



**Divergencia por los Andes: vicarianza en las poblaciones de *Ancylometes bogotensis*
(Araneae: Ctenidae)**

Andrés Felipe Gámez Vargas
Estudiante

Camilo Andrés Salazar Clavijo
Director

Fabián Camilo Salgado Roa
Codirector

Biología
Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas
2019

Divergencia por los Andes: vicarianza en las poblaciones de *Ancylometes bogotensis* (Araneae: Ctenidae)

Andrés Gámez-Vargas¹, Fabián C. Salgado-Roa^{1,2}, Camilo Salazar¹

¹ Programa de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia

² Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Resumen

La compleja topografía de los Andes ha facilitado múltiples eventos de diversificación promoviendo la diversidad de linajes en Suramérica. Sin embargo, poco se conoce sobre la divergencia causada por los Andes en artrópodos y en particular en arácnidos. En este estudio se evaluó la conectividad genética de poblaciones de la araña semiacuática *Ancylometes bogotensis* (n=42), empleando un marcador nuclear y uno mitocondrial. *Ancylometes bogotensis* se recuperó dentro de la familia Ctenidae, formando dos clados fuertemente estructurados por la cordillera oriental colombiana sin evidencia de flujo genético entre ellos. La diferenciación dentro de esta especie coincide con el levantamiento de dicha cordillera (~2.76Ma). Por lo tanto, este caso se constituye en uno de los pocos casos en artrópodos donde se documenta divergencia por vicarianza continental.

Palabras claves: arañas, vicarianza, filogeografía, Andes del Norte

Abstract

Andean topography promoted lineage diversification in South America. However, there is a lack of evidence about its effect in arthropod divergence, especially in arachnids. In this study, the genetic connectivity among populations of the aquatic spider *Ancylometes bogotensis* (n=42) was tested using mitochondrial and nuclear DNA. *A bogotensis* was monophyletic and nested inside the Ctenidae family. This species was splitted in two divergent and structured clades separated by the eastern cordillera of the Colombian Andes without gene flow. Divergence time for these clades were ~2.76Ma, matching the geological uplift of this cordillera. This study constitutes one of the few cases, where divergence caused by vicariance shaped the genetic diversity in an arthropod lineage.

Keywords: spiders, vicariance, phylogeography Northern Andes

Introducción

La compleja topografía de los Andes ha facilitado múltiples eventos de diversificación promoviendo la diversidad de linajes en Suramérica (Antonelli, Nylander, Persson, & Sanmartín, 2009). Existen tres principales mecanismos mediante los cuales los Andes han influenciado la formación de especies (Hoorn *et al.*, 2010). Primero, la vicarianza promueve la separación de poblaciones por la orogenia de las cordilleras, permitiendo la acumulación de diferencias genéticas en ausencia de flujo genético (Schulte, Macey, Espinoza, & Larson, 2000; Vences & Glaw, 2002). Segundo, la variación altitudinal de hábitats ha promovido eventos de diferenciación intraespecífica asociada a adaptación a distintos nichos ecológicos (Guarnizo, Amézquita, & Bermingham, 2009) Sin embargo, no todas las especies que presentan parapatría altitudinal, divergen en estos gradientes (Cadena y Céspedes, 2019). Tercero, los Andes pueden comportarse como una barrera “permeable” que facilita la separación de linajes, por dispersión a través de ellos, lo cual se ha reportado principalmente en aves (Cadena, Pedraza, & Brumfield, 2016; Chaves, Weir, & Smith, 2011).

Los eventos de dispersión pueden presentar distintos resultados. Uno de ellos es que las especies que se dispersan encuentren nichos previamente ocupados y compitan o intercambien genes con las especies residentes, limitando el grado de diferenciación (Oswald *et. al.*, 2017; Kisel & Barraclough, 2010). Por otro lado, la dispersión puede ser un factor crucial para la divergencia poblacional ya que especies con baja dispersión no colonizan nuevos hábitats (Claramunt *et al.*, 2012). Claramunt *et al.* (2012) proponen un modelo de dispersión intermedia, que podría explicar con más precisión muchos eventos de especiación. Este modelo predice que especies con capacidades de dispersión intermedia, maximizarán sus tasas de diversificación. Sin embargo, esta hipótesis no se ajustaría, en todos los casos, ya que por ejemplo en aves se ha observado mayor diversificación en linajes con baja dispersión (Burney & Brumfield, 2009). Esta observación podría extrapolarse a otros animales voladores (e.g. insectos). No obstante, es poco lo que se conoce en taxa no voladores, y en particular en otros artrópodos, que son el grupo más diverso que existe (Aguinaldo *et al.*, 1997). Además, en artrópodos, y particularmente arácnidos existe un gran desconocimiento sobre el rol de los Andes como promotores de divergencia. A la fecha solo existe un estudio que mostró efecto de vicarianza por la cordillera oriental, con flujo genético

bidireccional facilitado por depresiones altitudinales en linajes de *Gasteracantha cancriformis* (Araneidae) (Salgado-Roa *et al.*, 2018).

Ancylometes bogotensis (Keyserling, 1877) es una araña que actualmente pertenece a la familia Ctenidae. El género *Ancylometes* ha presentado controversia en su taxonomía, ya que fue agrupado inicialmente en Pisauridae por la presencia de una tercera uña en el tarso y la construcción de una red para la protección de sus crías (*nursery web*) (Bertkau, 1880). Lehtinen (1967) propuso que el género se trasladara a Ctenidae basado en el patrón de ojos y algunas modificaciones en las patas. Sin embargo, este cambio fue rechazado por Schiapelli y Gerschman (1970) quienes establecieron que la morfología del aparato bucal y de los genitales es similar a Pisauridae y no a Ctenidae. El género permaneció en Pisauridae hasta que Silva (2003) mostró que existía una espinación en el metatarso y una reducción de la uña tarsal mediana, lo cual está presente en Ctenidae, devolviéndolo nuevamente a esta familia. Sin embargo, la posición taxonómica de *Ancylometes* aún no está resuelta. Datos moleculares donde se incluyó un muestreo considerable de la superfamilia Lycosoidea, no logran determinar la posición filogenética del género *Ancylometes*.

La biología de *A. bogotensis* no ha sido bien descrita, pero se sabe que presenta una amplia distribución neotropical, encontrándose desde Bolivia hasta Honduras y en un rango altitudinal de 0 a 2000 m.s.n.m (Hoffer y Brescovit, 2000). Esta araña se asocia con cuerpos de agua para su alimentación durante la noche e incluso se ha documentado que puede durar bajo el agua alrededor de 20 minutos (Hoffer y Brescovit, 2000). *A. bogotensis* presenta un tamaño, aproximado de 21 mm para los machos y 26 mm para hembras, alcanzando los 40 mm en algunos casos (Hoffer y Brescovit, 2000). Esta araña es capaz de capturar grandes presas de forma activa ya que no construye tela para captura; dentro de sus presas se encuentran vertebrados como ranas (Salcedo-Rivera, Fuentes-Mario, & Tovar-Márquez, 2019) y peces (Deacon, Farrell, & Fraser, 2015). Se reportado que *A. bogotensis* presenta un coeficiente de dispersión medio comparado con familias como Lycosidae, Pisauridae y Thomisidae (Piacentini y Ramírez, 2019).

Arañas con hábitats específicos usualmente no se dispersan (Bonte, Vandenbroecke, Lens y Maelfait, 2003). De hecho, se sabe que otras especies de Ctenidae como *Phoneutria bahiensis*, *Ctenus amphora* y *Ctenus villasboasi* son muy sensibles a cambios en su hábitat, debido a su baja

capacidad de dispersión (Dias, Simó, Castellanos y Brescovit, 2011; Rego, Venticinque y Brescovit, 2007). No obstante, otros Ctenidae como el género *Spinoctenus* adquirieron su distribución actual por medio de eventos de dispersión y vicarianza en los Andes (Hazzi, Polotow, Brescovit, González-Obando y Simó, 2018). Dado el gran tamaño y dependencia de los cuerpos hídricos loticos y lénticos de *A. bogotensis*, se esperaría que tuviera una baja dispersión. Por lo cual, resulta de interés investigar cómo los Andes influyen la diversificación de sus poblaciones.

En este trabajo, a través del marcador nuclear espaciador inter transcripcional (ITS) y el mitocondrial, citocromo C oxidasa subunidad 1 (CO1) se evaluó el efecto de los Andes en la conectividad genética de la araña *Ancylometes bogotensis*. Esto con el fin de conocer cómo han sido afectadas las poblaciones de *A. bogotensis* por la orogenia de los Andes. Por su baja capacidad de dispersión, se esperaría que las cordilleras actúen como barrera haciendo que las poblaciones al oriente de los Andes se diferencian de aquellas que están al occidente, ajustándose entonces a la hipótesis del levantamiento andino (Brumfield y Caparella, 1996; Chapman, 1917). También esperamos que la divergencia entre poblaciones de *A. bogotensis* sea mayor que la de otras especies con capacidades de dispersión más altas.

Metodología

Recolección de individuos

Dentro de cada zona (Figura 1, tabla S1) la recolección se hizo en sitios cercanos a cuerpos de agua (e.g. ríos, quebradas, lagunas) durante la noche, donde la araña tiene mayor actividad. Cada individuo fue preservado en etanol al 96% de grado molecular para conservar el material genético, almacenado a -80°C y depositado en la “Colección de Artrópodos de la Universidad del Rosario” (CAUR#229). La identificación de las arañas se realizó en el laboratorio considerando caracteres morfológicos previamente descritos (Hofer y Brescovit, 2000).

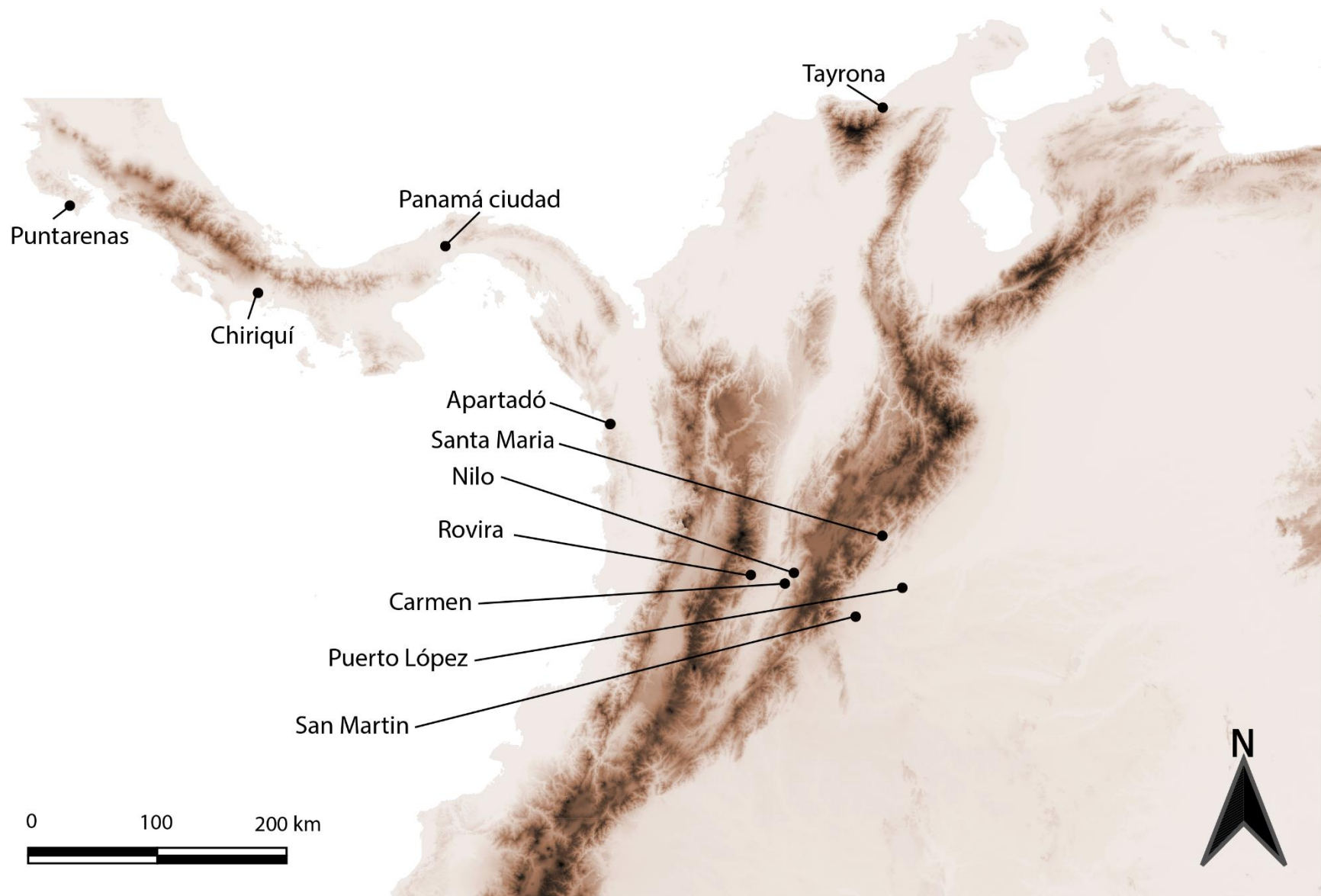


Figura 1. Sitios de recolección de individuos a lo largo de Colombia, Panamá y Costa Rica (ver tabla S1).

Extracción de ADN, PCR y secuenciación

El ADN se extrajo con el kit de QIAGEN Dneasy® Blood and Tissue Kit (250) siguiendo el protocolo de fábrica. Posteriormente se amplificó el locus mitocondrial CO1(587 pb) con los primers: HCO 2198 5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA-3' y LCO 1490 5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3' (Folmer *et al.*, 1994), usando el kit de PCR GoTaq® Green Master Mix de Promega. También se amplificó el locus nuclear ITS (296 pb) con los primers: ITS2 5.8s 5'-GGGACGATGAAGAACGCAGC-3' (sentido/*forward*) e ITS 28s 5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3' (antisentido/*reverse*) (Ihrmark *et al.*, 2012). En cada reacción se utilizaron 5uL master mix, 3 uL de agua, 0.5 uL de los primers sentido y antisentido y 1 uL de ADN para un volumen final de 10 uL. Para amplificar el fragmento de CO1 se empleó el siguiente ciclo: 95°C por 3 minutos, 35 ciclos de 94°C por 1 minuto, 52°C por 1 minuto, 72°C por 2 minutos y al final se mantuvo la misma temperatura de 72°C por 5 minutos. En el caso del fragmento de ITS el ciclo fue de 94°C por 2 minutos, 35 ciclos de 94°C por 30 segundos, 47°C por 35 segundos, 72°C por 30 segundos y se mantuvo al final de los ciclos la temperatura de 72°C por 3 minutos. Posteriormente, los fragmentos amplificados fueron enviados a Macrogen Inc. para que se llevara a cabo la secuenciación por Sanger.

Las secuencias de cada marcador se editaron y limpiaron usando el software CLC Main Workbench® de QIAGEN. Luego fueron alineadas en Mega 10.0.5 (Kuma, Stecher, Li, Knyaz y Tamura, 2018) usando el algoritmo Clustal W (Thompson, Higgins, y Gibson, 1994).

Análisis filogenéticos y tiempos de divergencia

Para establecer las relaciones filogenéticas de los individuos muestreados, se obtuvieron árboles para cada fragmento génico, por máxima verosimilitud, usando IQ-TREE (Nguyen, Schmidt, Haeseler & Minh, 2015). El soporte de los nodos se obtuvo con la opción *ultrafast bootstrap* haciendo 10000 réplicas. En el mismo programa, se obtuvo previamente a la inferencia de las topologías el modelo de sustitución más adecuado para cada marcador, vía AIC (criterio de información de Akaike), se obtuvo HKY+F+G4 (Hasegawa, Kishino y Yano, 1985) para COI y K80 para ITS. Los arboles fueron enraizados con individuos de *Ancylometes rufus* (Anexos, tabla

S1). Las topologías resultantes fueron editadas y visualizadas en Figtree 1.4.4 (Rambaut, 2018). Para la filogenia mitocondrial, se emplearon también secuencias de otras familias extraídas de Wheeler *et al.* (2017), esto con el fin de tener claridad sobre la posición filogenética de *A. bogotensis* debido a la incertidumbre que existe alrededor de la sistemática de este género.

El mismo modelo de evolución (HKY+F+G4) fue usado para reconstruirla la filogenia por coalescencia para COI usando inferencia bayesiana en Beast 1.10.4 (Suchard, Lemey, Baele, Ayres, Drummond & Rambaut, 2018). Los nodos fueron datados con un reloj molecular relajado bajo una distribución lognormal y una tasa de mutación de 0.01716 sustituciones/sitio/millón de años reportada para Lycosidae, familia cercana a Ctenidae (Piacentini & Ramírez, 2019). Se corrieron 100 millones de generaciones muestreando un árbol cada 1000 generaciones. La convergencia de las cadenas y la existencia de tamaños efectivos de muestreo >200 para cada parámetro se verificó en TRACER 1.7 (Rambaut, Drummond, Xie, Baele & Suchard, 2018). Posteriormente, se descartaron el 10% de los árboles usando TreeAnnotator (Drummond *et al.*, 2012). Esto permitió seleccionar el árbol de mayor probabilidad que fue finalmente visualizado en Figtree.

Beast también fue usado para realizar simulaciones bajo el modelo de diversificación de Yule. La filogenia para COI fue contrastada con la simulación para determinar si la diversificación de los linajes de *A. bogotensis* se ajusta a este modelo. Finalmente, la curva de acumulación de linajes a través del tiempo (LTT) fue obtenida con el paquete phytools de R (Revell, 2011).

Análisis poblacionales

Estadísticos resumen fueron calculados para establecer la diversidad genética dentro de las poblaciones de *A. bogotensis*, así como también entre ellas. Los alineamientos fueron cargados en DnaSP (Rozas *et al.*, 2017), en el caso de las secuencias de ITS, debido a los sitios con presencia de heterocigotos, se utilizó el algoritmo de PHASE con 5000 iteraciones para estimar la combinación de alelos más probable (Stephens, Smith y Donnelly, 2001). Los estadísticos resumen calculados fueron: diversidad nucleotídica (π) (Nei y Li, 1979), Theta de Watterson (θ_w) (Watterson, 1975), diversidad haplotípica (h) (Nei, 1987), D de Tajima (Tajima, 1989), dxy (Nei,

1987), d_a (Nei, 1987) y F_{st} (Wright, 1951). El último estadístico, fue linealizado y usado para calcular distancias genéticas entre pares de localidades (Hutchison y Templeton, 1999). También se calcularon distancias geográficas entre las localidades con el paquete *geosphere* de R (Hijmans, 2016). Con estas dos matrices se construyó un modelo lineal y se aplicó una prueba de Mantel. Con el objetivo de evaluar si la distribución de la diversidad genética se explica por aislamiento por distancia. De ser este el caso, se descartaría la acción de procesos de divergencia asociados a adaptación o especiación.

Adicionalmente se realizó un análisis de varianza molecular (AMOVA) con 5000 permutaciones en Arlequín 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010) para determinar en cuales niveles (entre regiones geográficas, entre poblaciones dentro de las regiones geográficas y entre poblaciones) existe una mayor varianza explicada por la estructura. Redes haplotípicas fueron construidas con parsimonia mínima (TCS; Clement, Posada & Crandall, 2000) para cada marcador en PopART (Leigh & Bryant, 2015).

Resultados

Análisis filogenéticos y tiempos de divergencia

Se recupera la familia Lycosidae como grupo monofilético con un buen soporte de *bootstrap* (Figura 2). Otras familias como Psechridae, Pisauridae y Ctenidae aparecen como grupos parafiléticos (Figura 2). Thomisidae es polifilético. Ctenidae aparece hermano al clado conformado por Psechridae, Pisauridae y Oxyopidae. El género *Ancylometes* aparece como grupo monofilético con un buen soporte de *bootstrap* (Figura 2). Los individuos de la especie *A. bogotensis* colectados y determinados en este estudio forman un clado monofilético (Figura 2). Sin embargo, las secuencias determinadas como *Ancylometes bogotensis* de French Guayana extraídas de bases de datos (Tabla S1) aparecen como clado hermano de *Ancylometes rufus*, indicando que podría ser otra especie del género *Ancylometes*.

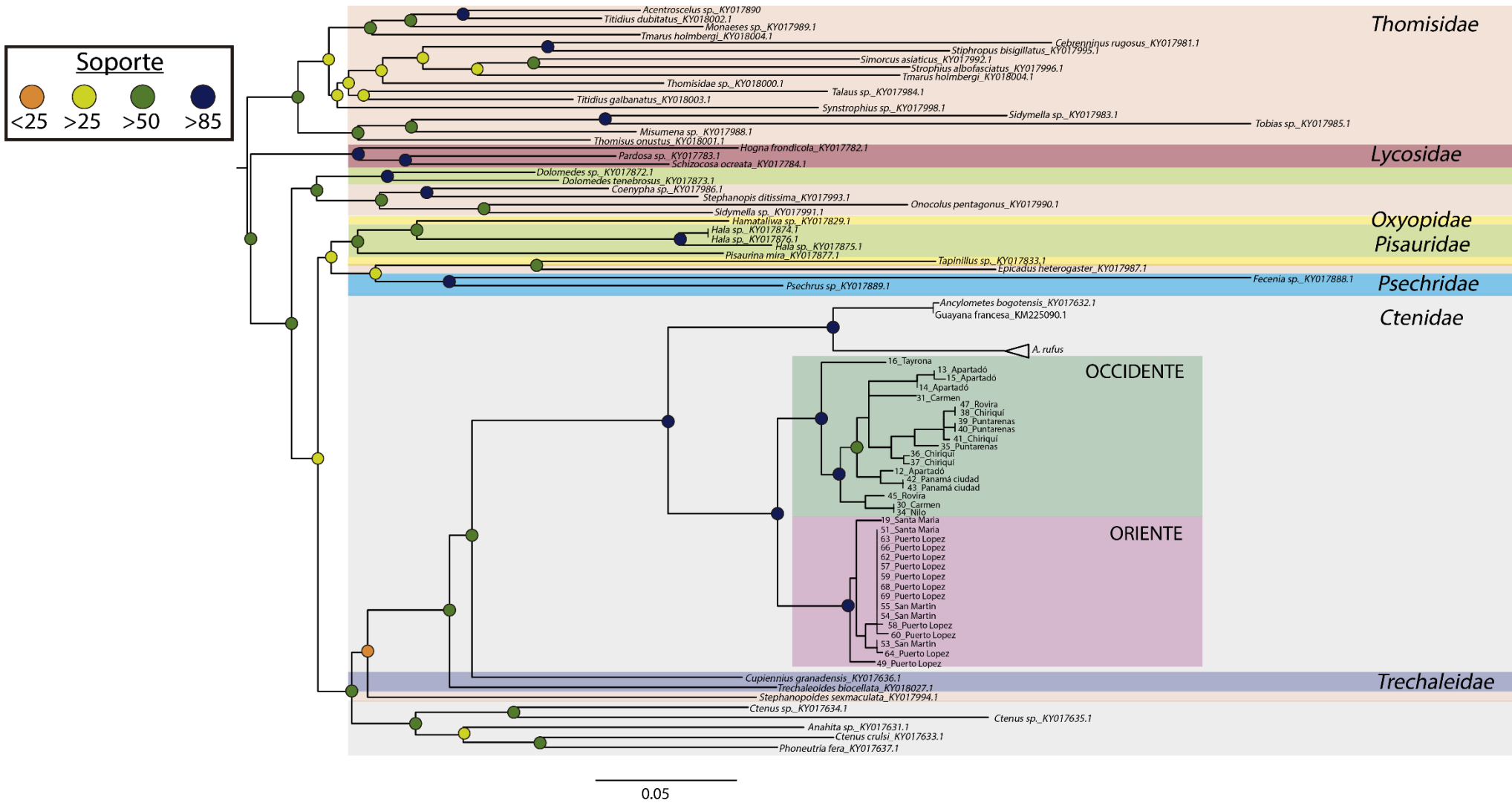


Figura 2. Filogenia mitocondrial (COI) estimada por Máxima Verosimilitud. El soporte de *bootstrap* se representa con círculos en los nodos con diferentes colores. Las poblaciones de *Ancylometes bogotensis* se resaltan en purpura y verde.

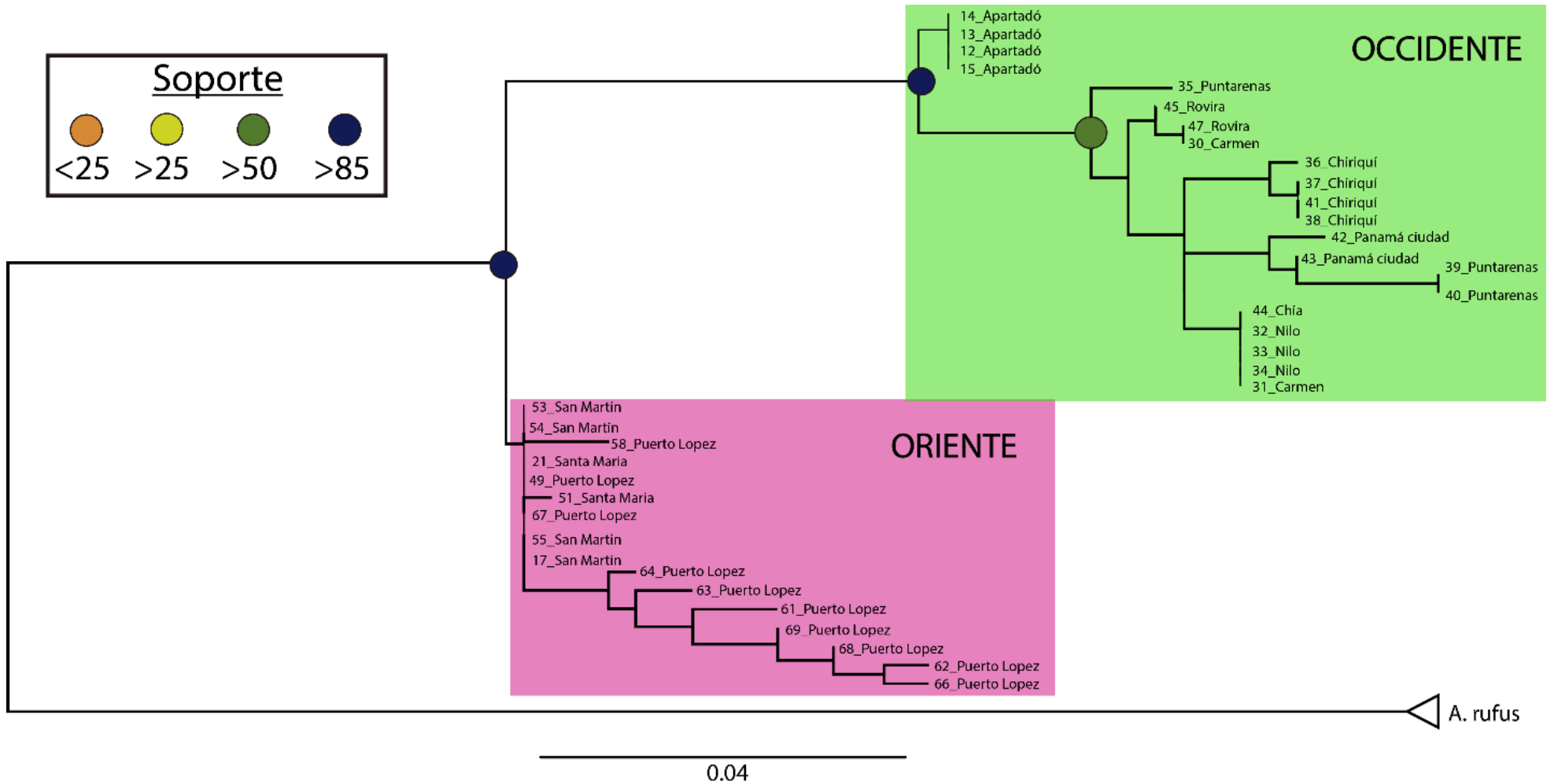


Figura 3. Filogenia nuclear estimada por Máxima Verosimilitud (ITS). Los soportes de *bootstrap* se representan con círculos de color en los nodos y las poblaciones de *Ancylozetes bogotensis* se resaltan en púrpura y verde.

Los especímenes de *A. bogotensis* se repartieron en dos clados recíprocamente monofiléticos con alto soporte tanto en el gen mitocondrial como en el nuclear (Figura 2 y 3). En ambos loci, uno de los clados está compuesto por poblaciones al occidente de la cordillera oriental de los Andes: Valle del Magdalena, Apartado, Panamá, Chiriquí, Puntarenas y Tayrona (esta no amplificó en ITS). El clado hermano contiene poblaciones al Oriente de los Andes: Santa María, San Martín y Puerto López (Figuras 2 y 3). Dentro del clado Occidental de la cordillera Oriental, se observa un subclado con alto soporte en ITS que agrupa los individuos de Apartadó (Figura 3). En el ADNmt no todos los individuos de esta población constituyen un solo clado (Figura 2).

El tiempo estimado de divergencia entre los clados Oriental y Occidental fue de 2.76 Ma (con un intervalo al 95% de 1.61 Ma -3.96 Ma) (Figura 4). Esta fecha coincide con el levantamiento de la cordillera Oriental de los Andes Colombianos (Gregory-Wodzicki, 2000), descartando el efecto de otras barreras geográficas. Finalmente, los gráficos de linajes a través del tiempo muestran que la diversificación de los dos clados encontrados es reciente (<1Ma; Figura 5a) y no siguen el modelo de diversificación Yule (Figura 5b).

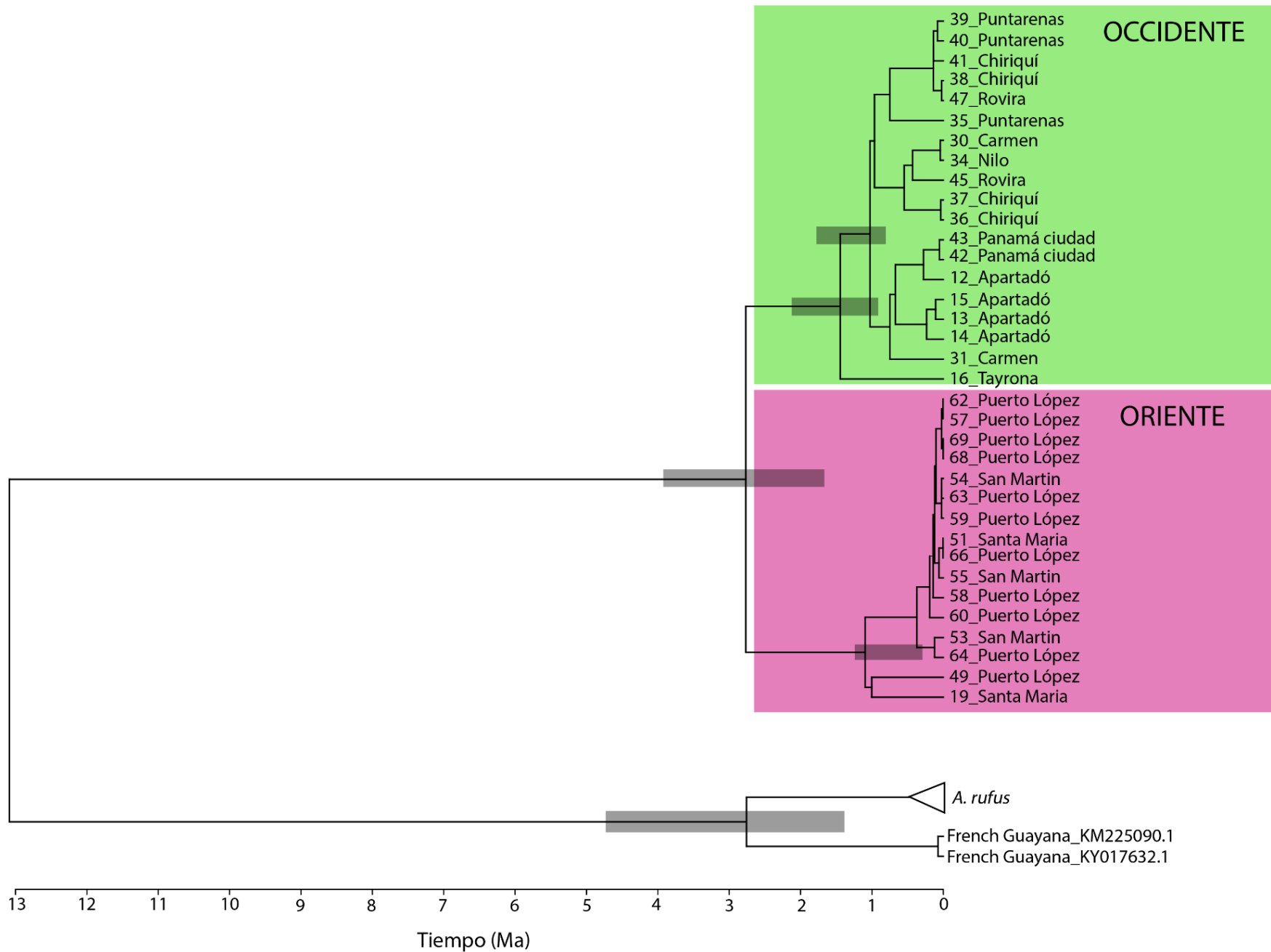


Figura 4. Filogenia mitocondrial generada por inferencia bayesiana. Las barras en los nodos representan el intervalo al 95% de confianza del tiempo estimado de divergencia para cada clado. Las poblaciones de *Ancylometes bogotensis* se resaltan en púrpura y verde.

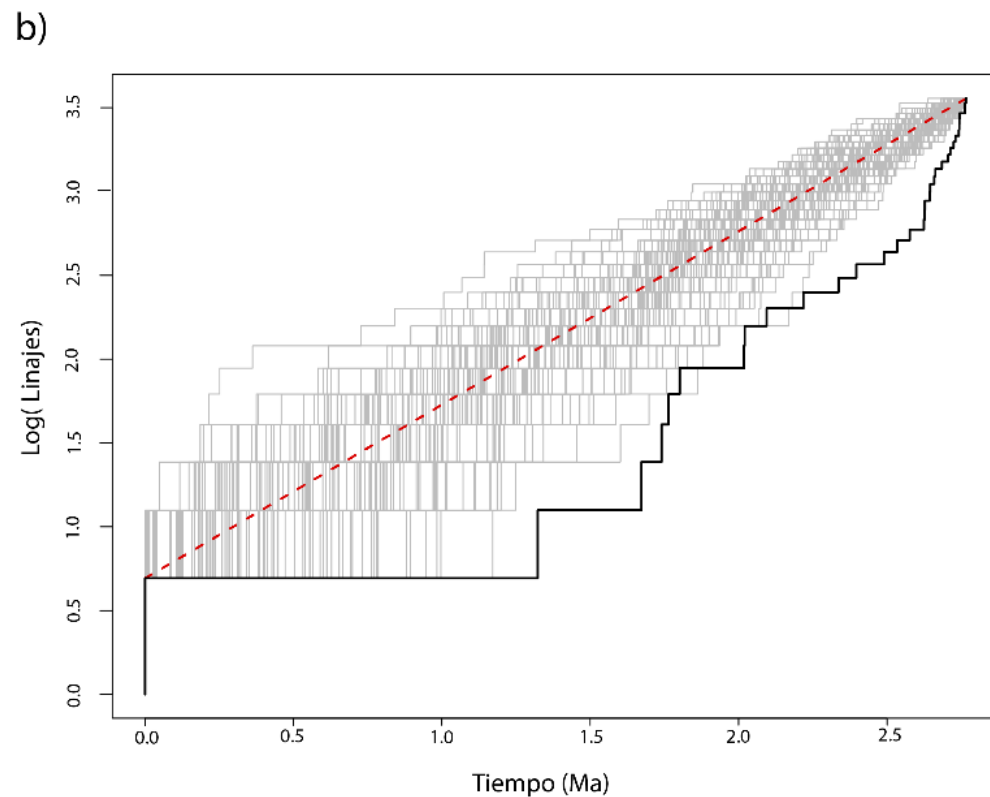
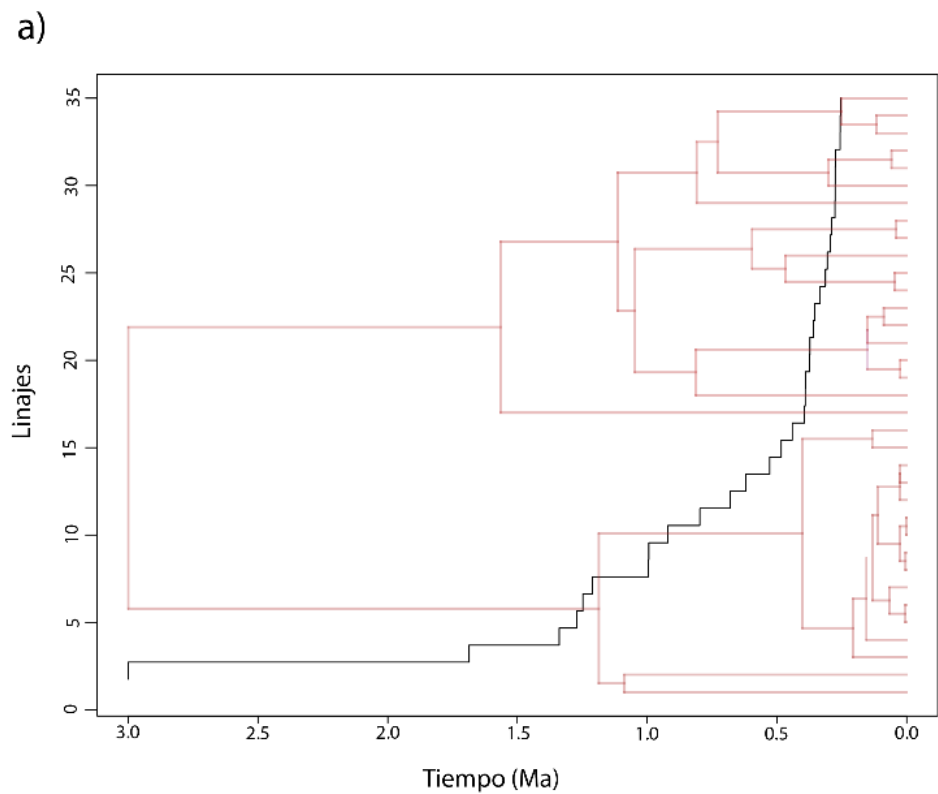


Figura 5. Gráficos de linajes a través del tiempo. (a) Reconstrucción de la acumulación de los linajes hacia el pasado, contrastado con el árbol filogenético en el fondo. (b) Comparación de simulaciones bajo el proceso de Yule (curvas grises) y la filogenia que muestran los datos de este estudio (curva negra). Nota: estos gráficos son solo para el locus mitocondrial.

Análisis Poblacionales

Dado que todos los árboles filogenéticos (COI e ITS) mostraron siempre divergencia entre los clados Oriental y Occidental, se calcularon los estadísticos resumen acorde con esa clasificación (Tabla 1). Oriental, presenta una baja diversidad nucleotídica en comparación con el clado Occidental en COI (Tabla.1). En ITS ésta es similar en los dos clados (Tabla 1). El estadístico D de Tajima no presenta valores significativos y por lo tanto los loci son neutrales. La divergencia filogenética entre los dos clados se ve reflejada en la alta estructura poblacional observada entre ellos (Tabla 1, prueba de Hudson $p < 0.001$ en ambos genes). Esta diferenciación no es debida a aislamiento por distancia (Figura 6, prueba de Mantel $p < 0.152$)

Tabla 1. Estadísticos de resumen para el marcador COI e ITS (N: tamaño de la población, h: número de haplotipos, H_d : diversidad haplotípica, S: número de sitios segregantes, θ : estimador de Watterson, π : diversidad nucleotídica, D: D de Tajima, F_{ST} : índice de fijación, d_{xy} : divergencia absoluta, d_a : divergencia nucleotídica).

<i>Marcador</i>	<i>Poblacion</i>	<i>N</i>	<i>h</i>	H_d	<i>S</i>	θ	π	<i>D</i>	F_{ST}	d_{xy}	d_a
COI	Oriente	16	7	0.625	19	0.0099 ± 0.0041	0.0058 ± 0.0019	1.656	0.542	0.053	0.036
	Occidente	19	15	0.977	65	0.0321 ± 0.0115	0.0281 ± 0.0018	0.508			
ITS	Oriente	16	11	0.8	20	0.0151 ± 0.0034	0.0178 ± 0.002	0.624	0.548	0.059	0.039
	Occidente	21	12	0.889	24	0.0171 ± 0.0034	0.021 ± 0.0012	0.755			

El análisis de varianza molecular (AMOVA) corrobora la existencia de dos grupos. Existe estructura poblacional en todos los niveles de agrupamiento evaluados para ambos marcadores ($F's$ significativos, $P < 0.01$; Tabla 2). El nivel jerárquico con mayor varianza explicada (aporta más a la estructura) fue regiones, Occidental/Oriental (Tabla 2). La división por la cordillera Oriental explica el alto valor de F_{ST} observado entre poblaciones (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA) por locus.

Marcador	Nivel de variación	Varianza explicada (%)	Índice de fijación	Valor p
COI	Entre regiones	61.29	$F_{CT} = 0.612$	< 0.01
	Entre poblaciones dentro de las regiones	17.86	$F_{SC} = 0.461$	< 0.001
	Entre poblaciones	20.86	$F_{ST} = 0.791$	< 0.001
ITS	Entre regiones	56.44	$F_{CT} = 0.564$	< 0.01
	Entre poblaciones dentro de las regiones	27.92	$F_{SC} = 0.641$	< 0.001
	Entre poblaciones	15.64	$F_{ST} = 0.843$	< 0.001

Consistentemente, los haplotipos para ambos genes se separan por la cordillera oriental de los Andes colombianos. En el caso de ITS (Figura 7a) hay 12 pasos mutacionales entre haplotipos del Occidente y el Oriente, mientras que COI presentó 21 (Figura 7b). Entre estos dos grupos principales, no se observan haplotipos compartidos (Figura 7). Interesantemente, la estructuración de los haplotipos no se da por localidad geográfica. Por ejemplo, el haplotipo E2 (Figura 7b) tiene individuos de las localidades de Santa María, San Martín y Puerto López (Tabla S2). Mientras que el haplotipo O12 (Figura 7b), solo se compone de la localidad Chiriquí (Tabla S2). La presencia de haplotipos compartidos entre localidades de una misma región geográfica también ocurre en el gen nuclear.

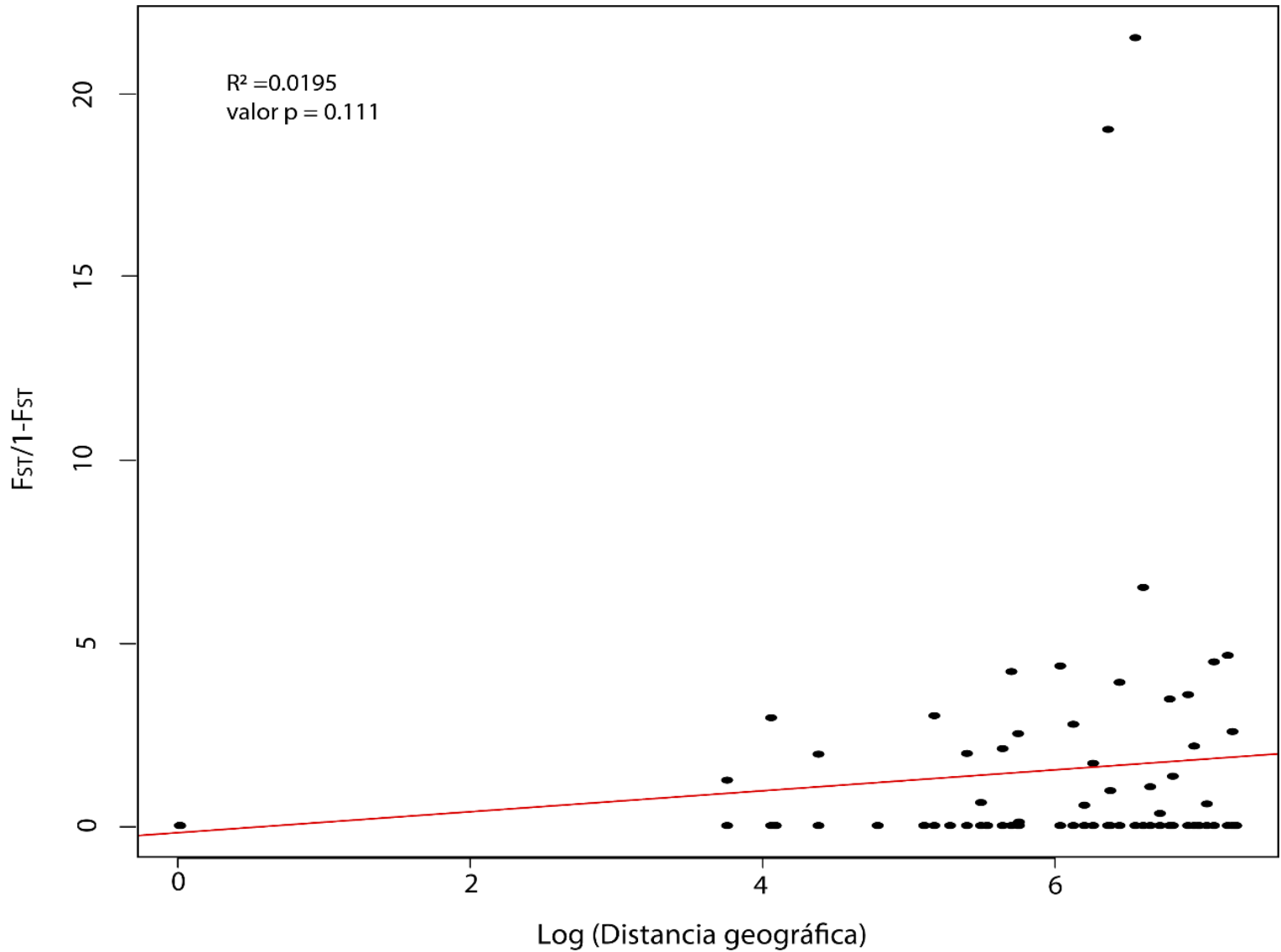
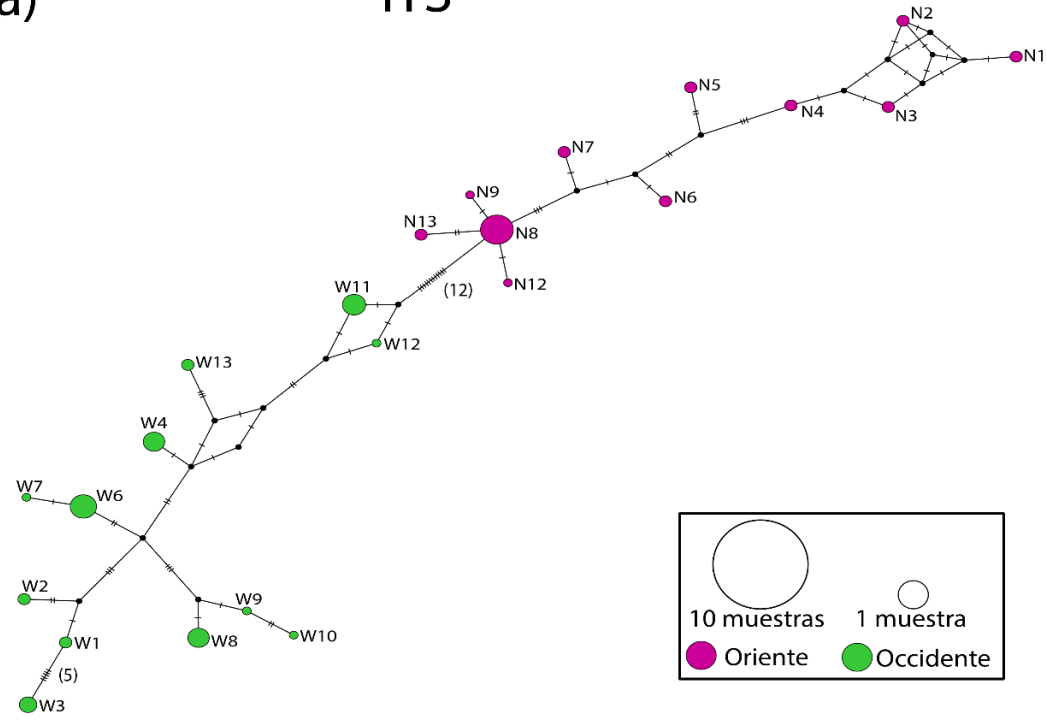


Figura 6. Gráfico de aislamiento por distancia que relaciona las distancias geográficas, en escala logarítmica, con las distancias genéticas pareadas. La línea roja es el modelo lineal aplicado a las variables mencionadas.

a)

ITS



b)

COI

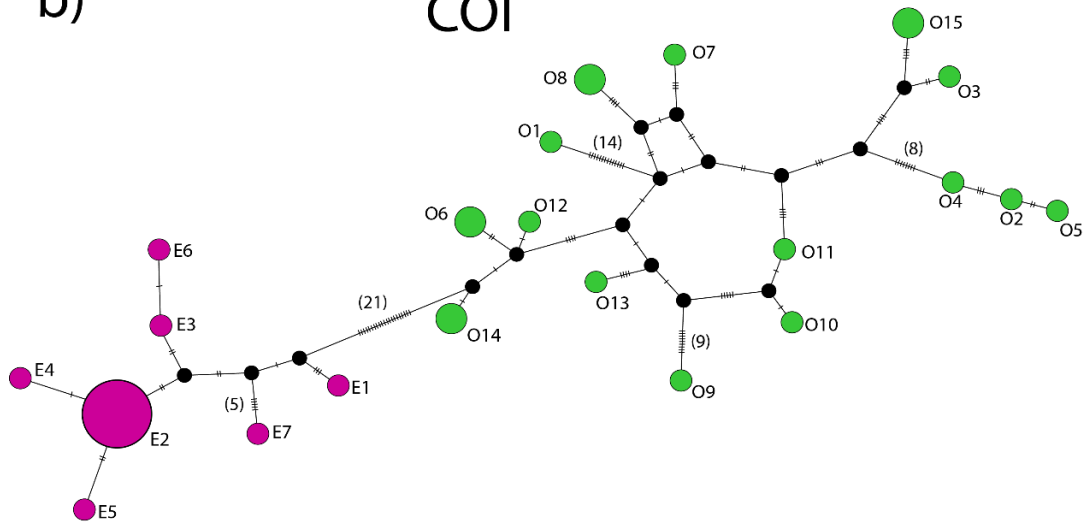


Figura 7. Redes de haplotipos. (a) red del marcador nuclear ITS y (b) red del marcador mitocondrial COI. El tamaño del círculo indica la frecuencia en la que se presenta el haplotipo y las líneas pequeñas indican los pasos mutacionales entre haplotipos (ver tabla S2 para relacionar los haplotipos a las poblaciones). Las letras seguidas de un número corresponden a cada uno de los haplotipos. W: Occidente y N: Oriente para ITS. E: Oriente y O: Occidente para COI

Discusión

Relaciones filogenéticas y divergencia por los Andes

Los resultados del árbol filogenético de la superfamilia Lycosoidea (Figura 2) ubican a *Ancylometes* dentro de Ctenidae. Esto respalda lo propuesto por Lehtinen (1967) y por Silva (2003) basándose en evidencia morfológica. Ctenidae es una de las familias que es parafilética en el análisis multilocus de Wheeler *et al.* (2017). Aquí, basado solo en COI, Ctenidae también aparece parafilética. Sin embargo, los individuos que causan la parafilia en este caso (*Cupiennius granadensis*, *Stephanopoides sexmaculata* y *Trechaloides biocellata*), tienen bajo soporte de *bootstrap*. Estos linajes aparecen por fuera de Ctenidae (*Stephanopoides sexmaculata* en Thomisidae, *Trechaloides biocellata* en Trechaleidae y *Cupiennius granadensis* es hermano a Trechaleidae) en el trabajo de Wheeler *et al.* (2017). Basándose solamente en el soporte de nodos, se podría deducir que Ctenidae podría ser monofilético en COI. La anterior argumentación lleva a plantear que los individuos de *Ancylometes* incluidos en este trabajo, pertenecen a la familia Ctenidae y constituyen un clado monofilético (Figuras 2) a pesar de que no se incluyeron todas las especies del género. Dentro de las relaciones de *Ancylometes bogotensis* se encontró dos clados separados por la cordillera oriental de los Andes colombianos. Los tiempos de coalescencia estimados para esta divergencia (Figura 4) coinciden con el levantamiento de la cordillera oriental (Gregory-Wodzicki, 2000) durante el límite Plioceno/Pleistoceno, sugiriendo que este evento promovió una separación por vicarianza.

Las secuencias obtenidas de bases de datos de Guyana Francesa y que fueron clasificadas como *A. bogotensis* formaron un clado hermano de *A. rufus* (Figura 2). Por lo anterior, estos individuos no corresponden a *A. bogotensis*, sino que podrían ser una especie diferente del género. De hecho, esta especie aparece como hermana (con bajo soporte ~59%) de la superfamilia Lycosoidea en Wheeler *et al.* (2017). La discordancia entre Wheeler y este estudio se debe a dos factores: (1) Wheeler *et al.* (2017) no tiene *A. rufus* y (2) los individuos secuenciados acá, fueron cuidadosamente determinados, usando caracteres clave, como la forma del epiginio (Hofer y Brescovit, 2000).

Los datos moleculares soportan una divergencia entre las poblaciones de *Ancylometes bogotensis* que se encuentran al oriente y occidente de la cordillera oriental. La existencia de esto dos grupos genéticos es soportada por ambos loci. Sin embargo, en el ADNmt la diferenciación es más evidente, ya que posee un mayor número de pasos mutacionales en comparación con el ADNn (Figura 7) lo que concuerda con una coalescencia más rápida del primer marcador (Toews & Brelsford, 2012).

Los resultados muestran que la cordillera oriental es la que promueve la diferenciación de estas arañas, dado que no se evidencia una división a causa de las cordilleras central y occidental. En concordancia, el componente de varianza que más aporta a la estructura poblacional se da entre regiones que están en lados opuestos de la cordillera oriental. El mismo patrón filogeográfico se ha documentado en otros linajes de tierras bajas (Brumfield & Capparella, 1996; Weir & Price, 2011). Los resultados mostrados aquí, se ajustan a las predicciones de la hipótesis del levantamiento andino planteado por Brumfield y Caparella (1996) donde se espera ver una alta diferenciación por la cordillera oriental y poca diferenciación entre occidente y Centroamérica. Las características topográficas de esta cordillera, mayor longitud que las otras y mayor anchura, podría estar limitando la dispersión de los individuos. Esto implicaría que *A. bogotensis* puede tener la capacidad para dispersarse entre las cordilleras central y occidental, pero dicha capacidad no es tan fuerte para atravesar la oriental.

Ancylometes bogotensis y su dispersión

Entender la divergencia que presentan las poblaciones de *A. bogotensis* implica revisar los mecanismos por los cuales los Andes pueden generar esa diferenciación. Uno de los mecanismos propuestos, es la divergencia por variación altitudinal observada en varios casos (Guarnizo, Amézquita, & Bermingham, 2009; Sedano & Burns, 2010), bajo este mecanismo se esperaría que individuos de localidades a alturas diferentes, presentaran divergencia. Sin embargo, individuos de Rovira que están a 990 m.s.n.m (Tabla S2) se encuentran filogenéticamente relacionados a los individuos de Chiriquí que se encuentran a 40 m.s.n.m (Figura 2; tabla S2). Además, en este escenario cada clado hermano debería tener agrupamiento diferencial por características ecológicas diferentes y este no es el caso. Lo anterior, indica que no existe un patrón de diferenciación asociado a una variación altitudinal, por lo tanto, se descartaría dicho mecanismo.

Otro mecanismo es la diferenciación mediada por dispersión, esta hipótesis establece que la divergencia de los grupos se dio porque los individuos se dispersaron desde su población de origen a otra región y divergieron de dicha población inicial (Sanmartin, 2009). Esto implica que la barrera que causa la diferenciación debería ser más antigua que la divergencia de las poblaciones. Teniendo en cuenta que evidencia geológica y paleobotánica datan el último levantamiento de la cordillera oriental alrededor de 2 a 5 Ma (Gregory-Wodzicki, 2000; Hooghiemstra & Van der Hammen, 1998) y que el tiempo estimado de divergencia (Figura 4) de los clados oriental/occidental de *A. bogotensis* cae dentro de ese intervalo, es probable que este escenario no sea el causal de la diversificación de esta especie.

Descartando los dos escenarios anteriores y dado que en los datos no se observan haplotipos y/o alelos compartidos entre regiones, junto a la concordancia entre el tiempo de divergencia de los clados y el origen geológico de la cordillera oriental, podría deducirse que vicarianza y específicamente, la hipótesis del levantamiento andino (levantamiento de la cordillera oriental) es el principal factor diversificador de las poblaciones de *A. bogotensis*.

El patrón filogeográfico obtenido acá para *A. bogotensis* donde no hay intercambio genético entre clados, contrasta con lo observado en la araña de amplia distribución *Gasteracantha cancriformis*. Esta última presenta también diferenciación por la cordillera oriental, pero existen haplotipos compartidos entre individuos que se encuentran en distintas vertientes de dicha cordillera (Salgado-Roa *et al.*, 2018). Este último resultado indicó que para *Gasteracantha cancriformis* la diferenciación ha ocurrido con dispersión a diferencia de *A. bogotensis*. Estas dos especies se diferencian en que la primera es probable que realice “ballooning” (Bell, Bohan, Shaw & Weyman, 2005) lo que puede incrementar su capacidad de dispersión, mientras que la segunda no presenta este comportamiento y se encuentra fuertemente asociada a cuerpos de agua.

Aparentemente, *A. bogotensis* podría presentar patrones de dispersión que ocurren entre poblaciones que están en el mismo lado de la cordillera como lo demuestra la presencia de haplotipos/alelos compartidos entre localidades del mismo flanco (Tabla S2). Esto soporta la hipótesis planteada anteriormente, de que *A. bogotensis* podría dispersarse entre localidades e

incluso entre las cordilleras central y occidental, pero su dispersión no es suficiente para cruzar una cordillera ancha como la oriental. Por lo tanto, podría tener una capacidad de dispersión media, acorde con Piacentini y Ramírez (2019). Dado la capacidad de dispersión de esta especie es probable que su diversificación se ajuste al modelo propuesto por Claramunt *et al.* (2012), en donde aquellos linajes que posean una capacidad de dispersión media deberían presentar poblaciones estructuradas. Esto sugiere que la diferenciación entre las poblaciones de Oriente y Occidente de *A. bogotensis*, podría ser explicada por un evento de vicarianza y por una aparente capacidad media de dispersión que limita el flujo genético entre estos grupos geográficos.

Próximos pasos para completar el panorama de A. bogotensis

Se estableció que *A. bogotensis* podría tener una capacidad media de dispersión que explicaría la ausencia de haplotipos compartidos en las regiones. Sin embargo, no se evaluó la presencia de flujo genético o ancestría compartida. Sería conveniente implementar pruebas que evaluaran esos escenarios. Es necesario resaltar que esta señal está limitada a los genes utilizados (COI e ITS), por lo cual deberían usarse SNP's (*single nucleotide polymorphisms*) a escala del genoma de *A. bogotensis*. Esto permitiría ampliar el panorama de la diferenciación de esta araña por los Andes. Podría evaluarse si en las depresiones altitudinales de los Andes se encuentra alguna señal de flujo como en *G. cancriformis* (Salgado-Roa *et al.*, 2018). Adicionalmente, podrían tomarse datos morfométricos para comparar entre las poblaciones y mirar si podría existir además de una divergencia genética, también diferencias morfológicas, lo cual permitiría abrir un camino a nuevas hipótesis.

Este estudio es uno de los pocos que ha mostrado eventos de vicarianza con una diferenciación fuerte (De Paula, Diotaiuti, & Galvão, 2007; Oliver, Laver, Smith, & Bauer, 2013; Vences & Glaw, 2002), y el primero en arañas en mostrar que el levantamiento de los Andes del norte parece estar generando una diferenciación por la cordillera oriental, sin evidencia de ancestría compartida o flujo genético. Estos nuevos resultados podrán ir brindando información al vacío en conocimiento que existe en arácnidos, en particular para Colombia.

Agradecimientos

Quiero agradecer a mi padre por su indispensable apoyo durante la realización de esta tesis y a mi madre por su motivación, a Fabian Salgado y Camilo Salazar por su constante esfuerzo durante el desarrollo de esta tesis, a la familia Fandiño por ayudar en la recolección de especímenes, a mis compañeros del programa de biología y al laboratorio de genética evolutiva de la Universidad del Rosario. Parte del desarrollo de esta tesis fue financiada por los Fondos Concursables- modalidad semilleros 2018- IV-ACA008.

Referencias

- Aguinaldo, A. M. A., Turbeville, J. M., Linford, L. S., Rivera, M. C., Garey, J. R., Raff, R. A., & Lake, J. A. (1997). Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387(6632), 489.
- 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.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0811421106>
- Brumfield, R. T., & Capparella, A. P. (1996). Historical Diversification of Birds in Northwestern South America : A Molecular Perspective on the Role of Vicariant Events HISTORICAL DIVERSIFICATION OF BIRDS IN NORTHWESTERN SOUTH AMERICA : A MOLECULAR PERSPECTIVE ON THE ROLE OF VICARIANT EVENTS. *Evolution*, 50(4), 1607–1624.
- Burney, & Brumfield. (2009). Ecology Predicts Levels of Genetic Differentiation in Neotropical Birds. *The American Naturalist*, 174(3), 358. <https://doi.org/10.2307/40306064>
- Cadena, C. D., Pedraza, C. A., & Brumfield, R. T. (2016). Climate, habitat associations and the potential distributions of Neotropical birds: Implications for diversification across the Andes. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(155), 275–287. <https://doi.org/10.18257/RACCEFYN.280>
- Chaves, J. A., Weir, J. T., & Smith, T. B. (2011). Diversification in *Adelomyia* hummingbirds follows Andean uplift. *Molecular Ecology*, 20(21), 4564–4576.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05304.x>

- De Paula, A. S., Diotaiuti, L., & Galvão, C. (2007). Systematics and biogeography of *Rhodniini* (Heteroptera: Reduviidae: Triatominae) based on 16S mitochondrial rDNA sequences. *Journal of Biogeography*, 34(4), 699–712. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01628.x>
- Deacon, A. E., Farrell, A. D., & Fraser, D. F. (2015). Observations of a Semi-Aquatic Spider Attack : An Overlooked Fish Predator in a Well Studied Ecosystem ? *Living World, Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club*, 57–59.
- Gregory-Wodzicki, K. (2000). Uplift history of the Central and Northern Andes:A review Kathryn. *GSA Bulletin*, 112(7), 1019–1105. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.986.4>
- Guarnizo, C. E., Amézquita, A., & Bermingham, E. (2009). The relative roles of vicariance versus elevational gradients in the genetic differentiation of the high Andean tree frog, *Dendropsophus labialis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50(1), 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.10.005>
- Hooghiemstra, H., & Van der Hammen, T. (1998). Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: The forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth Science Reviews*, 44, 147–183. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(98\)00027-0](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(98)00027-0)
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006), 927–931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>
- Kisel, Y. & Barraclough, T. G. (2010). Speciation Has a Spatial Scale That Depends on Levels of Gene Flow. *The American Naturalist*, 175(3), 316–334. <https://doi.org/10.1086/650369>
- Oliver, P., Laver, R., Smith, K., & Bauer, A. (2013). Long-term persistence and vicariance within the Australian Monsoonal Tropics : the case of the Giant Cave and Tree Geckos (*Pseudothecadactylus*) Correspondence to : Paul Oliver . Email : Paul.Oliver@unimelb.edu.au Table S1 . Locality , specimen and colle. *Australian Journal of Zoology*, 61(6), 462–468.
- Salcedo-Rivera, G. A., Fuentes-Mario, J. A., & Tovar-Márquez, J. (2019). Predation of the frog *Elachistocleis panamensis* by the spider *Ancylometes bogotensis*: first record. *Biota Colombiana*, 19(2), 128–132. <https://doi.org/10.21068/c2018.v19n02a11>

- Schulte, J. A., Macey, J. R., Espinoza, R. E., & Larson, A. (2000). Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society*, *69*, 75–102. <https://doi.org/10.1006/bijl>.
- Sedano, R. E., & Burns, K. J. (2010). Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography*, *37*(2), 325–343. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02200.x>
- Toews, D. P. L., & Brelsford, A. (2012). The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals. *Molecular Ecology*, *21*(16), 3907–3930. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05664.x>
- Vences, M., & Glaw, F. (2002). Molecular phylogeography of *Boophis tephraeomystax*: a test case for east-west vicariance in Malagasy anurans. *Spixiana*, *25*(1), 79–84. Recuperado de <http://biostor.org/reference/52816>
- Weir, J. T., & Price, M. (2011). Andean uplift promotes lowland speciation through vicariance and dispersal in *Dendrocincla* woodcreepers. *Molecular Ecology*, *20*(21), 4550–4563. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05294.x>

ANEXOS

Tabla S1. Información de los datos de recolección

Especie	Fuente	Código	País	Localidad	Latitud	Longitud	Elevación (m)	COI	ITS
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	12	Colombia	Apartadó	6.500675	-77.2706	301	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	13	Colombia	Apartadó	6.500675	-77.2706	301	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	14	Colombia	Apartadó	6.500675	-77.2706	301	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	15	Colombia	Apartadó	6.500675	-77.2706	301	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	16	Colombia	Tayrona	11.2121	-73.2897	47	X	-
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	17	Colombia	San Martin	3.66925	-73.6578	376	-	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	19	Colombia	Santa María	4.859118	-73.2657	797	X	-
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	21	Colombia	Santa María	4.859118	-73.2657	797	-	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	30	Colombia	Carmen	4.156311	-74.6992	356	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	31	Colombia	Carmen	4.156311	-74.6992	356	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	32	Colombia	Nilo	4.315473	-74.6251	374	-	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	33	Colombia	Nilo	4.315473	-74.6251	374	-	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	34	Colombia	Nilo	4.315473	-74.6251	374	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	35	Costa Rica	Puntarenas	9.718199	-85.216	22	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	36	Panamá	Chiriquí	8.4336	-82.448	40	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	37	Panamá	Chiriquí	8.4336	-82.448	40	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	38	Panamá	Chiriquí	8.4336	-82.448	40	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	39	Costa Rica	Puntarenas	9.718199	-85.216	22	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	40	Costa Rica	Puntarenas	9.718199	-85.216	22	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	41	Panamá	Chiriquí	8.4336	-82.448	40	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	42	Panamá	Panamá ciudad	9.121	-79.693	52	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	43	Panamá	Panamá ciudad	9.121	-79.693	52	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	45	Colombia	Rovira	4.283332	-75.2	992	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	47	Colombia	Rovira	4.283332	-75.2	992	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	49	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X

<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	50	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	-
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	51	Colombia	Santa Maria	4.859118	-73.2657	797	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	53	Colombia	San Martin	3.66925	-73.6578	376	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	54	Colombia	San Martin	3.66925	-73.6578	376	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	55	Colombia	San Martin	3.66925	-73.6578	376	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	57	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	58	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	59	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	60	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	61	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	62	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	63	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	64	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	66	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	67	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	68	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	Captura manual	69	Colombia	Puerto López	4.093778	-72.9711	178	X	X
<i>Ancylometes rufus</i>	Captura manual	22	Colombia	La Pedrera	-1.3839	-69.55	102	X	X
<i>Ancylometes rufus</i>	Captura manual	23	Colombia	La Pedrera	-1.3839	-69.55	102	X	X
<i>Ancylometes rufus</i>	Captura manual	24	Colombia	La Pedrera	-1.3839	-69.55	102	X	X
<i>Ancylometes rufus</i>	Captura manual	25	Colombia	La Pedrera	-1.3839	-69.55	102	X	X
<i>Ancylometes rufus</i>	Captura manual	26	Colombia	La Pedrera	-1.3839	-69.55	102	X	X
<i>Ancylometes rufus</i>	Captura manual	27	Colombia	La Pedrera	-1.3839	-69.55	102	X	X
<i>Ancylometes rufus</i>	Captura manual	28	Colombia	La Pedrera	-1.3839	-69.55	102	X	X
<i>Ancylometes bogotensis</i>	GenBank	KY017632.1	Guyana Francesa	Montisinery	-	-	-	X	-
<i>Ancylometes bogotensis</i>	GenBank	KM225090.1	Guyana Francesa	-	-	-	-	X	-
<i>Anahita sp.</i>	GenBank	KY017631.1	Myanmar	Magway Dist.	-	-	-	X	-
<i>Ctenus crulsi</i>	GenBank	KY017633.1	Guyana Francesa	Montisinery	-	-	-	X	-
<i>Ctenus sp.</i>	GenBank	KY017634.1	República Dominicana	-	-	-	-	X	-

<i>Ctenus sp.</i>	GenBank	KY017635.1	China	Provincia Yunnan	-	-	-	X	-
<i>Cupiennius granadensis</i>	GenBank	KY017636.1	Guyana Francesa	Montisinery	-	-	-	X	-
<i>Phoneutria fera</i>	GenBank	KY017637.1	Guyana Francesa	Kaw Mtns.	-	-	-	X	-
<i>Allocosa sp.</i>	GenBank	KY017781.1	Argentina	Entre Ríos	-	-	-	X	-
<i>Hogna frondicola</i>	GenBank	KY017782.1	Estados Unidos	Tejas	-	-	-	X	-
<i>Pardosa sp.</i>	GenBank	KY017783.1	Dinamarca	Zelanda	-	-	-	X	-
<i>Schizocosa ocreata</i>	GenBank	KY017784.1	Estados Unidos	Indiana	-	-	-	X	-
<i>Hamataliwa sp.</i>	GenBank	KY017829.1	Sur África	KwaZulu-Natal	-	-	-	X	-
<i>Oxyopes salticus</i>	GenBank	KY017830.1	Estados Unidos	Illinois	-	-	-	X	-
<i>Oxyopidae sp.</i>	GenBank	KY017831.1	Myanmar	Yagon Dist.	-	-	-	X	-
<i>Peucetia viridans</i>	GenBank	KY017832.1	República Dominicana	Cabral Commune	-	-	-	X	-
<i>Tapinillus sp.</i>	GenBank	KY017833.1	Guyana Francesa	Regina	-	-	-	X	-
<i>Dendrolycosa cruciata</i>	GenBank	KY017871.1	Madagascar	Toamasina	-	-	-	X	-
<i>Dolomedes sp.</i>	GenBank	KY017872.1	Nueva Zelanda	Northland	-	-	-	X	-
<i>Dolomedes tenebrosus</i>	GenBank	KY017873.1	Estados Unidos	Virginia	-	-	-	X	-
<i>Hala sp.</i>	GenBank	KY017874.1	Madagascar	Fianarantsoa	-	-	-	X	-
<i>Hala sp.</i>	GenBank	KY017875.1	Madagascar	Fianarantsoa	-	-	-	X	-
<i>Hala sp.</i>	GenBank	KY017876.1	Madagascar	Toamasina	-	-	-	X	-
<i>Pisaurina mira</i>	GenBank	KY017877.1	Estados Unidos	Indiana	-	-	-	X	-
<i>Fecenia sp.</i>	GenBank	KY017888.1	Malasia	Pahang Provincia	-	-	-	X	-
<i>Psechrus sp.</i>	GenBank	KY017889.1	China	Yunnan	-	-	-	X	-
<i>Psechrus sp.</i>	GenBank	KY017890.1	Myanmar	Mandalay, Dist.	-	-	-	X	-
<i>Acentroscelus sp.</i>	GenBank	KY017973.1	Ecuador	Napo Surat Thani	-	-	-	X	-
<i>Cebrennius rugosus</i>	GenBank	KY017981.1	Tailandia	Prov	-	-	-	X	-
<i>Misumena sp.</i>	GenBank	KY017982.1	Ecuador	Napo	-	-	-	X	-
<i>Sidymella sp.</i>	GenBank	KY017983.1	Ecuador	Morona Santiago	-	-	-	X	-
<i>Talaus sp.</i>	GenBank	KY017984.1	Malasia	Johor	-	-	-	X	-

<i>Tobias sp.</i>	GenBank	KY017985.1	Ecuador	Napo	-	-	-	X	-
<i>Coenypha sp.</i>	GenBank	KY017986.1	Chile	Arauco	-	-	-	X	-
<i>Epidadus heterogaster</i>	GenBank	KY017987.1	Ecuador	Napo	-	-	-	X	-
<i>Misumena sp.</i>	GenBank	KY017988.1	Mexico	Oaxaca	-	-	-	X	-
<i>Monaeses sp.</i>	GenBank	KY017989.1	Sur África	KwaZulu-Natal	-	-	-	X	-
<i>Onoculus pentagonus</i>	GenBank	KY017990.1	Ecuador	Napo	-	-	-	X	-
<i>Sidymella sp.</i>	GenBank	KY017991.1	Nueva Zelanda	Malborouhg	-	-	-	X	-
<i>Simorcus asiaticus</i>	GenBank	KY017992.1	Singapur	Reserva Pierce	-	-	-	X	-
<i>Stephanopis ditssima</i>	GenBank	KY017993.1	Chile	Araucania	-	-	-	X	-
<i>Stephanopoides sexmaculata</i>	GenBank	KY017994.1	Argentina	Misiones	-	-	-	X	-
<i>Stiphropus bisigillatus</i>	GenBank	KY017995.1	Sur África	KwaZulu-Natal	-	-	-	X	-
<i>Strophius albofasciatus</i>	GenBank	KY017996.1	Argentina	Misiones	-	-	-	X	-
<i>Strophius sp.</i>	GenBank	KY017997.1	Argentina	Misiones	-	-	-	X	-
<i>Synstrophius sp.</i>	GenBank	KY017998.1	Ecuador	Morona Santiago	-	-	-	X	-
<i>Thomisidae sp.</i>	GenBank	KY017999.1	Malasia	Pahang	-	-	-	X	-
<i>Thomisidae sp.</i>	GenBank	KY018000.1	Malasia	Yohor	-	-	-	X	-
<i>Thomisus onustus</i>	GenBank	KY018001.1	Kazakhstan	Chardara	-	-	-	X	-
<i>Titidius dubitatus</i>	GenBank	KY018002.1	Ecuador	Napo	-	-	-	X	-
<i>Titidius galbanatus</i>	GenBank	KY018003.1	Ecuador	Morona Santiago	-	-	-	X	-
<i>Tmarus holmbergi</i>	GenBank	KY018004.1	Argentina	Entre Ríos	-	-	-	X	-
<i>Xysticus sp.</i>	GenBank	KY018005.1	Italia	Bolzano	-	-	-	X	-
<i>Trechaloides biocellata</i>	GenBank	KY018027.1	Argentina	Misiones	-	-	-	X	-

Tabla S2. Relación entre haplotipos y localidades

COI		ITS	
Nombre haplotipo	Localidades	Nombre haplotipo	Localidades
E1	Santa María	N1	Puerto López
E2	Santa María, San Martín y Puerto López	N2	Puerto López
E3	San Martín	N3	Puerto López
E4	Puerto López	N4	Puerto López
E5	Puerto López	N5	Puerto López
E6	Puerto López	N6	Puerto López
E7	Puerto López	N7	Puerto López
O1	Tayrona	N8	Santa María y Puerto López
O2	Apartadó	N9	Puerto López
O3	Apartadó	N10	Santa María
O4	Apartadó	N11	San Martín y Puerto López
O5	Apartadó	N12	Puerto López
O6	Rovira y Chiriquí	N13	Puerto López
O7	Rovira	W1	Panamá ciudad
O8	Carmen y Nilo	W2	Panamá ciudad
O9	Carmen	W3	Puntarenas
O10	Chiriquí	W4	Rovira
O11	Chiriquí	W5	Rovira y Carmen
O12	Chiriquí	W6	Nilo, Chía y Carmen
O13	Puntarenas	W7	Carmen
O14	Puntarenas	W8	Chiriquí
O15	Panamá ciudad	W9	Chiriquí

-	-	W10	Chiriquí
-	-	W11	Apartadó
-	-	W12	Apartadó
-	-	W13	Puntarenas
