C) cladogenética. Números indican el valor promedio estimado a partir de las 1000 simulaciones de eventos biogeográficos (BSM). La distancia entre los cuadrados en las figuras, indica el grado de intercambio biótico entre las áreas biogeográficas, estimado en el paquete de R qgraph. Eventos de dispersión desde Los Andes a otras áreas se muestran en negrita. C) Número de eventos de especiación por área biogeográfica. E) Áreas biogeográficas empleadas en el análisis: (a) Amazonía, (b) Caatinga-Cerrado, (c) Chaco, (d) Patagonia, (e) Andes, (f) Pacífico. Figura de silueta tomada de PhyloPic (<http://phylopic.org>).

Tabla 3. Resumen de las simulaciones de eventos biogeográficos (BSM) para la tribu Akodontini, estimado en BioGeoBEARS a partir del modelo DEC +  $j$ . Eventos simpátricos son considerados aquí como eventos de especiación dentro de una misma área biogeográfica, ya que las áreas biogeográficas analizadas son muy grandes para interpretar simpatría. DS: desviación estándar.

	Eventos biogeográficos	Promedio (DS)	%
Especiación dentro del área	Rango es igual al rango del ancestro (widespread)	40.59 (2.76)	52.8
	Rango es un subset del rango del ancestro (subset)	8.01 (3.36)	10.5
Dispersión	Cladogenética (evento fundador)	14.17 (2.23)	18.4
	Anagenética (expansión del rango)	11.86 (1.28)	15.4
Vicarianza		2.23 (1.36)	2.9

## **Estimación de las tasas de especiación y extinción de los linajes Andinos y no Andinos de la tribu Akodontini**

Los resultados del patrón de las tasas de diversificación de la tribu Akodontini, inferidas por BAMM, muestran una disminución gradual de la tasa de especiación a través del tiempo (Fig. 3d, 3e) con una tasa de especiación promedio de 0.48 especies/Ma (CI = 0.39 – 0.66), y una tasa de extinción constante promedio de 0.05 especies/Ma (CI = 0.003 – 0.15). Este patrón de diversificación es igual al observado en la subfamilia Sigmodontinae (Fig. 3b, 3c). Las tasas promedio de diversificación neta (0.43 especies/Ma) y especiación (0.48 especies/Ma) de la tribu Akodontini son ligeramente mayores que el resto de los linajes de la subfamilia Sigmodontinae (0.41 especies/Ma; 0.44 especies/Ma, respectivamente) (Fig. 3f, 3g). Sin embargo, esta diferencia no es significativa ( $p = 0.121$ ;  $p = 0.09334$ , respectivamente). Mientras que la tasa promedio de extinción de la tribu Akodontini (0.05 especies/Ma) es mayor que la del resto de los linajes de la subfamilia Sigmodontinae (0.03 especies/Ma), siendo esta diferencia marginalmente significativa ( $p = 0.04847$ ). Asimismo, según los resultados de BAMM, no hay evidencia para cambios discretos en la tasa de diversificación entre linajes (Fig. 4).

En cuanto a la estimación de las tasas de diversificación linaje-específico (*tip rates*) obtenidas en BAMM, las especies Andinas presentan tasas promedio de especiación (0.48 especies/Ma) y extinción (0.07 especies/Ma) mayores que las especies no Andinas (0.43 especies/Ma; 0.05 especies/Ma, respectivamente) (Fig. 5). Aunque esta diferencia no es significativa ( $p = 0.4182$ ;  $p = 0.4233$ , respectivamente).

Estos resultados apoyan la hipótesis de la importancia de Los Andes en la generación de la diversidad de los akodontinos. Siendo que la tasa de especiación de los linajes Andinos es equiparable a la de los linajes no Andinos, a pesar de la colonización (3 Ma) reciente de Los Andes y el origen no Andino de la tribu durante el Mioceno Tardío, hace 7 Ma.

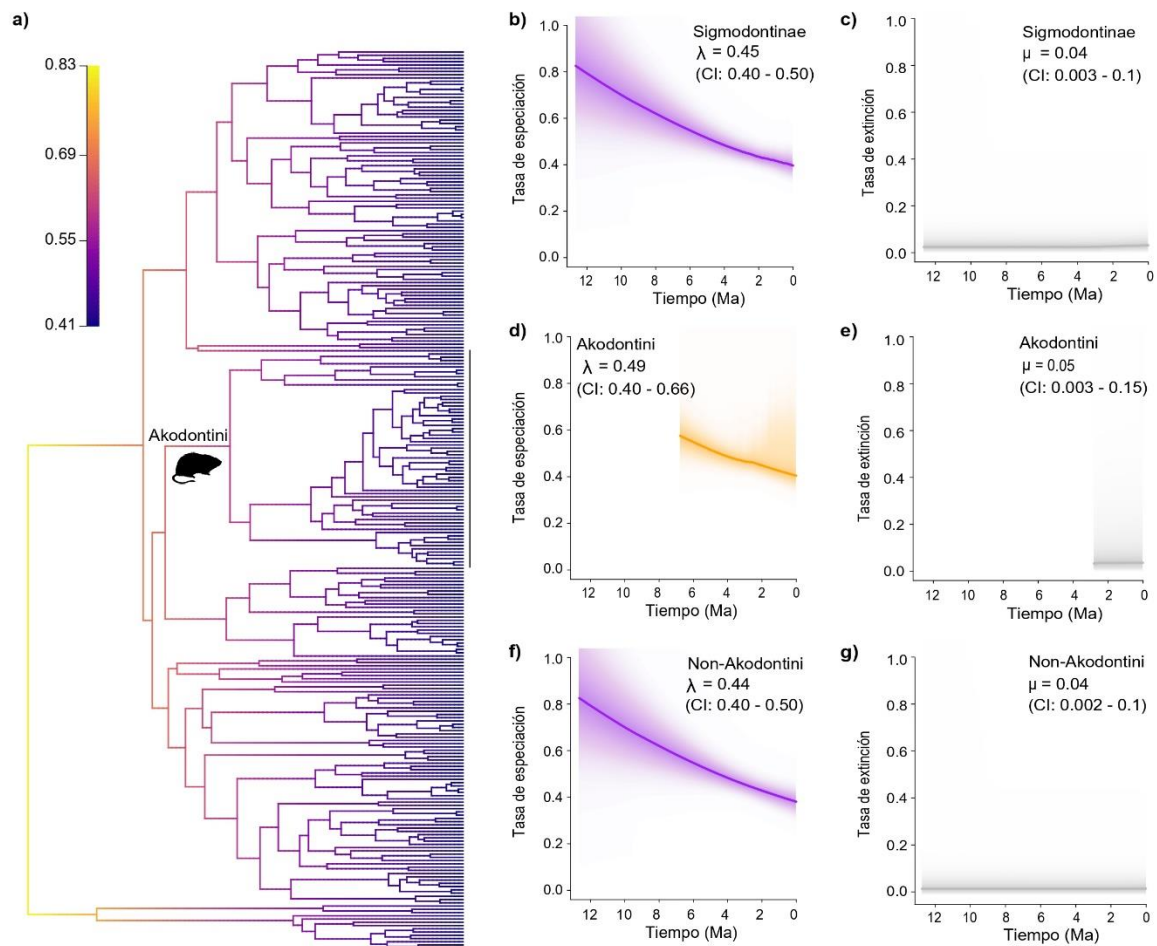


Figura 3. Arbol filogenético de Máxima Credibilidad (MCC) (Maestri et al. 2017) de la subfamilia Sigmodontinae, señalando el clado de la tribu Akodontini. (a) Colores representan la tasa de diversificación neta promedio a lo largo de cada rama de la filogenia para la configuración con la máxima probabilidad a posteriori, estimada por BAMM. Tasas de especiación y extinción a través del tiempo para

sigmodontinos (b, c); akodontinos (d, e); y sigmodontinos excluyendo al clado de los akodontinos (f, g), respectivamente. Se señala la tasa de especiación ( $\lambda$ ) y extinción ( $\mu$ ) promedio y los intervalos de credibilidad (CI) en cada caso. Figura de silueta tomada de PhyloPic (<http://phylopic.org>).

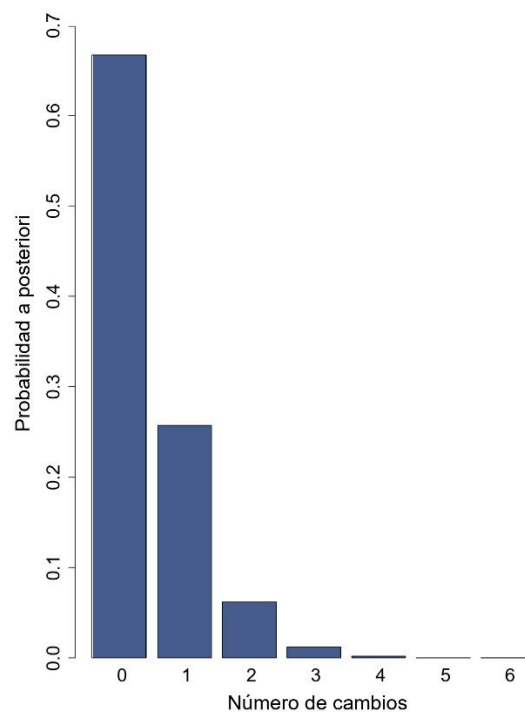


Figura 4. Frecuencia de la probabilidad *a posteriori* para distintos escenarios de cambios discretos en la tasa de diversificación de la subfamilia Sigmodontinae.

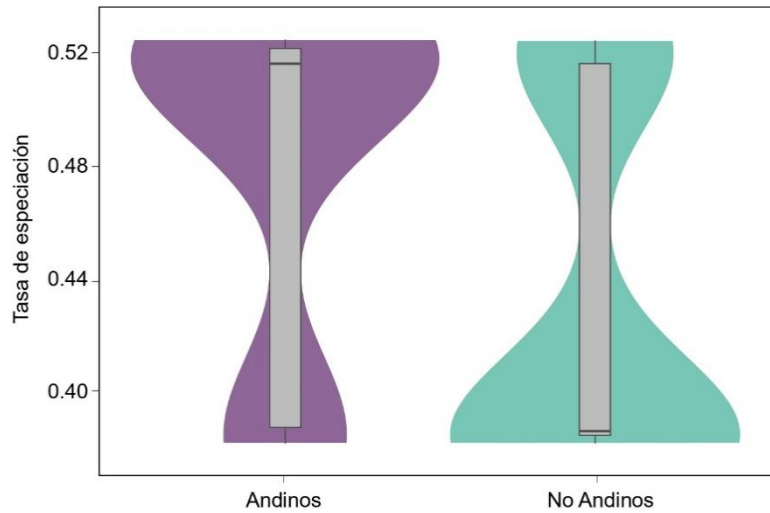


Figura 5. Tasa de especiación por linajes (*tip rates*) de akodontinos Andinos y no Andinos estimada por BAMM.

### **Efecto de Los Andes en taxa con distribución no Andina (Molossidae)**

#### **Relaciones de parentesco y tiempos de divergencia de la familia Molossidae**

Los resultados del análisis filogenético muestran un alto soporte para la monofilia de la familia Molossidae (PP = 1) (Fig. 6). Así como para los clados principales, Tomopeatinae (PP = 1), especie hermana del clado Molossinae (PP = 0.9) que incluye el resto los molósidos. El clado Molossinae comprende el género monotípico *Cheiromeles*, especie hermana del resto de las especies de este clado; los clados conformados por las especies del género polifilético *Mormopterus*; *Mormopterus* s.s (PP = 1) con las especies de Madagascar y *Mormopterus* s.l (PP = 1) con las especies Sudamericanas; y el clado (PP = 0.6) que anida a Molossini, Tadarini y el género *Otomops*. Dentro de este clado la posición de *Otomops* es incierta (PP= 0.4). El clado Molossini con alto soporte (PP = 1) incluye únicamente especies Neotropicales con clados que comprenden

las especies de los géneros (*Promops*, *Molossus*), y ((((*Cynomops*, *Molossops*), *Neoplatymops*), *Nyctinomops*), *Eumops*). Por su parte el clado Tadarini, presenta un bajo soporte (PP = 0.4) e incluye especies Paleotropicales ((*Chaerephon*, *Mops*), *Tadarida*) y un clado conformado por dos especies Neotropicales (*Tadarida brasiliensis*, *Mormopterus minutus*). La posición de los géneros *Myopterus* y *Sauromys* en este clado es incierta (PP = 0.4 y 0.5, respectivamente), así como las relaciones de los subclados que incluye. Esta hipótesis filogenética es congruente con la propuesta por Ammerman et al. 2012. Sin embargo, aquí se incluyen por primera vez las especies *Tomopeas ravus* y *Mormopterus* spp. del Neotrópico. Resultando, *Tomopeas ravus* la especie más divergente de la familia y no *Cheiromeles* spp, como ha sido propuesto por Ammerman et al. (2012; 2013). Por su parte, el género *Mormopterus* es polifilético. La especie tipo del género es *Mormopterus jugularis* de Madagascar, por lo que las especies Neotropicales, *M. phrudus*, *M. kalinowskii* y *M. minutus*, comprenden hasta dos géneros nuevos aún no descritos.

La familia Molossidae divergió desde un ancestro común con los vespertilionidos en el Eoceno Medio (44.9 Ma) (Fig. 7). La divergencia del clado Molossinae se estimó que ocurrió hace 41.6 Ma, a finales del Eoceno Medio. Mientras que las divergencias de *Mormopterus* s.s y *Mormopterus* s.l, hace 33.8 Ma y 30.2 Ma, respectivamente, durante el Mioceno Tardío. La divergencia del ACMR (ancestro común más reciente) de Tadarini y Molossini se dio durante el Oligoceno (27.3 Ma). Finalmente, la divergencia de los géneros que comprenden Tadarini y Molossini se dieron principalmente durante el Mioceno Medio.

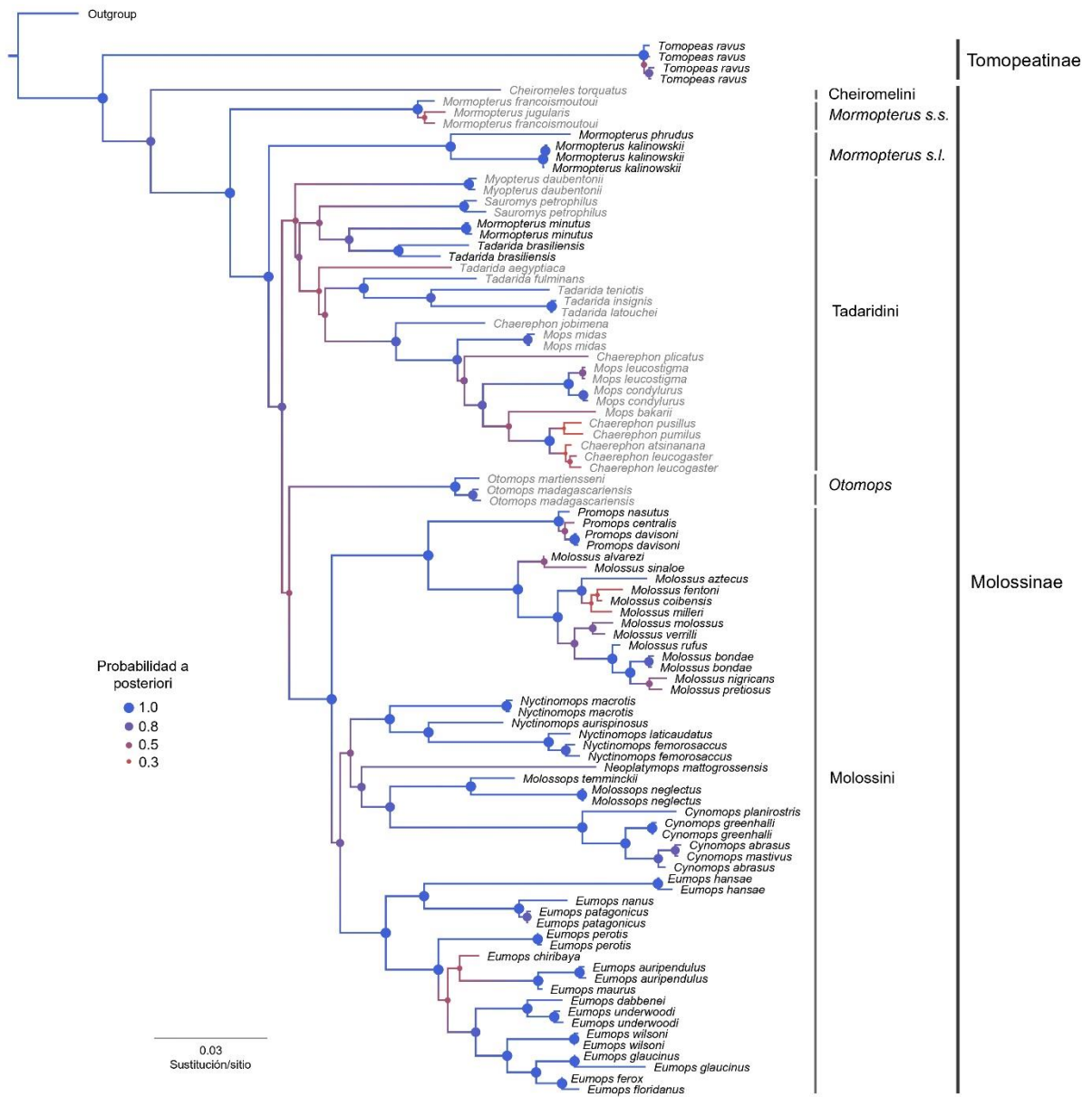


Figura 6. Árbol filogenético consenso de la familia Molossidae estimado por inferencia Bayesiana. Círculos en los nodos indican la probabilidad *a posteriori* de los clados. En negrita se señalan las especies del Neotrópico y en gris las especies del Paleotrópico.

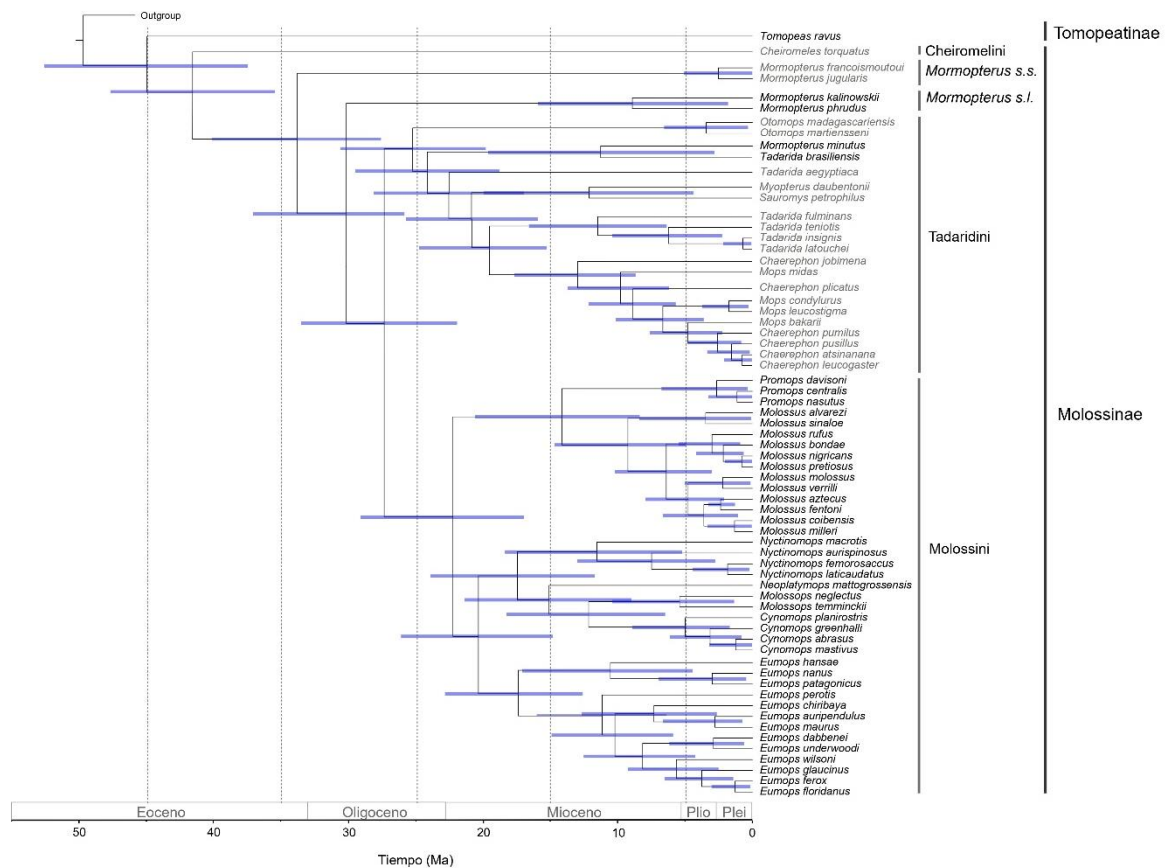


Figura 7. Árbol ultramétrico de Máxima Credibilidad (MCC) de la familia Molossidae. Barras en azul muestran los intervalos de credibilidad (95%) de la edad estimada de los nodos. En negrita se señalan las especies del Neotrópico y en gris las especies del Paleotrópico.

### Historia biogeográfica de la familia Molossidae

El modelo biogeográfico con mejor valor de ajuste para la familia Molossidae, fue el modelo con tasas de dispersión asimétrica de tiempo estratificado DEC +  $j$  +  $w$  (log-likelihood = -122.90) (Tabla 4). Estimaciones del rango ancestral bajo este modelo biogeográfico muestra que el área ancestral más probable para las especies actuales de la familia Molossidae es Sudamérica ( $P = 0.99$ ). Aunque, Indonesia es también una región altamente probable ( $P = 0.95$ ) (Fig. 8). Sin

embargo, los resultados de los análisis biogeográficos que incluyen especies fósiles, apoyan un origen Sudamericano para el clado “*crown*” de la familia (Anexo 6, Fig. 1). Asimismo, el registro fósil más antiguo (Eoceno Medio, 41.9 Ma) de la familia se encuentra en Sudamérica (Loreto, Perú) (Antoine et al., 2016). Por lo que estas líneas de evidencia apoyan un origen Neotropical para la familia. Estos resultados contrastan con todas las hipótesis previas del origen de la familia (Teeling et al., 2005; Eick et al., 2005; Lim, 2009).

En cuanto al clado Molossinae, este tendría un origen Sudamericano, al igual que todos los géneros que lo comprenden, a excepción del género *Nyctinomops* que tendría un origen Centroamericano (Fig. 8). Estos resultados, ponen en evidencia la importancia del Neotrópico y en particular el rol de Sudamérica en el origen de la diversidad actual y extinta (Anexo 6, Fig. 1) de esta familia.

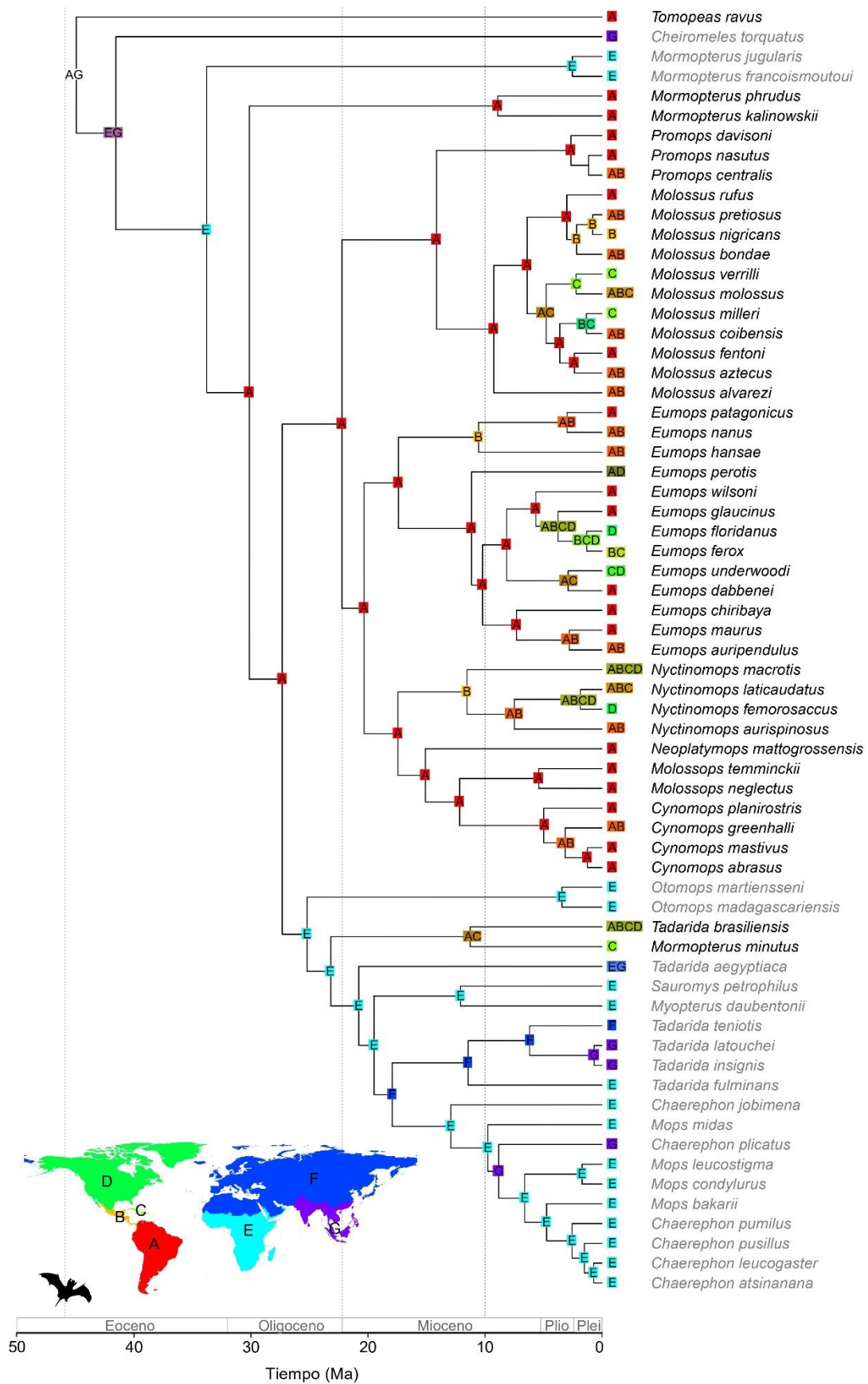


Figura 8. Historia biogeográfica de la familia Molossidae, basada en el modelo con tasas de dispersión asimétrica de tiempo estratificado DEC +  $j + w$  ( $d = 0.04$ ,  $j = 0.06$ , log-likelihood = -122.90). Colores y letras en los nodos indican los rangos de distribución ancestral más probables (ML). Líneas punteadas señalan los estratos de tiempo geológico empleados en el análisis (ver métodos). En negrita se señalan las especies distribuidas actualmente en el Neotrópico y en gris las especies del Paleotrópico. Áreas biogeográficas empleadas en el análisis: (a) Sudamérica, (b) Centro América, (c) Caribe, (d) Neártica, (e) Afrotropical, (f) Paleotropical, (g) Indomalaya. Figura de silueta tomada de PhyloPic (<http://phylopic.org>).

Tabla 4. Modelos biogeográficos evaluados para la familia Molossidae y sus respectivos parámetros, valores de probabilidad (ML) y AIC. Parámetros: (*d*) tasa de expansión de rango, (*e*) tasa de contracción de rango, (*j*) peso relativo de la dispersión por salto (evento fundador), (*w*) exponente en la matriz de tiempo estratificado (modifica los parámetros *d* y *j*). Modelos simétricos, la probabilidad de dispersión es igual entre las áreas biogeográficas a través del tiempo. Modelos asimétricos de tiempo estratificado, la probabilidad de dispersión entre las áreas son una aproximación a la distancia entre estas durante cada uno de los estratos temporales (ver métodos). En negrita se señala el modelo con mejor valor de ajuste.

Modelos		Log-Likelihood	Nº parámetros	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>j</i>	<i>w</i>	AICc	Akaike weight
Simétricos									
1	DEC	-159.70	2	0.01	0.00	-	-	323.50	0.00
2	DIVALIKE	-163.90	2	0.01	0.00	-	-	332.10	0.00
3	BayArea	-179.20	2	0.01	0.05	-	-	362.60	0.00
4	DEC + <i>j</i>	-157.10	3	0.01	0.00	0.01	-	320.70	0.00
5	DIVALIKE + <i>j</i>	-162.10	3	0.01	0.00	0.01	-	330.60	0.00
6	BayArea + <i>j</i>	-155.70	3	0.00	0.02	0.02	-	317.80	0.00
Asimétricos									
7	DEC	-133.60	2	0.02	0.00	-	-	271.30	0.00
8	DIVALIKE	-135.20	2	0.03	0.00	-	-	274.70	0.00
9	BayArea	-162.80	2	0.02	0.04	-	-	329.80	0.00
10	DEC + <i>j</i>	-131.00	3	0.02	0.00	0.03	-	268.30	0.00
11	DIVALIKE + <i>j</i>	-133.40	3	0.02	0.00	0.03	-	273.10	0.00
12	BayArea + <i>j</i>	-137.00	3	0.01	0.01	0.06	-	280.50	0.00
13	DEC + <i>w</i>	-125.40	3	0.04	0.00	-	2.70	257.20	0.20
14	DIVALIKE + <i>w</i>	-152.20	3	0.01	0.01	-	1.00	310.70	0.00
15	BayArea + <i>w</i>	-158.10	3	0.04	0.04	-	2.36	322.70	0.00
16	<b>DEC + <i>j</i> + <i>w</i></b>	<b>-122.90</b>	<b>4</b>	<b>0.04</b>	<b>0.00</b>	<b>0.06</b>	<b>2.59</b>	<b>254.50</b>	<b>0.74</b>
17	DIVALIKE + <i>j</i> + <i>w</i>	-125.50	4	0.04	0.00	0.06	2.41	259.60	0.06
18	BayArea + <i>j</i> + <i>w</i>	-133.60	4	0.02	0.01	0.10	1.98	275.80	0.00

## Relación de las tasas de diversificación de la familia Molossidae y las variables paleo-ambientales

Los resultados de los análisis de diversificación dependiente de variables paleo-ambientales, muestran que no existe una relación (lineal y/o exponencial) entre las tasas de diversificación (especiación y extinción) y la paleo-elevación de Los Andes, tanto para toda la familia Molossidae como para el clado Neotropical Molossinae (Fig.9, Anexo 4). En cuanto al efecto de la disminución global de la temperatura sobre la diversificación de ambos clados, como un escenario alternativo, este también parece poco probable (Fig. 9). Sin embargo, en el caso de la familia Molossidae (Fig. 9a) el modelo de la relación lineal entre la tasa de especiación y la disminución global de la temperatura presenta valores de soporte altamente dispersos (peso de AIC promedio =  $0.08 \pm 0.03$ ), reflejando una alta incerteza.

El modelo que mejor describe las tasas de diversificación de la familia Molossidae y el subclado Molossinae (Fig. 9) es el modelo nulo (proceso Yule), en el que la tasa de especiación es constante a través de tiempo y la tasa de

extinción es cero. Este modelo recibió un peso de AIC promedio de  $0.12 \pm 0.06$  ( $\lambda$  estimada = 0.1) de los 100 árboles muestreados desde la distribución a posteriori, en el caso de la familia Molossidae. Mientras que el peso de AIC promedio fue de  $0.17 \pm 0.04$  ( $\lambda$  estimada = 0.13) para el subclado Molossinae. Según estos resultados los cambios climáticos regionales y en los ecosistemas y paisajes Amazónicos provocados por la orogénesis de Los Andes no tuvieron un efecto en la historia evolutiva de este grupo.

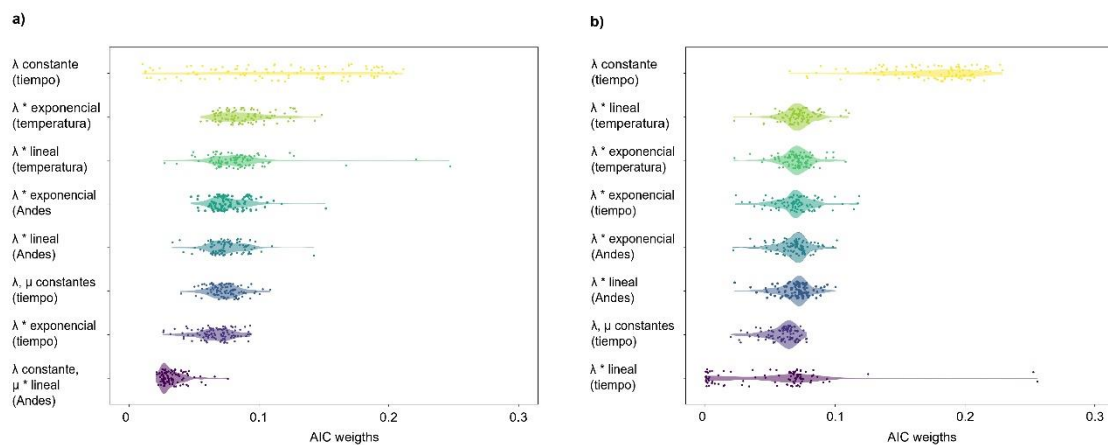


Figura 9. Modelos con mayores valores promedio de peso de AIC (ordenados de mayor a menor, de arriba hacia abajo) estimados por RPANDA para la familia Molossidae (a), y el clado Neotropical más diverso, Molossinae (b). Puntos representan pesos de AIC obtenidos para la muestra de 100 árboles filogenéticos. El resultado detallado de los 26 modelos estimados es presentado en el anexo 4.

## DISCUSIÓN

### **Efecto de Los Andes en taxa con distribución Andina (akodontinos)**

Los resultados de los análisis biogeográficos de la tribu Akodontini sustentan un origen no Andino para la tribu, específicamente en la región de la Caatinga-Cerrado durante el Mioceno Tardío (7 Ma) y varias posteriores colonizaciones independientes a Los Andes, que tuvieron lugar durante el Plioceno Medio (3.3 Ma) y el límite Plio-Pleistoceno (1.5 Ma). Este resultado, contrasta con la propuesta de Reig (1987), de un origen Altiplánico en Los Andes Centrales y apoya la hipótesis propuesta de D'Elía & Pardiñas (2015) de un origen no Andino de la tribu. Asimismo, recientemente Maestri et al. (2018) evalúan la historia biogeográfica de la subfamilia Sigmodontinae, mediante una aproximación bayesiana (Quintero et al., 2015) y la estimación de la distribución ancestral a partir de caracteres continuos (latitud, longitud). Los resultados de este estudio, obtenidos a partir de métodos distintos a los empleados en esta tesis, apoyan también un origen no Andino para la tribu Akodontini. El ancestro común más reciente (ACMR) de la tribu Akodontini, habría habitado las tierras bajas al sureste de Los Andes en la región de la Caatinga-Cerrado.

Los akodontinos colonizaron Los Andes en varios eventos de dispersión independientes dando origen a los géneros *Akodon*, *Necromys*, *Lenoxus*, y al subclado Andino del género *Oxymycterus*. Una vez en Los Andes, varios eventos de especiación tuvieron lugar en esta región, originando la diversidad actual de esta tribu en Los Andes, principalmente en el género con mayor riqueza de especies dentro de la tribu, *Akodon*, pero también en los géneros *Necromys* y *Oxymycterus*. Lamentablemente más de la mitad de las especies Andinas de

este último género, no cuentan con secuencias disponibles por lo que no están representadas en ninguna filogenia. La colonización de los akodontinos a Los Andes Centrales se dio una vez que la cordillera ya había alcanzado su altitud y configuración actual (Gregory-Wodzicki, 2000; Garzzone et al., 2008; Hoorn et al., 2010b). La disponibilidad de los nuevos ecosistemas creados por la orogénesis Andina propició estos eventos de colonización. Los nichos ecológicos vacantes con distintos tipos de vegetación y microclimas (bosques premontanos, bosques montanos y áreas abiertas con pastizales como la puna y el páramo) a lo largo de Los Andes, se fueron ocupando por estos linajes en múltiples eventos de colonización y posterior dispersión y especiación *in situ*. Así, por ejemplo, en el género *Akodon*, un primer evento de colonización dio origen a clados de especies con distribuciones al sureste de Los Andes Centrales ((*A. budini*, *A. siberia*), (*A. simulator*, *A. varius*)); y otro con especies distribuidas al norte de Los Andes Centrales y Los Andes del Norte, al este y oeste de la cordillera (((*A. orophilus*, *A. mollis*), *A. torques*), *A. affinis*), *A. aerosus*) (Fig. 2a). Un segundo evento de colonización independiente en este mismo género, y posterior especiación *in situ*, originó un clado conformado por especies distribuidas al oeste y este de los Andes Centrales, el Altiplano y el sureste de Los Andes Centrales y áreas adyacentes al Chaco ((*A. kofordi*, *A. fumeus*), *A. juninensis*), (((*A. subfuscus*, *A. lutescens*)), ((*A. polopi*, *A. silvanus*), (*A. spegazzini*, *A. boliviensis*)), *A. azarae*) (Fig. 2a). Finalmente, algunos linajes retornaron a las tierras bajas de las regiones del Chaco y la Caatinga-Cerrado, mientras que otros expandieron sus rangos geográficos a las tierras bajas al oeste de Los Andes en el Pacífico (*A. mollis*) y al sureste de Los Andes en el

Chaco (*A. simulator*, *A. varius*, *A. spegazzini*, *A. sylvanus*), y al norte del Amazonas (*Necromys uruchi*).

Este patrón que incluye, múltiples eventos de colonización a Los Andes desde ancestros de tierras bajas adyacentes, diversificación in situ y subsecuente retorno de algunos linajes a tierras bajas, es recurrente en otros taxa de plantas e invertebrados con especies distribuidas dentro y fuera de Los Andes (Chazot et al., 2016; Lagomarsino et al., 2016; Pérez-Escóbar et al., 2017; Bacon et al., 2018). Chazot et al. (2016), propone la hipótesis del rol de Los Andes como “atractor de especies”, para explicar este patrón en mariposas. Los nuevos ecosistemas y hábitats creados por la orogénesis Andina, a lo largo de su elevación, ofrece una amplia heterogeneidad topológica y ambiental, creando oportunidades para la divergencia geográfica y ecológica para linajes que colonizan estos nuevos hábitats (Luebert & Weigend, 2014; Antonelli et al., 2009; Hughes & Eastwood, 2006; Graham et al., 2004). Así, los linajes que colonizan Los Andes diversifican y van ocupando los nuevos hábitats disponibles. Este mosaico de distintos hábitats y microclimas pueden favorecer la especialización y generar aislamiento aún en pequeñas distancias geográficas debido a los fuertes gradientes topográficos, climáticos y vegetacionales (Rahbek et al., 2019b), originando así rangos geográficos restringidos como los observados en las especies Andinas de la tribu Akodontini. Estos resultados contrastan con los de Antonelli et al. (2018), que evalúan el intercambio biótico (angiospermas, helechos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos) entre las regiones Neotropicales a lo largo del Cenozoico (> 60 Ma). Sus resultados muestran que las regiones más colonizadas son los bosques de Mesoamérica (788 eventos de dispersión) y el Atlántico (661), y las áreas abiertas del Chaco y Cerrado (766) y el Norte de

Sudamérica (771), representando el 67% del total de eventos de dispersión en su conjunto. Mientras que el número de eventos de dispersión (298) hacia Los Andes representan apenas el 7% del total de eventos estimados (4450). Sin embargo, en dicho estudio la delimitación de la región de Los Andes incluyó solo las áreas abiertas, caracterizada por la presencia de pastizales (puna y páramo). Este tipo de ecosistemas Andinos, están generalmente por sobre los 3000 msnm y albergan mucho menos diversidad que las bosques montanos y pre-montanos del este de Los Andes, siendo algunos de los hábitats de mayor riqueza biótica en el Neotrópico (Myers et al., 2000; Jenkins et al., 2013). Asimismo, patrones de riqueza de especies y dinámicas de diversificación pueden variar de acuerdo a la escala filogenética (Graham et al., 2018). Taxa con mayor riqueza de especies pueden enmascarar a los que presentan menor número de especies, y otros patrones y/o mecanismos no se pueden detectar. De esta manera, evaluando estas hipótesis comparativamente se podría obtener una síntesis de los múltiples y distintos factores que afectan la biodiversidad (Maestri, 2020).

Por otro lado, los resultados obtenidos de los análisis de diversificación apoyan parcialmente la hipótesis de Reig (1987) sobre el rol de Los Andes en la generación de la diversidad de la tribu Akodontini. La diversificación de los linajes Andinos es mayor que la de los no Andinos. Aunque esta diferencia no es estadísticamente significativa, esto demuestra que la diversificación en Los Andes es equivalente a la que se dio fuera de estos, principalmente en la región de la Caatinga-Cerrado, donde la tribu se originó. A pesar de la reciente colonización de Los Andes (3.3 Ma) y de la extensión geográfica comparativamente menor a la de las tierras bajas. Las montañas tropicales topográficamente complejas como Los Andes, pueden abarcar una cantidad

notable de diferentes tipos de climas y ecosistemas, equivalente a la de vastas extensiones geográficas dentro de las regiones de tierras bajas, en extensiones geográficas comparativamente menores. Rahbek et. al (2009a), en un análisis comparativo muestran como la región de Los Andes del norte y del centro presentan la mitad de los climas (precipitación y temperatura) del mundo en una región relativamente pequeña. Además, esta heterogeneidad climática es mayor que la de las regiones adyacentes del Amazonas y el Cerrado con extensiones geográficas de hasta 12 veces mayor. De hecho, simulaciones de escenarios de diversificación en Sudamérica sin la presencia de Los Andes confirman el papel crucial de la heterogeneidad climática y topográfica para la evolución adaptativa del nicho y la diversificación (Rangel et al., 2018). De esta manera, esta heterogeneidad climática y topográfica permite la existencia de una gran diversidad de tipos de hábitats y nichos disponibles para la colonización y diversificación. Así, Los Andes habrían tenido un doble rol en la diversificación de la tribu Akodontini; (1) como “atractor de especies” mediante múltiples colonizaciones independientes desde ancestros de tierras bajas adyacentes; y (2) como “*cradle*” (cuna) o “*species pump*”, en el que los linajes que colonizan Los Andes diversifican tan o más rápido que los linajes no Andinos, llevando a una rápida acumulación de especies en el tiempo (Hughes & Eastwood, 2006; Chazot et al., 2016; Lagomarsino et al., 2016; Condamine et al., 2018).

### **Efecto de Los Andes en taxa con distribución no Andina (molósidos)**

Los resultados de los análisis filogenéticos de la familia Molossidae sustentan la monofilia de la familia, así como la inclusión de *Tomopeas ravus*, como la especie más divergente dentro de la familia. Este resultado apoya la hipótesis de

Sudman et al. (2004) que consideró a *Tomopeas ravus* miembro de la familia Molossidae y no de la familia Vespertilionidae. Sin embargo, en esta tesis se evaluó por primera vez la posición filogenética de esta especie dentro de la familia, incluyendo especies Neotropicales y Paleotropicales. Asimismo, este resultado contrasta la propuesta filogenética de Ammerman et al. (2012; 2013) que considera a *Cheiromeles*, como el género más divergente de la familia. Por otro lado, la hipótesis filogenética presentada en esta tesis apoya la propuesta de Taylor et al. (2019) de las subfamilias: Tomopeatinae y Molossinae. Y es parcialmente congruente con la hipótesis filogenética de Ammerman et al. (2012), recobrando los clados mayores dentro de la subfamilia Molossinae: (1) Cheiromelini, conformado por el género *Cheiromeles* del Paleotrópico; (2) Tadarini, que incluye especies de los géneros del Paleotrópico (*Tadarida*, *Chaerephon*, *Mops*, *Platymops*, *Sauromys*, *Myopterus*, y *Otomops*), además de un subclado conformado por dos especies del Neotrópico (*Tadarida brasiliensis* y *Mormopterus minutus*); y (3) Molossini, conformado únicamente por géneros Neotropicales (*Molossus*, *Promops*, *Molossops*, *Cynomops*, *Neoplatymops*, *Nyctinomops*, y *Eumops*). Sin embargo, (4) el clado Mormopterini propuesto por Ammerman et al. (2012), no es soportado por los resultados obtenidos. Este grupo es polifilético, por lo que las especies del género *Mormopterus* tienen ancestros independientes; un clado compuesto por las especies de Madagascar (*M. jugularis*, *M. francoismoutou*); y otro por las especies de *Mormopterus* de Sudamérica (*M. phrudus*, y *M. kalinowskii*). Asimismo, la especie *Mormopterus minutus* del Caribe (Cuba), está anidada en el clado Paleotropical, Tadarini, siendo la especie hermana de *Tadarida brasiliensis*. La especie tipo del género *Mormopterus* es *M. jugularis* de Madagascar (Peters, 1865), por lo que las

especies Neotropicales, *M. phrudus*, *M. kalinowskii* y *M. minutus*, comprenden hasta dos géneros distintos, aún no descritos.

Los resultados de los análisis biogeográficos de la familia Molossidae, apoyan un origen Neotropical, durante el Eoceno Medio (45 Ma). Estos resultados son apoyados por evidencia fósil. Los fósiles más antiguos de la familia datan del Eoceno Medio y han sido registrados en Sudamérica (Loreto, Perú) y Norteamérica (Antoine et al., 2016; Storer, 1984; Czaplewski, 2003; Czaplewski, 2008). Estos resultados contrastan con hipótesis previas de un origen en Laurasia y/o Paleotropical (Legendre, 1984b; 1984c; Teeling et al., 2005; Eick et al., 2005; Lim 2009) de la familia. Sin embargo, los resultados de estos estudios no fueron concluyentes debido a que no se incluyeron las especies y géneros más divergentes de la familia (*Tomopeas ravus*, *Cheiromeles* spp, *Mormopterus* spp), ni los registros fósiles descritos recientemente (Ammerman et al., 2012; Antoine et al., 2016).

Los resultados de los análisis de diversificación de los molósidos dependiente de variables paleo-ambientales, no sustentan la hipótesis del efecto de la orogénesis Andina en las tasas de especiación y extinción de la familia. En ese sentido, los cambios climáticos y de paisaje ocasionados en las tierras bajas por la orogénesis de Los Andes, no habrían tenido un efecto en diversificación de los molósidos. Asimismo, no se encontró relación entre la disminución global de la temperatura y las tasas de especiación y extinción de la familia. Ammerman et al. (2012), propone un escenario de cambio climático para la divergencia y posterior diversificación de los clados Tadarini del Paleotrópico y Molossini del Neotrópico. En este escenario, estos clados aumentan su aislamiento poco después de su divergencia, debido al enfriamiento de las actuales zonas

templadas del norte de América y Europa, durante el límite Eoceno-Oligoceno. Las posteriores series de glaciaciones intermitentes durante el Oligoceno-Mioceno, habrían promovido la especiación y rápida divergencia de los linajes del Neotrópico y el Paleotrópico. Ammerman et al. (2012), apoya su hipótesis en la sincronía entre los eventos de divergencia y posterior diversificación y los cambios en la temperatura global (Zachos et al., 2008). Sin embargo, los análisis de tiempos de divergencia estimados en esta tesis contrastan con la sincronía de eventos propuestos por Ammerman et al. (2012). Asimismo, los resultados del análisis explícito que evalúa la relación entre estos eventos climáticos y la diversificación de la familia, tampoco apoyan esta hipótesis. Los resultados de estos análisis indican que la diversificación de esta familia habría sido mediante un proceso Yule (modelo nulo en el análisis). Según este modelo la tasa de especiación sería constante a través del tiempo y la tasa de extinción cero. Sin embargo, esto no significa que la diversificación de esta familia haya seguido este patrón macroevolutivo. Sino más bien, que este modelo se vería favorecido al compararlo con los escenarios en el que las tasas de especiación y extinción varían en función de las variables paleo-ambientales evaluadas (paleo-elevación de Los Andes y disminución global de la temperatura) (Morlon et al., 2016; Lewitus & Morlon, 2018). De hecho, los regímenes de especiación y extinción de la familia podrían haber sido muy dinámicos, dado el patrón filogenético con varios eventos de extinción durante el Eoceno-Oligoceno y posterior especiación de los clados Tadarini y Molossini durante el Mioceno. Sin embargo, estos regímenes de diversificación no fueron estimados en esta tesis.

Un escenario alternativo para explicar la diversificación de esta familia podría estar relacionada a su capacidad de dispersión de largas distancias (Cockrum,

1969; Williams et al., 1973). Faurby et al. (2019) evalúan la relación entre la capacidad de dispersión y la diversificación en carnívoros. Sus resultados muestran que linajes con alta capacidad de dispersión (transcontinental) presentan una mayor tasa de diversificación que linajes que no se dispersan entre continentes. Resultados de análisis biogeográficos preliminares realizados en esta tesis (Anexo 6, Fig. 2), dan cuenta de varios eventos de dispersión transcontinentales a lo largo de la historia evolutiva de esta familia. Sin embargo, se requieren análisis complementarios para evaluar la relación entre las tasas de dispersión y la diversificación de esta familia.

En conclusión, los resultados de esta tesis proponen el doble rol de Los Andes, como receptor y generador de biodiversidad para taxa que presentan distribuciones Andinas, como los akodontinos. Estos procesos podrían explicar en parte porque Los Andes es la región más diversa del Neotrópico (Myers et al., 2000; Jenkins et al., 2013). Sin embargo, los cambios de las condiciones climáticas (temperatura, precipitación) y la configuración de los ecosistemas y paisajes de las tierras bajas circundantes a Los Andes, ocasionados por la orogénesis Andina, no tendrían un efecto en la historia evolutiva en los molósidos. De esta manera, el impacto de Los Andes podría tener un papel importante en la diversificación de algunos grupos y ninguno en otros, por lo que distintos procesos y mecanismos podrían explicar porque el Neotrópico alberga una de las mayores riquezas biológicas del mundo (Antonelli et al., 2018b). Asimismo, otros factores más bien bióticos como las características intrínsecas de distintos grupos de especies podrían influir en la respuesta a un mismo mecanismo extrínseco (Benton, 2009).

## BIBLIOGRAFÍA

- Antoine, P.O., Abello, M. A., Adnet, S., Altamirano Sierra, A. J., Baby, P., Billet, G., Boivin, M., Calderón, Y., Candela, A., Chabain, J., Corfu, F., Croft, D. A., Ganerød, M., Jaramillo, C., Klaus, S., Marivaux, L., Navarrete, R. E., Orliac, M. J., Parra, F. & Salas-Gismondi, R. (2016). A 60-million-year Cenozoic history of western Amazonian ecosystems in Contamana, eastern Peru. *Gondwana Research*, 31, 30-59.
- Amador, L. I., Moyers Arévalo, R. L., Almeida, F. C., Catalano S. A. & Giannin N. P. (2018). Bat Systematics in the Light of Unconstrained Analyses of a Comprehensive Molecular Supermatrix. *Journal of Mammalian Evolution*, 25, 1-34.
- Ammerman, L. K., Lee, D. N. & Tipps, T. M. (2012). First molecular phylogenetic insights into the evolution of tree-tailed bats in the subfamily Molossinae (Molossidae, Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, 93, 12-28.
- Ammerman, L. K., Brashear, W. A. & Bartlett, S. N. (2013). Further Evidence for the Basal Divergence of *Cheiromeles* (Chiroptera: Molossidae). *Acta Chiropterologica*, 15(2), 307-312.
- Antonelli, A., Nylander, J. A. A., Persson, C. & Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(24), 9749–9754
- Antonelli, A., Zizka, A., Antunes Carvalho, F., Scharn, R., Bacon, C.D., Silvestro, D. & Condamine, F. L. (2018). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(23), 6034–6039.
- Antonelli, A., Ariza, M., Albert, J., Andermann, T., Azevedo, J., Bacon, C., Faurby, S., Guedes, T., Hoorn, C., Lohmann, L. G., Matos-Maraví, P., Ritter, C. D., Sanmartín, I., Silvestro, D., Tejedor, M., ter Steege, H., Tuomisto, H., Werneck, F. P., Zizka, A. & Edwards, S. V. (2018b). Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. *PeerJ*, 6, e5644.
- Aron, P. G. & Poulsen, C. J. (2018). Cenozoic mountain building and climate evolution. En: *Mountains, Climate and Biodiversity* (pp. 111-121). New York: Wiley Press.
- Bacon, C. D., Mora, A., Wagner, W. L. & Jaramillo, C. A. (2013). Testing geological models of evolution of the Isthmus of Panama in a phylogenetic framework. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171, 287–300.

- Bacon, C. D., Velásquez-Puentes, F. J., Hoorn, C. & Antonelli, A. (2018). Iriarteae palms tracked the uplift of Andean Cordilleras. *Journal of Biogeography*, 45(7), 1653–1663.
- Badgley, C., Smiley, T. M., Terry, R., Davis, E. B., DeSantis, L. R. G., Fox, D. L., Hopkins, S. S. B., Jezkova, T., Matocq, M. D., Matzke, N., McGuire, J. L., Mulch, A., Riddle, B. R., Louise Roth, V., Samuels, J. X., Strömberg, C. A. E. & Yanites, B. J. (2017). Biodiversity and topographic complexity: modern and geohistorical perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(3), 211–226.
- Baker, R. J., Porter, C. A., Patton, J. C. & Van den Bussche, R. A. (2000). Systematics of bats of the family Phyllostomidae based on RAG2 DNA sequences. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University*, 202, i+1-16.
- Barido-Sottani, J., Aguirre-Fernández, G., Hopkins, M. J., Stadler, T. & Warnock, R. (2019). Ignoring stratigraphic age uncertainty leads to erroneous estimates of species divergence times under the fossilized birth–death process. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1902), 20190685.
- Benton, M. J. (2009). The Red Queen and the Court Jester: Species Diversity and the Role of Biotic and Abiotic Factors Through Time. *Science*, 323(5915), 728-732.
- Bicudo, T. C., Sacek, V., de Almeida, R. P., Bates, J. M. & Ribas, C. C. (2019). Andean Tectonics and Mantle Dynamics as a Pervasive Influence on Amazonian Ecosystem. *Scientific Report*, 9, 16879.
- Bicudo, T. C., Sacek, V. & Paes de Almeida, R. (2020). Reappraisal of the relative importance of dynamic topography and Andean orogeny on Amazon landscape evolution. *Earth and Planetary Science Letters*, 546, 116423.
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.H., Xie, D., Suchard, M. A., Rambaut, A. & Drummond A. J. (2014). BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 10, e1003537–1003536.
- Chazot, N., Willmott, K. R., Condamine, F. L., De-Silva, D. L., Freitas, A. V. L., Lamas, G., Morlon, H., Giraldo, C. E., Jiggins, C. D., Joron, M., Mallet, J., Uribe, S. & Elias, M. (2016). Into the Andes: multiple independent colonizations drive montane diversity in the Neotropical clearwing butterflies Godyridina. *Molecular Ecology*, 25(22), 5765–5784
- Czaplewski N. J., Morgan G. S. & McLeod S. A. (2008). Chiroptera. En: *Evolution of Tertiary Mammals of North America: Volume 2, Small Mammals, Xenarthrans, and Marine Mammals*. (pp. 174-197). Cambridge: Cambridge University Press.

- Czaplewski, N. J., Morgan, G. S. & Naeher, T. (2003). Molossid bats from the late Tertiary of Florida with a review of the Tertiary Molossidae of North America. *Acta Chiropterologica*, 5, 61–74.
- Cockrum, E. L. (1969). Migration in the guano bat, *Tadarida brasiliensis*. *Miscellaneous Publications, Museum of Natural History, University of Kansas*, 51, 303–336.
- Condamine, F. L., Sperling, F. A. H. & Kergoat, G. J. (2013). Global biogeographical pattern of swallowtail diversification demonstrates alternative colonization routes in the Northern and Southern hemispheres. *Journal of Biogeography*, 40, 9–23.
- D'Elía, G. & Pardiñas, U. F. J (2015). Tribe Akodontini. En: *Mammals of South America, Vol. 2: Rodents* (pp. 140-279). Chicago: University of Chicago Press.
- Diazgranados, M. & Barber, J. C. (2017). Geography shapes the phylogeny of frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae): a remarkable example of recent rapid radiation in sky islands. *PeerJ* 5, e2968.
- Dupin, J., Matzke, N. J., Särkinen, T., Knapp, S., Olmstead, R. G., Bohs, L. & Smith, S. D. (2016). Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae. *Journal of Biogeography*, 44(4), 887-899.
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5), 1792-1797.
- Eick, G. N., Jacobs, D. S. & Matthee, C. A. (2005). A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera). *Molecular Biology and Evolution*, 22, 1869–1886.
- Esquerré, D., Brennan, I. G., Catullo, R. A., Torres-Pérez, F. & Keogh, J. S. (2018). How mountains shape biodiversity: The role of the Andes in biogeography, diversification, and reproductive biology in South America's most species-rich lizard radiation (Squamata: Liolaemidae). *Evolution*, 73(2), 214-230.
- Faurby, S., Werdelin, L. & Antonelli, A. (2019). Dispersal ability predicts evolutionary success among mammalian carnivores. *bioRxiv*, <https://doi.org/10.1101/755207>
- Fiorella, R. P., Poulsen, C. J., Pillco Zolá, R. S., Jeffery, M. L. & Ehlers, T. A. (2015). Modern and long-term evaporation of central Andes surface waters suggests paleo archives underestimate Neogene elevations. *Earth and Planetary Science Letters*, 432, 59-72.
- Fjeldså, J., Bowie, R. C. K. & Rahbek, C. (2012). The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 43, 249–265.

- Freeman, P. W. (1981). A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia, Chiroptera): morphology, ecology, evolution. *Fieldiana Zoology*, 7, 1-173.
- Garziona, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Ghosh, P. & Mulch, A. (2008). Rise of the Andes. *Science*, 320, 1304–1307.
- Gavryushkina, A., Welch, D., Stadler, T. & Drummond, A. J. (2014). Bayesian Inference of Sampled Ancestor Trees for Epidemiology and Fossil Calibration. *PLoS Computational Biology*, 10(12), e1003919.
- Graham, C. H., Ron, S. R., Santos, J. C., Schneider, C. J. & Moritz, C. (2004). Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58, 1781–1793.
- Graham, C. H., Storch, D. & Machac, A. (2018). Phylogenetic scale in ecology and evolution. *Global Ecology and Biogeography*, 27(2), 175-187.
- Gregory-Wodzicki, K. M. (2000). Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin*, 112, 1091–1105.
- Heath, T. A., Huelsenbeck, J. P. & Stadler, T. (2014). The fossilized birth-death process for coherent calibration of divergence-time estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(29), e2957-e2966.
- Horn, C., Mosbrugger, V., Mulch, A. & Antonelli, A. (2013). Biodiversity from mountain building. *Nature Geoscience*, 6, 154.
- Horn, C., Wesselingh, F. P., Steege, H., Bermúdez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C. et al. (2010b). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927–931.
- Huang, S., Meijers, M. J. M., Eyres, A., Mulch, A. & Fritz, S. A. (2019). Unravelling the history of biodiversity in mountain ranges through integrating geology and biogeography. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1777-1791.
- Hughes, C. E. & Eastwood, R. (2006). Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(27), 10334–10339.
- Jaramillo, C. (2019). 140 million years of tropical biome evolution. En: *The Geology of Colombia, Volume 2 Mesozoic*. (pp. 1-28) Bogotá: Servicio Geológico Colombiano, Publicaciones Geológicas Especiales.
- Jenkins, C. N., Pimm, S. L. & Joppa, L. N. (2013). Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proceedings of the National Academy of Science*, 110(28), 2602–2610.

- Jones, K. E., Bininda-Emonds, O. R. P. & Gittleman J. L. (2005). Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in Chiroptera. *Evolution*, 59, 2243–2255.
- Kass, R. E. & Raftery, A. E. (1995). Bayes Factors. *Journal of the American Statistical Association*, 90(430), 773-795.
- Kirschner, J. A. & Hoorn, C. (2020). The onset of grasses in the Amazon drainage basin, evidence from the fossil record. *Frontiers of Biogeography*, 12(2).
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. & Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1547-1549.
- Lagomarsino, L., Condamine, F. L., Antonelli, A., Mulch, A. & Davis, C. C. (2016). The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *New Phytologist*, 210, 1430–1432.
- Lamb, J. M., Ralph, T. M. C., Naidoo, T., Taylor, P. J., Ratrimomanarivo, F., Stanley, W. T. & Goodman, S. M. (2011). Toward a molecular phylogeny for the Molossidæ (Chiroptera) of the Afro-Malagasy Region. *Acta Chiropterologica*, 13, 1-16.
- Landis, M. J., Matzke, N. J., Moore, B. R., & Huelsenbeck, J. P. (2013). Bayesian Analysis of Biogeography when the Number of Areas is Large. *Systematic Biology*, 62(6), 789-804.
- Legendre, S. (1984b). Identification de deux sous-genres fossiles et compréhension phylogénique du genre *Mormopterus* (Molossidae, Chiroptera). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 298, 715-720.
- Legendre, S. (1984c). Etude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques. *Revue Suisse de Zoologie*, 91, 399-442.
- Lewitus, E. & Morlon, H. (2017). Detecting Environment-Dependent Diversification from Phylogenies: A Simulation Study and Some Empirical Illustrations. *Systematic Biology*, 67(4), 576-593.
- Lim, B. K. (2009). Review of the Origins and Biogeography of Bats in South America. *Chiroptera Neotropical*, 15(1), 391-410.
- Longmire, J. L., Maltbie, M. & Baker, R. J. (1997). Use of the Lysis Buffer in DNA isolation and its implications for museum collections. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University*, 163, 1-3.
- Luebert, F. & Weigend, M. (2014). Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2: 27.

- Maestri, R. (2020). A macroecological perspective on Neotropical rodents. *Mastozoología Neotropical*, 27(SI)(0), 24-34.
- Maestri, R., Monteiro, L. R., Fornel, R., Upham, N. S., Patterson, B. D. & de Freitas, T. R. O. (2017). The ecology of a continental evolutionary radiation: Is the radiation of sigmodontine rodents adaptive? *Evolution*, 71(3), 610-632.
- Maestri, R. & Patterson, B. D. (2016). Patterns of Species Richness and Turnover for the South American Rodent Fauna. *PLoS One*, 11(3), 1-18.
- Maestri, R., Upham, N. S. & Patterson, B. D. (2018). Tracing the diversification history of a Neogene rodent invasion into South America. *Ecography*, 42(4), 683-695.
- Matzke, N. J. (2013a). BioGeoBEARS: biogeography with Bayesian (and likelihood) evolutionary analysis in R Scripts. R package, version 0.2.1. Disponible en: <http://CRAN.R-project.org/package=BioGeoBEARS> (acceso marzo 2020).
- Matzke, N. J. (2013b). Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography*, 5(4), 242-248.
- Matzke, N. J. (2014). Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*, 63, 951–970.
- Matzke, N. J. (2015). Stochastic mapping under biogeographical models. Disponible en: [http://phylo.wikidot.com/biogeobears#stochastic\\_mapping](http://phylo.wikidot.com/biogeobears#stochastic_mapping) (acceso marzo 2020).
- Milnes, A. G. (1987). Tectonic evolution of the southern Andes, Tierra del Fuego: a summary. En: *The anatomy of mountain ranges* (pp. 173-177). New Jersey: Princeton Press, Princeton.
- Montes, C., Cardona, A., McFadden, R., Morón, S., Silva, C., Restrepo-Moreno, S., Ramírez, D., Hoyos, N., Wilson, J., Farris, D., Bayona, G. A., Jaramillo, C. A., Valencia, V., Bryan, J. & Flores, J. A. (2012). Evidence for middle Eocene and younger land emergence in central Panama: implications for Isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin*, 124, 780–799.
- Morlon, H., Lewitus, E., Condamine, F. L., Manceau, M., Clavel, J. & Drury, J. (2016). RPANDA: An R package for macroevolutionary analyses on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 589–597.
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1-110.

- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Mulch, A., Sarna-Wojcicki, A. M., Perkins, M. E. & Chamberlain, C. P. (2008). A Miocene to Pleistocene climate and elevation record of the Sierra Nevada (California). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 6819–6824.
- Norberg, U. M. & Rayner, J. M. V. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 316, 335-427.
- Olave, M., Avila, L. J., Sites, J. W. & Morando, M. (2020). How important is it to consider lineage diversification heterogeneity in macroevolutionary studies? Lessons from the lizard family Liolaemidae. *Journal of Biogeography*, 47(6), 1286-1297.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I. E. Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P. & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *BioScience*, 51, 933–938.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, S., Thomas, G., Petzoldt, T., Pearse, W., Fritz, S. & Pearse, W. (2012). Caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. R package version 0.5. *Proceedings of The Royal Society B*.
- Pagel, M. & Meade, A. (2004). A phylogenetic mixture model for detecting pattern heterogeneity in gene sequence or character state data. *Systematic Biology* 53, 571-581.
- Pagel, M. & Meade, A. (2005). Mixture models in phylogenetic inference. En: *Mathematics of Evolution and Phylogeny* (pp. 121-142). United Kingdom: Oxford University Press.
- Pagel, M. & Meade, A. (2006). Bayesian analysis of correlated evolution of discrete characters by reversible-jump Markov chain Monte Carlo. *American Naturalist*, 167, 808-825.
- Pardiñas, U., Myers, P., León-Paniagua, L., Ordóñez-Garza, N., Cook, J., Kryštufek, B., Haslauer, R., Bradley, R., Shenbrot, G., & Patton J. (2017). Familia Cricetidae. En: *Handbook of the Mammals of the World: Volume 7, Rodents II*. (pp. 457-481). Barcelona: Lynx Press.
- Patterson, B. D., Solari S. & Velazco P. M. (2012). The role of The Andes in the Diversification and Biogeography of Neotropical Mammals. (pp. 351-378)

En: *Bones, Clones, and Biomes: The history and geography of Recent Neotropical mammals*. Chicago: University of Chicago Press.

- Pérez-Escobar, O. A., Chomicki, G., Condamine, F. L., Karremans, A. P., Bogarín, D., Matzke, N. J., Silvestro, D. & Antonelli, A. (2017). Recent origin and rapid speciation of Neotropical orchids in the world's richest plant biodiversity hotspot. *New Phytologist*, 215, 891-905.
- Peters, W. (1865). Abbildungen zu einer Monographie der Chiropteren vor und gab eine Übersicht der von ihm befolgten systematischen Ordnung der hieher gehörigen Gattungen. *Monatsberichte der Königlich Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*, 1865, 256–258
- Petit, E., Excoffier, L. & Mayer, F. (1999). No Evidence of Bottleneck in the Postglacial Recolonization of Europe by the Noctule Bat (*Nyctalus noctula*). *Evolution*, 53(4), 1247-1258.
- Poulsen, C. J., Ehlers, T. A. & Insel, N. (2010). Onset of convective rainfall during gradual late Miocene rise of the Central Andes. *Science*, 328, 490–493.
- Quintero, I., Keil, P., Jetz, W. & Crawford, F. W. (2015). Historical Biogeography Using Species Geographical Ranges. *Systematic Biology*, 64(6), 1059-1073.
- Rabosky, D. L. (2014a). Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees. *PLoS One*, 9(2), 1-15.
- Rabosky, D. L., Grundler, M., Anderson, C., Title, P., Shi, J. J., Brown, J. W., Huang, H. & Larson, J. G. (2014b). BAMMtools: An R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(7), 701-707.
- Rabosky, D. L. (2015). Challenges in the estimation of extinction from molecular phylogenies: A response to Beaulieu and O'Meara. *Evolution*, 70(1), 218-228.
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Colwell, R. K., Dalgaard, B., Holt, B. G., Morueta-Holme, N., Nogues-Bravo, D., Whittaker, R. J. & Fjeldså, J. (2019a). Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science*, 365(6458), 1108-1113.
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Nogues-Bravo, D., Rasmussen, C. M. Ø., Richardson, K., Rosing, M. T., Whittaker, R. J. & Fjeldså, J. (2019b). Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science*, 365(6458), 1114-1119.
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G. & Suchard, M. A. (2018). Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5), 901-904.

- Ramos, V. A. (1999). Plate tectonic setting of the Andean Cordillera. *Episodes*, 22, 183–190.
- Ramos, V. A. (2009). Anatomy and global context of the Andes: Main geologic features and the Andean orogenic cycle. En: *Backbone of the Americas: Shallow Subduction, Plateau Uplift, and Ridge and Terrane Collision* (pp. 31–65). Geological Society of America Memoir.
- Rangel, T. F., Edwards, N. R., Holden, P. B., Diniz-Filho, J. A. F., Gosling, W. D., Coelho, M. T. P., Cassemiro, F. A. S., Rahbek, C. & Colwell, R. K. (2018). Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*, 361(6399), eaar5452.
- Ree, R. H. & Sanmartín, I. (2018). Conceptual and statistical problems with the DEC+J model of founder-event speciation and its comparison with DEC via model selection. *Journal of Biogeography*, 45(4), 741-749.
- Reig, O. A. (1987). An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: Sigmodontinae). En: *Studies in Neotropical mammalogy, essays in honor of Philip Hershkovitz* (pp. 347– 399). Fieldiana Zoology, 39.
- Ronquist, F. (1997). Dispersal-Vicariance Analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46, 195–203.
- Santos, J.C., Coloma, L.A., Summers, K., Caldwell, J. P., Ree, R. & Cannatella, D. C. (2009). Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean Lineages. *PLoS Biology*, 7(3), e1000056.
- Sanín, M. J., Kissling, W. D., Bacon, C. D., Borchsenius, F., Galeano, G., Svenning, J. C., Olivera, J., Ramírez, R., Trénel, P. & Pintaud, J. C. (2016). The Neogene rise of the tropical Andes facilitated diversification of wax palms (Ceroxylon: Arecaceae) through geographical colonization and climatic niche separation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2), 303–317.
- Schander, C. & Halanych, K. M. (2003). DNA, PCR and formalinized animal tissue: A short review and protocols. *Organisms Diversity and Evolution*, 3, 195-205.
- Simmons, N. B. (1998). A reappraisal of interfamilial relationships of bats. En: *Bat Biology and Conservation* (pp. 1-54). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Simmons, N. B. (2005b). Order Chiroptera. En: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (pp. 312-529). Baltimore: Johns Hopkins University Press.

- Silvestro D. & Shnitzler J. (2018). Inferring Macroevolutionary Dynamics in Mountain Systems from Fossils. En: *Mountains, Climate and Biodiversity* (pp 217-230). New York: Wiley Press.
- Silvestro, D., Tejedor, M. F., Serrano-Serrano, M. L., Loiseau, O., Rossier, V., Rolland, J., Zizka, A., Höhna, S., Antonelli, A. & Salamin, N. (2018). Early Arrival and Climatically-Linked Geographic Expansion of New World Monkeys from Tiny African Ancestors. *Systematic Biology*, 68(1), 78-92.
- Sudman, P. D., Barkley, L. J. & Hafner, M. S. (1994). Familial affinity of *Tomopeas ravus* (Chiroptera) based on protein electrophoretic and cytochrome b sequence data. *Journal of Mammalogy*, 75, 365–377.
- Stadelmann, B., Lin, L.-K., Kunz, T. H. & Ruedi, M. (2007). Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(1), 32-48.
- Storer, J. E. (1984). Mammals of the Swift Current Creek local fauna (Eocene: Uintan, Saskatchewan). *Saskatchewan Museum of Natural History Contributions*, 7, 1–144.
- Tavares, V. da. C., Warsi, O. M., Balseiro, F., Mancina, C. A. & Dávalos, L. M. (2018). Out of the Antilles: Fossil phylogenies support reverse colonization of bats to South America. *Journal of Biogeography*, 45(4), 859-873.
- Taylor, P., Lim, B., Pennay, M., Soisook, P., Kingston, T., Loureiro, L. & Moras, L. (2019). Familia Molossidae. En: *Handbook of the Mammals of the World: Volume 9, Bats*. (pp. 598-672). Barcelona: Lynx Press.
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'brien, S. J. & Murphy, W. J. (2005). A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307, 580-584.
- Van Den Bussche, R. A., Reeder, S. A., Hansen, E. W. & Hofer, S. R. (2003). Utility of the dentin matrix protein 1 (DMP1) gene for resolving mammalian intraordinal phylogenetic relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26(1), 89-101.
- Williams, T. C., Ireland, L. C. & Williams, J. M. (1973). High altitude flights of the free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis*, observed with radar. *Journal of Mammalogy*, 54, 807–821.
- Wilson, D. E. & Reeder, D. A. M. (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 3rd edition*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Xia, X. (2018). DAMBE7: New and Improved Tools for Data Analysis in Molecular Biology and Evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1550-1552.

- Xia, X. & Lemey, P. (2009). Assessing substitution saturation with DAMBE. En: *The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to DNA and Protein Phylogeny, 2nd edition*. (pp. 615-630). Cambridge: Cambridge University Press.
- Xia, X., Xie, Z., Salemi, M., Chen, L. & Wang Y. (2003). An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26, 1-7.
- Zachos, J. C., Dickens, G. R. & Zeebe, R. E. (2008). An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451, 279–283.

## ANEXOS

Anexo 1: Lista de secuencias de especies de la familia Molossidae, obtenidas en GenBank y generadas en este estudio (en negrita).

Género	Especie	Código de GenBank (Número de colección del especimen)		
		ND1	RAG2	DMP1
<i>Chaerephon</i>	<i>atsinanana</i>		HQ384488 (FMNH 85229)	
<i>Chaerephon</i>	<i>jobimena</i>	HQ671527 (FMNH 76329)	HM631627 (FMNH 75992)	
<i>Chaerephon</i>	<i>leucogaster</i>	HQ671525 (FMNH 76330)	HM631636 (FMNH76330)	HQ671560 (FMNH 76330)
<i>Chaerephon</i>	<i>leucogaster</i>		HM631634 (FMNH 84237)	
<i>Chaerephon</i>	<i>plicatus</i>	HQ671528 (MVZ 7659)	HQ671581 (MVZ 92573)	HQ671561 (MVZ 92573)
<i>Chaerephon</i>	<i>pumilus</i>	HQ671526 (FMNH 137634)	GU328051 (FMNH 137634)	GU328215 (FMNH 137634)
<i>Chaerephon</i>	<i>pusillus</i>		HM631643 (FMNH 20538)	
<i>Cheiromeles</i>	<i>torquatus</i>	HQ671529 (UNIMAS1652)	HQ671583 (UNIMAS 1652)	
<i>Cynomops</i>	<i>abrasus</i>	<b>MUSA 11791</b>	<b>MUSA 11791</b>	
<i>Cynomops</i>	<i>abrasus</i>		<b>MUSA 12806</b>	<b>MUSA 12806</b>
<i>Cynomops</i>	<i>greenhalli</i>	<b>MUSA 17426</b>	<b>MUSA 17426</b>	
<i>Cynomops</i>	<i>greenhalli</i>	<b>MUSA 17448</b>	<b>MUSA 17448</b>	<b>MUSA 17448</b>
<i>Cynomops</i>	<i>mastivus</i>	JF509375 (BDP 278)	HQ671584 (BDP 278)	HQ671562 (BDP 278)
<i>Cynomops</i>	<i>planirostris</i>	<b>MUSA 3393</b>		
<i>Eumops</i>	<i>auripendulus</i>	HQ671531 (ROM 105526)	HQ671585 (ROM 105526)	HQ671563 (ROM 105526)
<i>Eumops</i>	<i>auripendulus</i>	JQ765469 (TK 925931)		
<i>Eumops</i>	<i>chiribaya</i>		<b>MUSA 8493</b>	<b>MUSA 8493</b>
<i>Eumops</i>	<i>dabbenei</i>	JQ765456 (TTU 33406)		
<i>Eumops</i>	<i>ferox</i>	HQ671532 (TTU 52479)	HQ671588 (TTU 52479)	HQ671564 (TTU 52479)
<i>Eumops</i>	<i>floridanus</i>	HQ671533 (KU 163657)		HQ671565 (KU 163656)

Tabla 1 (continúa)

Género	Especie	Código de GenBank (Número de especimen)		
		ND1	RAG2	DMP1
<i>Eumops</i>	<i>glaucinus</i>	JQ765464 (TTU 80255)		
<i>Eumops</i>	<i>glaucinus</i>	JQ765459 (TTU 33408)		
<i>Eumops</i>	<i>hansae</i>	JQ765460 (ROM 105642)	HQ671586 (ROM 105642)	HQ671566 (ROM 105642)
<i>Eumops</i>	<i>hansae</i>	HQ671534 (ROM 108361)		
<i>Eumops</i>	<i>maurus</i>	JQ765468 (ROM 106326)	<b>MUSA 12814</b>	<b>MUSA12814</b>
<i>Eumops</i>	<i>nanus</i>	JQ765477 (TTU 29308)		
<i>Eumops</i>	<i>patagonicus</i>	JQ765473 (TTU 80620)	HQ671587 (TTU 80620)	HQ671567 (TTU 80491)
<i>Eumops</i>	<i>patagonicus</i>	JQ765474 (TTU 80491)		
<i>Eumops</i>	<i>perotis</i>	JQ765454 (ASNHC 13295)	KC747701 (ASNHC 13295)	
<i>Eumops</i>	<i>perotis</i>	JQ765455 (ASNHC 12238)		
<i>Eumops</i>	<i>underwoodi</i>	JQ765457 (TTU 2936)		
<i>Eumops</i>	<i>underwoodi</i>	JQ765458 (TTU 29322)		
<i>Eumops</i>	<i>wilsoni</i>	JQ765465 (TTU 103278)		
<i>Eumops</i>	<i>wilsoni</i>	HQ671536 (TTU 103466)		
<i>Molossops</i>	<i>neglectus</i>	<b>MUSA 16488</b>	<b>MUSA 16488</b>	<b>MUSA 16488</b>
<i>Molossops</i>	<i>neglectus</i>	<b>MUSA 18406</b>	<b>MUSA 18406</b>	<b>MUSA 18406</b>
<i>Molossops</i>	<i>temminckii</i>	<b>MUSA 11591</b>	<b>MUSA 11591</b>	
<i>Molossus</i>	<i>alvarezi</i>		MH410748 (ROMF 49121)	
<i>Molossus</i>	<i>aztecus</i>		MH410751 (CMUFLA 400 )	
<i>Molossus</i>	<i>aztecus</i>		MH410752 (CMUFLA 645)	
<i>Molossus</i>	<i>bondae</i>	<b>MUSA 17398</b>	<b>MUSA 17398</b>	
<i>Molossus</i>	<i>bondae</i>	<b>MUSA 17493</b>	<b>MUSA 17493</b>	<b>MUSA 17493</b>
<i>Molossus</i>	<i>coibensis</i>		MH047353 (ROM 53797)	
<i>Molossus</i>	<i>coibensis</i>		MH047355 (ROM 53801)	
<i>Molossus</i>	<i>fentoni</i>		MH047364 (ROM 59126)	

Tabla 1 (continúa)

Género	Especie	Código de GenBank (Número de especimen)		
		ND1	RAG2	DMP1
<i>Molossus</i>	<i>fentoni</i>		MH047363 (ROM 59101)	
<i>Molossus</i>	<i>milleri</i>		MH047352 (ROM 53497)	
<i>Molossus</i>	<i>milleri</i>		MH047349 (ROM 31481)	
<i>Molossus</i>	<i>molossus</i>	HQ671537 (USNM 582427)	MH047357 (ROM 3762)	HQ671569 (QCAZ 8610)
<i>Molossus</i>	<i>nigricans</i>	JQ765453 (FN 32848)	MH047348 (CRD 5093)	
<i>Molossus</i>	<i>pretiosus</i>		MH410754 (TTU 12555)	
<i>Molossus</i>	<i>rufus</i>	HQ671539 (MUSM 13742)	HQ671591 (MUSM 13742)	
<i>Molossus</i>	<i>sinalbae</i>	<b>MUSA 16605</b>	<b>MUSA 16605</b>	<b>MUSA 16605</b>
<i>Molossus</i>	<i>verrilli</i>		MH047365 (ROM 59248)	
<i>Molossus</i>	<i>verrilli</i>		MH047360 (ROM 58949)	
<i>Mops</i>	<i>condylurus</i>	HQ671540 (DSJ 63)	HQ671589 (DSJ 63)	HQ671570 (DSJ 63)
<i>Mops</i>	<i>condylurus</i>		HM631647 (DM 6291)	
<i>Mops</i>	<i>leucostigma</i>	HQ671541 (FMNH 76041)	HM631649 (FMNH 84698)	
<i>Mops</i>	<i>leucostigma</i>		HQ 384489 (FMNH 88009)	
<i>Mops</i>	<i>midas</i>		HM631650 (FMNH 84306)	
<i>Mops</i>	<i>midas</i>		HM631652 (FMNH 8587)	
<i>Mops</i>	<i>bakarii</i>		HM631646 (FMNH 92898)	
<i>Mormopterus</i>	<i>francoismoutoui</i>		HM631653 (FMNH 94015)	
<i>Mormopterus</i>	<i>francoismoutoui</i>		HM631654 (FMNH 94016)	
<i>Mormopterus</i>	<i>jugularis</i>	HQ671543 (FMNH 76341)	HM631656 (FMNH 84576)	HQ671571 (FMNH 76341)
<i>Mormopterus</i>	<i>jugularis</i>		HM631657 (FMNH 84445)	
<i>Mormopterus</i>	<i>kalinowskii</i>	<b>BMT 58</b>	<b>BMT 58</b>	<b>BMT 58</b>
<i>Mormopterus</i>	<i>kalinowskii</i>	<b>BMT 76</b>	<b>BMT 76</b>	<b>BMT 76</b>
<i>Mormopterus</i>	<i>kalinowskii</i>	<b>BMT 85</b>	<b>BMT 85</b>	<b>BMT 85</b>
<i>Mormopterus</i>	<i>minutus</i>	<b>CM 01</b>	<b>CM 01</b>	

Tabla 1 (continúa)

Género	Especie	Código de GenBank (Número de especimen)		
		ND1	RAG2	DMP1
<i>Mormopterus</i>	<i>minutus</i>	<b>CM 02</b>	<b>CM 02</b>	
<i>Mormopterus</i>	<i>phrudus</i>	<b>MUSA 15839</b>	<b>MUSA 15839</b>	<b>MUSA 15839</b>
<i>Myopterus</i>	<i>daubentonii</i>	HQ671545 (UU 84)		
<i>Myopterus</i>	<i>daubentonii</i>	HQ671544 (UU 83)		
<i>Neoplatymops</i>	<i>mattogrossensis</i>	HQ671546 (ALG 14933)	HQ671595 (BDP 2123)	HQ671574 (ALG 14933)
<i>Nyctinomops</i>	<i>aurispinosus</i>	JF509363 (LSUMZ 25021)	HQ671593 (LSUMZ 25021)	
<i>Nyctinomops</i>	<i>femorosaccus</i>	HQ671548 (ASNHC 6528)	KC747704 (TTU 37731)	HQ671572 (ASNHC 6587)
<i>Nyctinomops</i>	<i>femorosaccus</i>	JF509362 (ASNHC 6587)		
<i>Nyctinomops</i>	<i>laticaudatus</i>	JF509361 (ASNHC 3820)		
<i>Nyctinomops</i>	<i>macrotis</i>	JF509377 (ASNHC 6533)	HQ671594 (ASNHC 6588)	HQ671573 (ASNHC 6588)
<i>Nyctinomops</i>	<i>macrotis</i>	JF509371 (ASNHC 12971)	AY141018 (TK 78908)	
<i>Otomops</i>	<i>madagascariensis</i>	HQ671550 (FMNH 176354)	HM631658 (FMNH 72944)	
<i>Otomops</i>	<i>madagascariensis</i>		HQ 384490 (UADBA SMG10996)	
<i>Otomops</i>	<i>martiensseni</i>	HQ671551 (FMNH 137633)	GU328097 (FMNH 137633)	HQ671575 (DNSM 6774)
<i>Promops</i>	<i>centralis</i>	JQ765452 (ROM 106020)	HQ671597 (ROM 106020)	HQ671576 (ROM 106020)
<i>Promops</i>	<i>davisoni</i>	<b>MUSA 16970</b>	<b>MUSA 16970</b>	<b>MUSA 16970</b>
<i>Promops</i>	<i>davisoni</i>	<b>MUSA 17449</b>	<b>MUSA 17449</b>	<b>MUSA 17449</b>
<i>Promops</i>	<i>nasutus</i>		MUSA 15838	
<i>Sauromys</i>	<i>petrophilus</i>	HQ671553 (CM 105758)	GU328116 (CM 105758)	GU328282 (CM 105758)
<i>Sauromys</i>	<i>petrophilus</i>		HM631664 (DM 8613)	
<i>Tadarida</i>	<i>aegyptiaca</i>		HQ671600 (NMP 48400)	
<i>Tadarida</i>	<i>brasiliensis</i>	JQ765466 (ASNHC 9561)	AY141019 (OK 430)	AY141879 (OK 430)
<i>Tadarida</i>	<i>brasiliensis</i>	HQ671554 (OMNH 23758)	HQ671599 (OMNH 23758)	HQ671578 (OMNH 23758)
<i>Tadarida</i>	<i>fulminans</i>	HQ671555 (FMNH 166074)	HQ671601 (FMNH 166074)	HQ671577 (FMNH 166074)
<i>Tadarida</i>	<i>insignis</i>	AB079813		

Tabla 1 (continúa)

Género	Especie	Código de GenBank (Número de especimen)		
		ND1	RAG2	DMP1
<i>Tadarida</i>	<i>latouchei</i>	NC036331 (ROM 68321 )		
<i>Tadarida</i>	<i>teniotis</i>	HQ671556 (NMP 49881)	HQ671602 (NMP 48458)	
<i>Tomopeas</i>	<i>ravus</i>	<b>MUSA 12202</b>	<b>MUSA12202</b>	<b>MUSA 12202</b>
<i>Tomopeas</i>	<i>ravus</i>	<b>MUSA 14256</b>		<b>MUSA 14256</b>
<i>Tomopeas</i>	<i>ravus</i>	<b>MUSA 14392</b>	<b>MUSA 14392</b>	<b>MUSA 14392</b>
<i>Tomopeas</i>	<i>ravus</i>	<b>MUSA 14500</b>	<b>MUSA 14500</b>	<b>MUSA 14500</b>

Anexo 2. Resultados del test de saturación de las secuencias por gen, estimado en DAMBE. Asumiendo una topología simétrica y asimétrica. Si el índice de saturación de sustitución observado (Iss) es mayor al estimado (Iss.C), las secuencias presentan saturación.

Gen	Simétrica				Asimétrica		
	Iss	Iss.C	Iss > Iss.C	p-valor	Iss.C	Iss > Iss.C	p-valor
ND1	0.176	0.683	no	***	0.354	no	***
RAG2	0.081	0.698	no	***	0.372	no	***
DMP1	0.093	0.682	no	***	0.356	no	***
Cyt-b	0.841	0.757	si	**	0.460	si	***

\*\*\*  $p < 0.00005$ ; \*\*  $p < 0.005$

Anexo 3. Listado de taxa fósiles usados en los análisis filogenéticos de la familia Molossidae. Las asignaciones taxonómicas obtenidas de la literatura fueron empleadas para forzar la topología en el análisis de FBD en BEAST (*constrain*). La posición de los taxa sin hipótesis de su posición filogenética (e.g. *Petromops creaseri*) fueron incorporados en el modelo FBD basados en su edad, sin ningún supuesto a priori de su posición en la filogenia. El rango de edad se expresa en millones de años.

Taxon	Rango de edad		Constrain	Referencias
	Máxima	Mínima		
Molossidae indet.	41.90	40.94	-	Antoine et al. 2016
<i>Wallia scalopidens</i>	42.80	33.90	Stem Molossidae	Storer 1984; Czaplewski 2008
<i>Cuvierimops parisiensis</i>	38.00	34.00	Molossinae	Hooker & Weidmann 2007; Maitre 2014
<i>Cuvierimops legendrei</i>	31.00	28.00	Molossinae	Manouret 2014; Maitre 2014
<i>Cuvierimops</i> sp	29.00	25.00	Molossinae	Vianey-Liaud et al. 2014; Maitre 2014
<i>Mormopterus (Neomops) faustoi</i>	29.00	21.00	<i>Mormopterus</i> Neotrópico	Couto 1956; 1983; Czaplewski 2003; Legendre 1984a; 1984b
<i>Mormopterus (Neomops) barrancae</i>	21.00	17.50	<i>Mormopterus</i> Neotrópico	Czaplewski 2010
<i>Mormopterus (Neomops) sp.</i>	21.00	17.50	<i>Mormopterus</i> Neotrópico	Czaplewski 2010
<i>Mormopterus (Neomops) colombiensis</i>	13.80	11.80	<i>Mormopterus</i> Neotrópico	Czaplewski 1997; Czaplewski 2010
<i>Mormopterus (Hydromops) stehlini</i>	23.80	20.00	<i>Mormopterus</i> Paleotrópico	Legendre 1984b
<i>Mormopterus (Hydromops) helveticus</i>	20.00	11.10	<i>Mormopterus</i> Paleotrópico	Legendre 1982; Legendre 1984b
<i>Mormopterus (Hydromops) riversleighensis</i>	23.03	15.97	<i>Mormopterus</i> Paleotrópico	Hand et al. 1997; Archer et al. 1999; 2006
<i>Mormopterus (Hydromops) nonghenensis</i>	20.43	13.82	<i>Mormopterus</i> Paleotrópico	Legendre et al. 1988
<i>Rhizomops cf. brasiliensis</i>	29.20	11.10	Stem <i>Tadarida (Rhizomops) brasiliensis</i>	Legendre 1984b
<i>Rhizomops mengraii</i>	15.97	11.61	Stem <i>Tadarida (Rhizomops) brasiliensis</i>	Mein and Ginsburg 1997
<i>Tadarida leptognatha</i>	16.00	12.75	Tadarini	Legendre 1984b
<i>Tadarida engesseri</i>	16.00	11.10	Tadarini	Legendre 1984b
<i>Tadarida rusingae</i>	20.44	15.97	Tadarini	Arroyo-Cabrales et al. 2002
<i>Tadarida constantinei</i>	1.80	0.30	Tadarini	Morgan & Harris 2015; Czaplewski et al. 2008
<i>Potamops mascahehenes</i>	13.80	11.80	-	Czaplewski 1997; Czaplewski 2010
<i>Eumops</i> sp.	13.80	11.80	<i>Eumops</i>	Czaplewski et al. 2003; Czaplewski 2010
<i>Petramops creaseri</i>	23.03	15.97	-	Hand 1990; Archer et al. 1999, 2006
<i>Mops monslapidensis</i>	16.00	11.10	<i>Mops</i>	Legendre 1984b
<i>Mops kerio</i>	5.33	3.60	<i>Mops</i>	Gunnell & Manthi 2018
<i>Mops turkwellensis</i>	5.33	3.60	<i>Mops</i>	Gunnell & Manthi 2018

Anexo 4. Tabla 1. Resumen de los resultados de los análisis de relación de las tasas de especiación y extinción de la familia Molossidae y las variables paleo-ambientales, estimados en RPANDA. Valores promedio estimados a partir de la muestra aleatoria de 100 árboles filogenéticos.

Modelo	Descripción del modelo	Respuesta en las tasas de especiación y extinción		Log-Likelihood promedio	Nº parámetros	AICc promedio	AIC weight			
		Lambda	Mu				Promedio	DS	Mínimo	Máximo
1	Modelo nulo	constante	cero	-216.990	1	436.042	0.115	0.057	0.010	0.211
2		constante	constante	-216.184	2	436.558	0.074	0.012	0.040	0.108
3	Tiempo dependiente	exponencial	cero	-216.299	2	436.789	0.067	0.014	0.026	0.093
4		lineal	cero	-220.671	2	445.532	0.021	0.030	0.000	0.106
5		exponencial	constante	-216.062	3	438.511	0.028	0.005	0.019	0.041
6		lineal	constante	-216.066	3	438.518	0.028	0.005	0.005	0.042
7		constante	exponencial	-218.168	3	442.722	0.023	0.012	0.000	0.045
8		exponencial	exponencial	-215.926	4	440.507	0.010	0.003	0.006	0.024
9		exponencial	lineal	-215.736	4	440.128	0.013	0.006	0.007	0.045
10		lineal	lineal	-215.882	4	440.420	0.012	0.007	0.001	0.045
11	Paleo-elevación	exponencial	cero	-216.147	2	436.484	0.077	0.015	0.047	0.151
12		exponencial	constante	-216.043	3	438.473	0.029	0.006	0.017	0.050
13		constante	exponencial	-216.001	3	438.390	0.030	0.007	0.019	0.054
14		exponencial	exponencial	-215.953	4	440.562	0.010	0.003	0.006	0.024
15		lineal	cero	-216.175	2	436.541	0.075	0.015	0.033	0.142
16		lineal	constante	-216.038	3	438.464	0.029	0.006	0.017	0.047
17		constante	lineal	-215.922	3	438.231	0.033	0.009	0.021	0.076
18		lineal	lineal	-215.642	4	439.939	0.014	0.006	0.007	0.036
19	Paleo-temperatura	exponencial	cero	-216.013	2	436.216	0.088	0.019	0.055	0.148
20		exponencial	constante	-215.977	3	438.341	0.031	0.007	0.020	0.054
21		constante	exponencial	-216.067	3	438.522	0.028	0.008	0.017	0.080
22		exponencial	exponencial	-215.950	4	440.556	0.010	0.002	0.007	0.022
23		lineal	cero	-216.087	2	436.364	0.084	0.028	0.027	0.247
24		lineal	constante	-215.997	3	438.381	0.030	0.005	0.022	0.059
25		constante	lineal	-215.981	3	438.348	0.031	0.009	0.020	0.079
26		lineal	lineal	-215.807	4	440.270	0.012	0.004	0.007	0.025

Anexo 4. Tabla 2. Resumen de los resultados de los análisis de relación de las tasas de especiación y extinción del clado Neotropical Molossini y las variables paleo-ambientales, estimados en RPANDA. Valores promedio estimados a partir de la muestra aleatoria de 100 árboles filogenéticos.

Modelo	Descripción del modelo	Respuesta en las tasas de especiación y extinción		Log-Likelihood promedio	Nº parámetros	AICc promedio	AIC weight			
		Lambda	Mu				Promedio	DS	Mínimo	Máximo
1	Modelo nulo	constante	cero	-113.393	1	228.894	0.171	0.036	0.065	0.229
2		constante	constante	-113.300	2	230.933	0.062	0.012	0.022	0.080
3	Tiempo dependiente	exponencial	cero	-113.181	2	230.695	0.070	0.016	0.023	0.118
4		lineal	cero	-114.279	2	232.890	0.053	0.044	0.000	0.276
5		exponencial	constante	-112.965	3	232.616	0.028	0.011	0.010	0.074
6		lineal	constante	-112.975	3	232.636	0.028	0.012	0.004	0.085
7		constante	exponencial	-113.200	3	233.086	0.022	0.008	0.007	0.080
8		exponencial	exponencial	-112.705	4	234.587	0.011	0.009	0.003	0.076
9		exponencial	lineal	-112.582	4	234.340	0.013	0.011	0.003	0.070
10		lineal	lineal	-111.927	4	233.031	0.043	0.078	0.005	0.600
11	Paleo-elevación	exponencial	cero	-113.189	2	230.712	0.068	0.012	0.021	0.101
12		exponencial	constante	-113.062	3	232.810	0.024	0.007	0.011	0.056
13		constante	exponencial	-113.199	3	233.084	0.021	0.005	0.009	0.037
14		exponencial	exponencial	-113.054	4	235.285	0.007	0.002	0.003	0.014
15		lineal	cero	-113.191	2	230.716	0.068	0.012	0.021	0.099
16		lineal	constante	-113.065	3	232.815	0.024	0.006	0.010	0.048
17		constante	lineal	-113.151	3	232.988	0.023	0.007	0.009	0.058
18		lineal	lineal	-112.701	4	234.579	0.014	0.020	0.003	0.121
19	Paleo-temperatura	exponencial	cero	-113.160	2	230.653	0.070	0.012	0.022	0.108
20		exponencial	constante	-113.169	3	233.025	0.022	0.005	0.007	0.044
21		constante	exponencial	-113.249	3	233.184	0.020	0.005	0.007	0.037
22		exponencial	exponencial	-113.168	4	235.513	0.006	0.001	0.002	0.012
23		lineal	cero	-113.144	2	230.621	0.072	0.013	0.022	0.110
24		lineal	constante	-113.091	3	232.867	0.023	0.006	0.011	0.062
25		constante	lineal	-113.179	3	233.044	0.022	0.006	0.009	0.050
26		lineal	lineal	-112.713	4	234.602	0.015	0.029	0.003	0.224

Anexo 5. Matrices de probabilidad de dispersión asimétrica de tiempo estratificado, empleadas en los análisis biogeográficos de la familia Molossidae. Áreas biogeográficas: (A) Sudamérica, (B) Centro América, (C) Caribe, (D) Neártica, (E) Afrotropical, (F) Paleotropical, (G) Indomalaya. Paleomaps tomados de Dupin et al. (2017).

45 - 23 Ma									
	A	B	C	D	E	F	G	H	
A	1	1	0.7	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
B	1	1	0.7	1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
C	0.7	0.7	1	0.7	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
D	0.5	1	0.7	1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
E	0.1	0.1	0.1	0.1	1	1	0.5	0.1	0.1
F	0.1	0.1	0.1	0.1	1	1	0.7	0.1	0.1
G	0.1	0.1	0.1	0.1	0.5	0.7	1	1	1
H	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	1	1	1

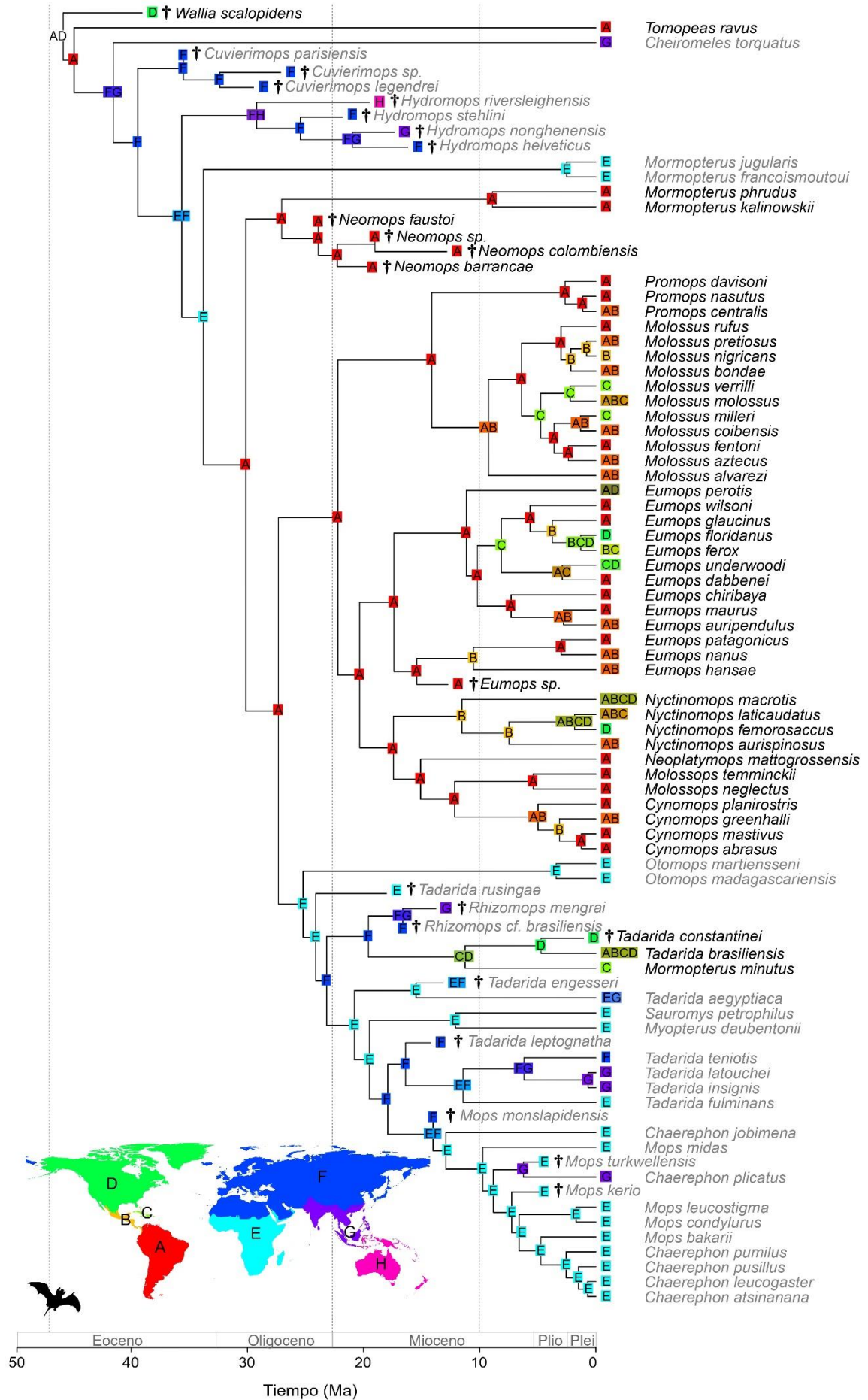
  

23 - 10 Ma									
	A	B	C	D	E	F	G	H	
A	1	0.7	0.5	0.5	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1
B	0.7	1	0.7	1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
C	0.7	0.7	1	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
D	0.5	1	0.5	1	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1
E	0.3	0.1	0.1	0.1	1	1	0.5	0.1	0.1
F	0.1	0.1	0.1	0.3	1	1	0.5	0.1	0.1
G	0.1	0.1	0.1	0.1	0.5	0.5	1	0.3	0.1
H	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	1	1

10 Ma - Presente									
	A	B	C	D	E	F	G	H	
A	1	0.5	0.5	0.3	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1
B	0.5	1	0.7	1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
C	0.5	0.7	1	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
D	0.3	1	0.5	1	0.1	0.7	0.1	0.1	0.1
E	0.5	0.1	0.1	0.1	1	0.7	0.5	0.1	0.1
F	0.1	0.1	0.1	0.7	1	1	0.7	0.1	0.1
G	0.1	0.1	0.1	0.1	0.5	0.7	1	0.1	0.1
H	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	1	1

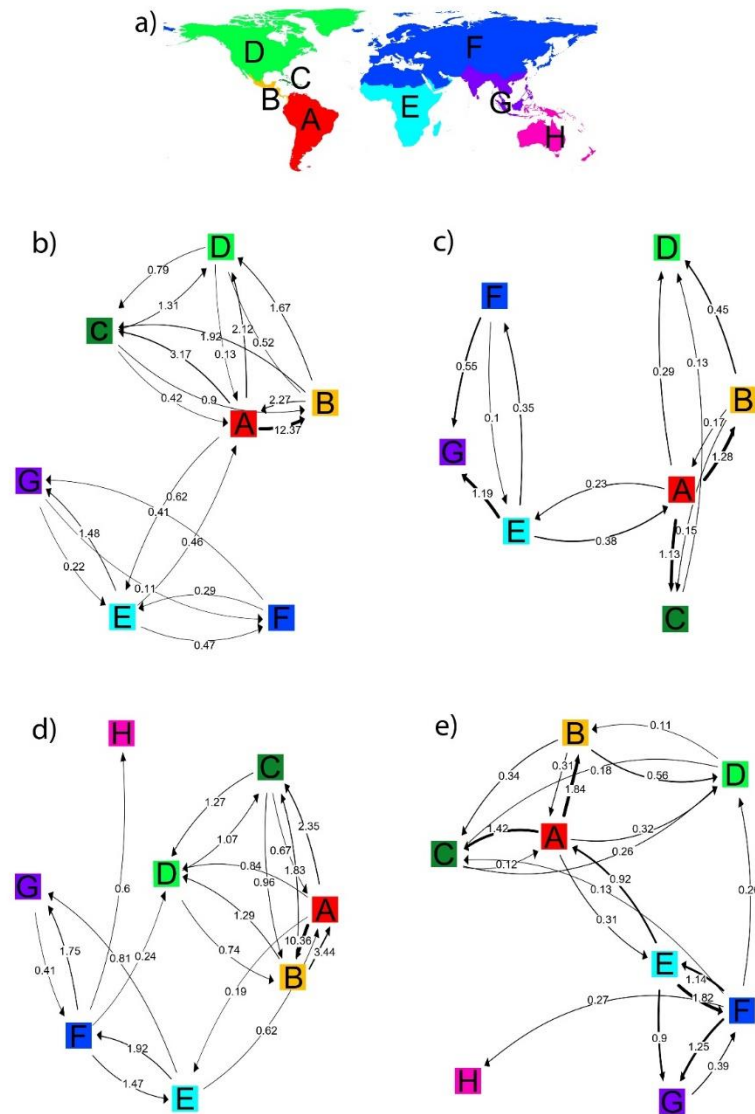




Anexo 6. Figura 1. Historia biogeográfica de la familia Molossidae, basada en la filogenia de especies actuales y extintas, y el modelo biogeográfico con tasas de dispersión asimétrica de tiempo estratificado DIVELIKE +  $j$  +  $w$  ( $d = 0.03$ ,  $j = 0.08$ , log-likelihood = -165.10). Colores y letras en los nodos indican los rangos de distribución ancestral más probables (ML). Líneas punteadas señalan los estratos de tiempo geológico empleados en el análisis (ver métodos). En negrita se señalan las especies distribuidas actualmente en el Neotrópico y en gris las especies del Paleotrópico. Áreas biogeográficas empleadas en el análisis: (a) Sudamérica, (b) Centro América, (c) Caribe, (d) Neártica, (e) Afrotropical, (f) Paleotropical, (g) Indomalaya. Figura de silueta tomada de PhyloPic (<http://phylopic.org>).

Anexo 6. Tabla 1. Modelos biogeográficos evaluados para la familia Molossidae, basada en la filogenia de especies actuales y extintas. Parámetros: ( $d$ ) tasa de expansión de rango, ( $e$ ) tasa de contracción de rango, ( $j$ ) peso relativo de la dispersión por salto (evento fundador), ( $w$ ) exponente en la matriz de tiempo estratificado (modifica los parámetros  $d$  y  $j$ ). Modelos simétricos, la probabilidad de dispersión es igual entre las áreas biogeográficas a través del tiempo. Modelos asimétricos de tiempo estratificado, la probabilidad de dispersión entre las áreas son una aproximación a la distancia entre estas durante cada uno de los estratos temporales (ver métodos). En negrita se señala el modelo con mejor valor de ajuste.

Modelos		Log-Likelihood	Nº parámetros	$d$	$e$	$j$	$w$	AICc	Akaike weight
<b>Simétricos</b>									
1	DEC	-213.10	2	0.01	0.00	-	-	430.20	0.00
2	DIVALIKE	-214.90	2	0.01	0.00	-	-	434.00	0.00
3	BayArea	-247.20	2	0.01	0.06	-	-	498.50	0.00
4	DEC + $j$	-207.10	3	0.01	0.00	0.02	-	420.40	0.00
5	DIVALIKE + $j$	-211.20	3	0.01	0.00	0.01	-	428.70	0.00
6	BayArea + $j$	-208.10	3	0.00	0.01	0.03	-	422.40	0.00
<b>Asimétricos</b>									
7	DEC	-180.30	2	0.02	0.00	-	-	364.70	0.00
8	DIVALIKE	-177.50	2	0.03	0.00	-	-	359.20	0.00
9	BayArea	-223.50	2	0.02	0.06	-	-	451.10	0.00
10	DEC + $j$	-173.10	3	0.02	0.00	0.06	-	352.50	0.00
11	DIVALIKE + $j$	-173.70	3	0.02	0.00	0.04	-	353.70	0.00
12	BayArea + $j$	-180.80	3	0.01	0.01	0.08	-	367.90	0.00
13	DEC + $w$	-171.90	3	0.04	0.00	-	2.4	350.20	0.00
14	DIVALIKE + $w$	-169.00	3	0.04	0.00	-	2.1	344.30	0.03
15	BayArea + $w$	-218.20	3	0.04	0.06	-	2.0	442.70	0.00
16	DEC + $j$ + $w$	-165.30	4	0.03	0.00	0.10	2.2	339.10	0.43
17	<b>DIVALIKE + <math>j</math> + <math>w</math></b>	<b>-165.10</b>	<b>4</b>	<b>0.03</b>	<b>0.00</b>	<b>0.08</b>	<b>2.1</b>	<b>338.70</b>	<b>0.53</b>
18	BayArea + $j$ + $w$	-176.70	4	0.02	0.01	0.12	1.8	361.80	0.00



Anexo 6. Figura 2. Dirección y frecuencia de los eventos de dispersión anagenética (a, d) y cladogenética (b, e), estimados a partir de la filogenia de especies actuales (a, b) y la filogenia de especies actuales y extintas (d, e) de la familia Molossidae. Números indican el valor promedio estimado a partir de las 1000 simulaciones de eventos biogeográficos (BSM), basado en el modelo biogeográfico DEC +  $j$  +  $w$  en el caso de la filogenia de especies actuales y DIVALIKE +  $j$  +  $w$  para la filogenia de especies actuales y extintas. La distancia entre los cuadrados en las figuras, indica el grado de intercambio biótico entre las áreas biogeográficas, estimado en el paquete de R qgraph. Áreas biogeográficas empleadas en el análisis: (A) Sudamérica, (B) Centro América, (C) Caribe, (D) Neártica, (E) Afrotropical, (F) Paleotropical, (G) Indomalaya.