

# RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 31/05/2021.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – RIO CLARO



---

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(ZOOLOGIA)**

---

**Filogeografia e Genômica Populacional de Anuros Neotropicais: Estruturação,  
Diversidade e Demografia Histórica**

**AMANDA SANTIAGO FERREIRA LANTYER SILVA**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do  
Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista,  
como parte dos requisitos para obtenção do título de  
Doutora em Ciências Biológicas (Área de  
Concentração: Zoologia)

**Maiο – 2019**

**AMANDA SANTIAGO FERREIRA LANTYER SILVA**

**Filogeografia e Genômica Populacional de Anuros Neotropicais: Estruturação,  
Diversidade e Demografia Histórica**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do  
Campus de Rio Claro, Universidade Estadual  
Paulista, como parte dos requisitos para  
obtenção do título de Doutora em Ciências  
Biológicas (Área de Concentração: Zoologia).

**Orientador:** Dr. Célio Fernando Baptista Haddad

**Co-orientadoras:** Dra. Juliana Zina e Dra. Maria Tereza Chiarioni Thomé

Rio Claro

2019

S586f Silva, Amanda Santiago Ferreira Lantyer  
Filogeografia e Genômica Populacional de Anuros  
Neotropicais: estruturação, diversidade e demografia histórica /  
Amanda Santiago Ferreira Lantyer Silva. -- Rio Claro, 2019  
146 p. : il., tabs., mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),  
Instituto de Biociências, Rio Claro  
Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad  
Coorientadora: Juliana Zina Pereira Ramos

1. Anfíbio. 2. Evolução. 3. Genética. 4. Mata Atlântica. 5.  
Caatinga. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do  
Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Filogeografia e Genômica Populacional de Anuros Neotropicais: estruturação, diversidade e demografia histórica

**AUTORA: AMANDA SANTIAGO FERREIRA LANTYER SILVA**

**ORIENTADOR: CELIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD**

**COORIENTADORA: JULIANA ZINA PEREIRA RAMOS**

**COORIENTADORA: MARIA TEREZA CHIARIONI THOMÉ**

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:




Prof. Dr. CELIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD  
Departamento de Zoologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Profa. Dra. CINTHIA AGUIRRE BRASILEIRO  
Departamento de Ciências Biológicas / UNIVERSIDADE FEDERAL DE SAO PAULO



Prof. Dr. FÁBIO SARUBBI RAPOSO DO AMARAL  
Departamento de Ciências Biológicas - Câmpus de Diadema / UNIVERSIDADE FEDERAL DE SAO PAULO



Prof. Dr. TULIANA OLIVEIRA BRUNES  
Instituto de Biociências / USP



Professora Doutora MARIANA LUCIO LYRA  
Departamento de Zoologia / UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Rio Claro, 31 de maio de 2019

## Resumo Póético

*A história da vida na Terra  
Repare, não é pra ficar na estante  
Como já dizia alguém por aí  
Só a mudança é constante*

*A beleza da vida  
não está só nas cores e formas  
Na sua história mora também  
Boa parte da glória*

*Quer um exemplo? Eu te dou!  
Aquele sapinho que do outro lado da floresta morou  
Tem no genoma assinado, acredite,  
quando isso se passou!*

*Cada gene sequenciado  
é como papel picado de um grande livro  
Livro este chamado genoma  
A gente vai lendo folha por folha  
Colando os pedacinhos pra contabilizar  
Faz análise, compara aqui e aculá  
É muita coisa, dá trabalho  
Mas a gente acaba descobrindo  
Mais do que aquilo que a gente foi procurar*

*O DNA é uma molécula  
feita de quatro letras e infinitas possibilidades  
Se acá separar uma população de outra  
Vai ter gene sendo passado pra frente  
enquanto outros vão ficando pra trás  
A evolução segue atuando e costurando  
dizendo o que fica e o que não segue mais*

*E de pouquinho em pouquinho,  
o que era só uma espécie  
vai se tornando duas  
Mas eu aviso, isso não é de repente  
É um processo lento, minha gente  
E nesse tempo, muita pista se perde  
Haja trabalho!  
Por isso, peço, olhe com carinho  
toda espécie que cruzar seu caminho*

*Tem bicho que é a cara de outro bicho  
Mas ele mesmo já é outra espécie por si só  
A gente descobre olhando gene por gene  
É um trabalho danado, chega a dar dó  
Mas depois de toda a coisa apurada  
Um monte de mutações que tem em uma e na outra, nada  
Só chegamos a uma conclusão!  
Esse bicho é outro mesmo, sem apelação!*

*Se diz que isso é trabalho de biólogo  
Mas todo biólogo tem um pouco de historiador  
A história da vida na Terra*

*Nos conta muito  
Sobre o que a Terra já passou*

*Há 20 mil anos atrás  
Dos trópicos, estava mais perto o frio dos pólos  
E toda aquela frieza que se aproximou  
Teve um impacto no planeta,  
Ele não era o mesmo de hoje,  
ainda bem que já passou!*

*Será que a majestosa Mata Atlântica  
Com esse tempo seco e frio se afetou?  
Aposto que teve ser vivo que nem se coçou  
la pra lá e pra cá, sem se importar  
Mas nem pra todo mundo assim funcionou  
Teve muito aparentado que ficou separado*

*De um lado da Mata  
Uma população bem sobreviveu  
Já do outro lado, denuncia o tal gargalo  
Que nem todo mundo viveu*

*E quem diria veja só  
A Caatinga tão seca e sazonal  
Já teve no seu coração  
um corredor de floresta  
Com direito a temporal  
Tem ser vivo que já está lá  
Faz é um bom tempo  
Vivendo nessa folia  
Encontrando um banco ou assento  
Vai ficando isolado mesmo  
Perdido no tempo*

*Se você se esqueceu que é bicho  
Ou há muito tempo saiu da escola  
Eu te digo chega uma hora  
Que precisa abrir os olhos!  
A beleza da vida está em todo lugar  
Se você bem olhar  
Vai descobrir que boa parte  
Passou foi dormindo*

*Quando podia estar admirando  
Cobra, sapo, macaco,  
baiacu, passarinho, jacaré,  
aranha, mocó, cobra-cega  
Fungo, pau-brasil, pau-ferro, umbuzeiro  
A árvore da vida nos conta e nos revela  
Somos só mais um ramo  
de toda a vida na Terra*

## **AGRADECIMENTOS**

Começo com uma frase que define este momento: “Não é a alegria que nos torna agradecidos; é a gratidão que nos torna alegres” (David Steindl-Rast). Nesses quatro anos aprendi muito e pude contar com a ajuda de várias pessoas. Espero não ter esquecido de ninguém!

Aos meus pais, Verônica e João, e a minha irmã, Bruna, agradeço pelo apoio, força e incentivos incondicionais! Bru, gratidão por ter me ajudado com a paleta de cores, foi fundamental para essa tese ter figuras com cores lindas! Amo vocês!

Agradeço ao meu companheiro de vida, Euvaldo Marciano, pelo seu suporte do início ao fim dessa tese. Agradeço por sempre me apoiar nas minhas decisões por mais difíceis que elas fossem para nós enquanto casal (ficar longe nunca foi fácil) e também por toda a força nos momentos que precisei. Gratidão também por participar no campo, tirar dúvidas, colaborar com revisões e ideias, ouvir meus desabafos e sempre ter um pensamento sábio para aliviar minha ansiedade. Gratidão imensa por toda a leveza e amor que você traz para minha vida. Te amo!

Agradeço a meus orientadores e professores: Célio Haddad, Kelly Zamudio, Tereza Thomé e Juliana Zina por todo apoio das mais variadas formas para com este trabalho e minha formação. Célio, agradeço pela oportunidade de trabalhar no seu laboratório e por poder desfrutar de toda essa infraestrutura construída com anos de trabalho. Agradeço à Kelly pelo suporte em Ithaca, ensinamentos e oportunidade de trabalhar no seu lab. À Tereza agradeço especialmente pelo apoio nas análises demográficas cascudas e pelas revisões pós-qualificação que foram fundamentais nessa reta final da tese. À Ju agradeço por ser meu pilar na ciência, por ser essa pessoa inspiradora e sempre poder contar com seu apoio fundamental!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e ao programa CAPES - Ciências sem Fronteiras pela bolsa do período sanduíche em Cornell



– EUA (processo 88881.133927/2016-01). Agradeço ao fundo de conservação Mohamed Bin Zayed por ter apoiado a parte associada ao *Aparasphenodon arapapa* desde projeto.

Agradeço a todos que foram comigo para campo atrás dos *Aparasphenodon*, sem tais amostras não haveria esta tese. Agradeço a Euvaldo Marciano, Ariadne Sabbag, Kleber Santana, Maíra, Jéssica, Ramon, César Alexandre, Mirco Solé, Délio Baeta, Ana Carolina Calijorne, Gabriel Novaes-e-Fagundes e Marcelo Sena.

Agradeço também a quem me ensinou a ter prática de bancada pois eu não sabia segurar uma pipeta no início desse doc: Ariadne Sabbag (com quem fiz minha primeira PCR!) e Mariana Lyra (guru das PCRs!!) que me ajudou a caminhar com as PCRs e não ficar empacada em coisas que não funcionavam! To Miranda Gray, my dear friend, I thank you for your help and for teaching me a lot about ddRAD procedures and lab stuff! Thank you also for all the good moments that we spent together in Ithaca, outside lab too.

Agradeço a várias pessoas por dicas de análises, tira-dúvidas e ou conselhos diversos: Mariana Lyra, Tony Carvalho, Carla Lopes, Priscila Lemes, Elder Assis, Iuri Dias, Délio Baeta, Jullien Flynn, Nick Mason, Luiz Irber, Thaís Condez, Fernanda Zaidan, Ricardo Marques e Joyce Prado. À Manolo Perez e Clarisse Palma agradeço as sugestões e conselhos na qualificação.

Agradeço a toda a galera da leva 2015-2019 do Haddad Lab! Em especial, agradeço a Ariadne Sabbag por inúmeras vezes que trocamos ideias sobre programas, filogeografia, cursos, etc. Já agradei pela ajuda em campo e bancada, tão fundamentais, mas aqui também reforço. Agradeço também pela companhia, carinho e amizade que construímos nesses quatro anos. Agradeço a Fábio Perin (Quasito), Nadya Pupin, Juliane Monteiro e Danilo Delgado (Jesus) que me quebraram uns galhos fundamentais quando eu não estava em Rio Claro! À Priscila Lemes agradeço a amizade, parceria e por tudo o que aprendi sobre modelagem! Vocês todos moram no meu coração e não é clichê, é sincero.

Um agradecimento especial a minha amiga e colega de trabalho, Anyelet Valencia, a quem tanto estimo e admiro. Agradeço pela companhia sempre animada em Rio Claro e Ithaca, pelo café com ciência nos sábados, pelas noitadas em Ithaca aprendendo a programar em Linux pra rodar nossas análises e pelas revisões sinceras de

apresentações de progresso, manuscritos, etc. Gratidão por tudo!! Ganhei mais uma irmã nesses quatro anos. Sei que você é alguém que posso mesmo contar incondicionalmente, e a recíproca é verdadeira, você sabe! Isso é raro, sou muito feliz e grata por isso!

Agradeço a todos os museus e seus curadores /colaboradores que enviaram amostras de tecido ou que me receberam: MNRJ, ZUEC, UESC, MCNAM-PUCMG, UFBA, MBML, Adrian Garda, Rodrigo Barbosa Ferreira, Suzana Elen Correia Carvalho, Débora C. B. O. Santos, César Alexandre, Anat Belasen, Raoni Rebouças, Gabriel Novaes e Fagundes, Pombal Jr, Manoela Wolowitz, Taran Grant, Aline e André, Tadeu e Victor Dill, Felipe Toledo, Miguel Trefault Rodrigues. Agradeço às instituições que receberam esse projeto e seus respectivos responsáveis/colaboradores: Parque Caraguatatuba, Parque Bertioaga, Parque Ilha Bela, Reserva Ecológica da Michelin (Kevin e André), RPPN Boa União (Milton Augustinis), Parque Estadual Rio Doce (Vinicius).

Agradeço a quem por acaso sabia que tinha *Aparasphenodon* em algum lugar mas ainda não estava publicado e me mandou essa informação: Leo Malagoli, Iuri Dias, Rafael Pontes e Marco Canelas.

Gratidão a meus amigos queridos que me hospedaram em suas casas em períodos de curso ou visita a museus: Fabilene Gomes Paim (em Botucatu), Renan Costa (no Rio de Janeiro), Luiz Irber e Stefanie Sabbag (em Davis, CA, USA), Paulo Machado-Filho e Daniella França (em São Paulo). Adorei ter passado esses períodos com vocês! Gratidão imensa!!

Agradeço ao professor Yuri Leite e seus alunos no LAMAB por terem me recebido tão bem no curto período que fiquei em Vitória na UFES durante meu estágio de docência. Foi um prazer imenso ser estagiária na disciplina de Evolução, aprendi demais! Agradeço a parceria e troca de ideias com os colegas de estágio Felipe e João!

Por fim e não menos importante, agradeço aos espécimes que deram suas vidas para que a gente possa entender melhor sua biologia e a história de nosso continente. Que possamos fazer o mínimo para garantir sua existência nos próximos anos. Temos a missão de sermos sua voz, seu voto e sua luta. Gratidão!

## RESUMO GERAL

Nesta tese exploramos a diversificação de espécies de anuros da Tribo Lophyohylini distribuídas na Mata Atlântica (MA) e Caatinga, biomas do Brasil. Para tanto, utilizamos dados genômicos e métodos de filogeografia estatística para analisá-los, uma abordagem robusta e até então ainda escassa na filogeografia dos organismos sul-americanos. Através do sequenciamento Sanger amostramos trechos de DNA mitocondrial (mtDNA) e através do sequenciamento de alto rendimento obtivemos polimorfismos de nucleotídeo único (SNPs) do DNA nuclear (nDNA). No primeiro capítulo, reunimos 82 amostras da espécie *Aparasphenodon brunoi* que apresenta distribuição nas terras baixas e costeiras do bioma MA, sendo considerada ideal para investigar o papel da instabilidade climática do Pleistoceno em seu processo de diversificação. Ainda no primeiro capítulo, para avaliar a influência do comportamento filopátrico, associado às diferenças no modo reprodutivo, na dispersão e conseqüentemente, no fluxo gênico entre populações, reunimos 72 amostras de *A. arapapa* e *A. aff. brunoi*. Estas tratam-se de espécies simpátricas, de distribuição mais restrita e com modos reprodutivos contrastantes o que as tornam ideais para esse tipo de comparação. De acordo com a inferência baseada em modelos demográficos, por volta do último máximo glacial (UMG) a população norte de *A. brunoi* se manteve estável enquanto que a do sul experimentou um gargalo seguido de expansão recente. Além disso, a população norte de *A. brunoi* apresenta maior diversidade nuclear do que a população sul. A paleomodelagem de distribuição de *A. brunoi* corrobora o padrão disjunto das populações norte e sul assim como a distribuição relictual da espécie no UMG quando desconsiderada a plataforma continental como área de expansão da MA. Dessa forma, sugerimos que a diversificação em *A. brunoi* está em consonância com a hipótese de refúgios pleistocênicos para a MA. Quanto ao segundo aspecto estudado no primeiro capítulo, detectamos similaridade no padrão de diversidade e endogamia para *A. arapapa* e *A. aff. brunoi*, contradizendo nossas expectativas. Sugerimos que o comportamento filopátrico dos machos de *A. arapapa* não deve atuar fortemente em limitar a dispersão da espécie. No segundo capítulo, reunimos 69 amostras de *C. greeningi* para investigar sua diversificação intraespecífica (distribuído na Caatinga) e comparar sua demografia histórica com a de *A. brunoi*, considerando que as espécies se encontram em biomas distintos e adjacentes teriam experimentado

expansões e contrações de forma antagônica. *Corythomantis greeningi* apresentou fraca estruturação geográfica para o gene mitocondrial ND2 mas não para o COI. A análise do nDNA revelou a existência de duas populações, uma distribuída a leste e outra a oeste. As análises demográficas para *C. greeningi* indicam que a população do leste sofreu expansão tal como observado para outras espécies de anuros do bioma e a do oeste sofreu retração durante o UMG. Sugerimos que a população do oeste pode ter sido sujeita a retração devido a invasão de áreas úmidas na Caatinga antes de sua expansão. Essa dinâmica foi aproximadamente sincrônica e antagônica à retração da população de *A. brunoi* ao sul da MA, possivelmente refletindo a dinâmica geográfica antagônica dos biomas Caatinga e MA no UMG. A história evolutiva dos organismos aqui estudados sugere, de modo geral, que o passado dos biomas em que se inserem é complexo e sua história é complementar.

**Palavras-chave:** anfíbios, hipótese dos refúgios, florestas tropicais sazonalmente secas, Mata Atlântica, Caatinga, SNPs, DNA mitocondrial, sequenciamento de alto rendimento, paleomodelagem.

## GENERAL ABSTRACT

In this dissertation we explored the diversification of anuran species of the Lophyohylini Tribe distributed in the Atlantic Forest (AF) and Caatinga biomes of Brazil. To do so, we used genomic data and methods of statistical phylogeography to analyze them, a robust and until then still scarce approach in the phylogeography of South American organisms. Through the Sanger sequencing we sampled mitochondrial DNA (mtDNA) and through high-throughput sequencing we obtained single nucleotide polymorphisms (SNPs) from nuclear DNA (nDNA). In the first chapter, we collected 82 samples of the species *Aparasphenodon brunoi* that is distributed in the low and coastal lands of the AF biome, being considered ideal to investigate the role of Pleistocene climatic instability in its diversification process. In the first chapter, to evaluate the influence of philopatric behavior, associated with differences in reproductive mode, dispersion and consequent gene flow among populations, we also collected 72 samples of *A. arapapa* and *A. aff. brunoi* species. These are sympatric species with a narrower distribution and with contrasting reproductive modes, making them ideal for this type of comparison. According to the inference based on demographic models, around the last glacial maximum (LGM) the northern population of *A. brunoi* remained stable while the southern one experienced a bottleneck followed by recent expansion. In addition, the northern population of *A. brunoi* exhibits greater nuclear diversity than the southern population. The paleomodeling distribution of *A. brunoi* corroborates the disjoint pattern of the northern and southern populations as well as the relictual distribution of the species in the LGM when the continental shelf is not considered as an area of expansion of the AF. Thus, we suggest that the diversification in *A. brunoi* is in line with the hypothesis of Pleistocene refuges for AF. As for the second aspect studied in the first chapter, we detected similarity in the pattern of diversity and inbreeding for *A. arapapa* and *A. aff. brunoi*, contradicting our expectations. We suggest that the philopatric behavior of *A. arapapa* males should not act strongly in limiting the dispersion of the species. In the second chapter, we collected 69 samples of *C. greeningi* to investigate their intraspecific diversification (distributed in the Caatinga) and compare their historical demographics with that of *A. brunoi*, considering that the species found in distinct and adjacent biomes would have experienced expansions and contractions of an antagonistic form. *Corythomantis greeningi* presented

a weak geographic structuring for the mitochondrial ND2 gene but not for the COI. Analysis of nDNA revealed the existence of two populations, one distributed to the east and one to the west. The demographic analyzes for *C. greeningi* indicate that eastern population underwent expansion as observed for other species of anurans of the biome and the western population suffered a retraction during the LGM. We suggest the western population may have been subject to shrinkage due to invasion of wetlands in the Caatinga before its expansion. This dynamics was approximately synchronic and antagonistic to the retraction of the *A. brunoi* population south of the AF, possibly reflecting the antagonistic geographic dynamics of the Caatinga and AF biomes in the LGM. The evolutionary history of the organisms studied here, in general, suggests that the past of the biomes in which they are is complex and its history is complementary.

**Keywords:** amphibians, refuge hypothesis, seasonally dry tropical forests, Atlantic Forest, Caatinga, SNPs, mitochondrial DNA, high throughput sequencing, paleomodeling.

# SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
CAPÍTULO 1.....	22
Phylogeography of casque-headed treefrogs reveals the influence of regionalism in the Brazilian Atlantic Forest.....	23
Abstract.....	23
Introduction.....	24
Material and Methods.....	28
Results.....	40
Discussion.....	47
Conclusion.....	56
Acknowledgements.....	56
References.....	57
Tables and Figures.....	66
Supporting Information.....	77
Appendix 1.....	86
CAPÍTULO 2.....	93
Past demography of anurans shows evidence of Caatinga and Atlantic Forest synchronic and antagonistic responses to climate changes.....	94
Abstract.....	94
1 Introduction.....	95
2 Material and Methods.....	97
3 Results.....	102
4 Discussion.....	106
Conclusion.....	114
Acknowledgements.....	114
References.....	115
Tables and Figures.....	122
Supporting Information.....	133
Appendix 1.....	142
CONCLUSÕES.....	146

## **INTRODUÇÃO GERAL**

Faz parte da natureza humana o desejo de entender como a vida se organiza e se diversifica ao longo do tempo e espaço. A ocorrência de um organismo em determinado local não é aleatória e se deve a uma série de fatores de cunho geográfico, ecológico e evolutivo (Brown & Lomolino 2006, Holt et al. 2013). Curiosamente, alguns locais concentram maior diversidade de espécies do que outros, o que nos leva a questionar o porquê disso (e.g. Brown 2014). Alfred Wallace e Charles Darwin observaram a alta riqueza de espécies concentrada nas regiões tropicais que visitaram, e isso contribuiu para suas ideias sobre a evolução dos organismos (Wallace 1852, Darwin 1875). Na prática, podemos dizer que a distribuição da biodiversidade nos conta tanto a história da evolução da vida quanto a própria história do planeta.

Durante o período Quaternário, o planeta passou por pelo menos 18 ciclos glaciais, sendo o último máximo glacial (UMG) entre 18-21 mil anos atrás (Souza et al. 2005). Os efeitos destas “eras do gelo” para as regiões temperadas do globo são bem conhecidos, pois o avanço de geleiras no Hemisfério Norte e a sua influência na biota estão bem documentados (e.g., Hewitt 1999, Hewitt 2000, Sommer & Zackos 2009). Nestas regiões, a história evolutiva dos organismos foi marcada de forma intensa e generalizada por esta dinâmica, conforme detectado em estudos filogeográficos, caracterizados por extinções locais e eventos de recolonização (e.g., Brito 2005, Deffontaine et al. 2005, Sommer & Zackos 2009, Knopp e Merilä 2009). Já para a região Neotropical os estudos com paleoindicadores são raros e esparsos não havendo o registro dessa “linha do gelo” (Souza et al. 2005). Com isso, os efeitos dos ciclos glaciais são pouco documentados e conhecidos.

### **Diversificação na Mata Atlântica**

A Floresta Atlântica da América do Sul (Mata Atlântica ou MA, daqui por diante) é reconhecida como uma área extremamente rica em biodiversidade, porém ameaçada pela exploração e ocupação humana (Myers et al. 2000). Pelo menos



metade das espécies descritas para a MA não ocorrem em nenhum outro local senão neste bioma (Silva & Castelletti 2003). A heterogeneidade ambiental é marcante; há desde formações abertas como restingas e campos de altitude até florestas ombrófilas densas. O conhecimento acerca dos processos que conduziram a alta diversidade de espécies na MA tem se desenvolvido. Porém, ainda hoje, a descoberta de novas espécies de diferentes grupos de vertebrados é frequente (e.g., Dias et al. 2013, Pavan 2015, Graboski et al. 2015) e, por isso, fica claro que as poucas hipóteses disponíveis atualmente (veja abaixo) sugere que podemos ainda estar longe de compreender todos os processos responsáveis pela manutenção e geração dessa imensa biodiversidade (Turchetto-Zolet et al. 2013).

Para a Amazônia, Haffer (1969) hipotetizou que os ciclos glaciais teriam causado a fragmentação da floresta e, o isolamento de populações de espécies dependentes da floresta em áreas de maior estabilidade vegetacional, batizadas de 'refúgios'. Após o período frio, a floresta teria expandido e voltado à sua extensão original, e as populações isoladas teriam voltado a se encontrar, porém já diferenciadas geneticamente em espécies independentes. Esta hipótese também foi postulada para a MA (Carnaval & Moritz 2008), porém, diferentemente de sua versão original, foi aplicada em um contexto filogeográfico e não necessariamente envolve o surgimento de novas espécies, postulando que regiões climaticamente estáveis teriam permitido a persistência de linhagens (Bennet & Provan 2008), sustentando maior diversidade genética. A hipótese dos refúgios pleistocênicos da MA já foi testada por vários autores através do uso de dados genéticos coletados em escala populacional para diferentes organismos (e.g. Cabanne et al. 2007, Carnaval et al. 2009, Tonini et al. 2013, Amaral et al. 2013, Thomé et al. 2014). A história evolutiva dos organismos na MA nem sempre concorda com essa hipótese, porém ainda assim, esta se tornou a principal hipótese de explicação de diversificação para os padrões encontrados provavelmente devido à sua testabilidade e falseabilidade.

A hipótese dos refúgios foi postulada para a MA de forma geograficamente explícita através de paleomodelagem de nicho ecológico, estimando uma

distribuição fragmentada para a MA durante o UMG com áreas de 'refúgio' restritas ao norte e porção central da MA (Carnaval & Moritz 2008). Ainda de acordo com essa hipótese, as regiões florestadas climaticamente instáveis (fragmentadas durante o UMG) teriam sido colonizadas no Holoceno por linhagens provenientes das regiões climaticamente estáveis, i.e. refúgios (e.g., Cabanne et al. 2007, Grazziotin et al. 2006, Moraes-Barros et al. 2006, Carnaval et al. 2009, Fitzpatrick et al. 2009).

A estabilidade climática da porção norte e central da MA sugerida pelas projeções paleoclimáticas (Carnaval & Moritz 2008, Silveira et al. 2019) também é sustentada por paleoindicadores de regiões adjacentes (Dever et al. 1987, de Oliveira et al. 1999, Arz et al. 1998, Auler et al. 2004). Em áreas onde hoje se encontra o bioma Caatinga, foram detectadas evidências de períodos mais úmidos recorrentes (incluindo durante o UMG) (Dever et al. 1987, de Oliveira et al. 1999, Arz et al. 1998, Auler et al. 2004) sugerindo que a região norte e central da MA poderia ter sido não apenas estável, mas ainda mais extensa (Silveira et al. 2019). Congruentemente, os estudos filogeográficos corroboram a hipótese dos refúgios na medida em que os organismos apresentam maior diversidade nessas regiões do que ao sul da floresta (e.g. Moraes-Barros et al. 2006, Carnaval et al. 2009, Amaral et al. 2013) assim como sinal de expansão após UMG para o sul da mesma (Grazziotin et al. 2006, Fitzpatrick et al. 2009, Carnaval et al. 2009). Contudo, há outros estudos que não encontraram esse mesmo padrão, apontando inclusive para uma maior diversidade genética dos organismos ao sul da MA (Fitzpatrick et al. 2009, Thomé et al. 2010, Thomé et al. 2014, Santos et al. 2018).

Alguns estudos baseados em pólen fóssil corroboram a fragmentação do sul da MA, apontando a invasão por gramíneas entre 18 e 48 mil anos atrás (Behling & Lichte 1997, Behling 2002). Isótopos de carbono em matéria orgânica do solo também indicaram a predominância de condições mais secas durante o Pleistoceno tardio até o meio do Holoceno para a região de Botucatu, Anhembi e Jaguariúna no estado de São Paulo (Gouveia et al. 2002). Contudo, nas regiões costeiras dos estados de São Paulo à Santa Catarina as paleoevidências baseadas em pólen

(Ledru et al. 2009) não detectaram mudanças vegetacionais expressivas, assim como isótopos de carbono (Saia et al. 2008, Pessenda et al. 2009) e espeleotemas (Cruz et al. 2007, 2006) suportam a persistência de umidade. Os estudos baseados em espeleotemas das cavernas de Botuverá e Santana, por exemplo, localizadas na área fronteira entre São Paulo e Paraná, indicam que houve períodos intensos de chuva entre 70 e 17 mil anos atrás (Cruz et al. 2007, 2006). Aparentemente o sul da MA durante o UMG apresentou um mosaico de formações com maior ou menor influência de umidade e isso pode ter impactado de maneira diferencial os organismos que habitaram essa porção da MA.

Mais recentemente, Leite et al. (2016) propuseram uma nova hipótese de diversificação relacionada com a dinâmica da floresta associada aos ciclos glaciais, onde o UMG não teria sido marcado pela fragmentação da floresta mas sim a sua expansão. Esta expansão teria se dado sobre a plataforma continental brasileira, então exposta, o que levou a batizar a hipótese de 'Mata Atlantis' em alusão ao continente mitológico de Atlântida. A plataforma teria sido exposta devido à retenção de água sob a forma de gelo nos glaciares, ocasionando a regressão marinha nos períodos glaciais, ao passo que as transgressões marítimas decorrentes da elevação do nível do mar teriam se sucedido apenas nos períodos interglaciais. No UMG, o nível do mar estaria em torno de -134m (Lamberck et al. 2014) em relação ao atual, e o nível atual teria se estabelecido há cerca de 6.500-8.000 anos, período de início de um clima mais quente e úmido conhecido como Holoceno (Souza et al. 2005). A hipótese foi severamente criticada principalmente por ser pouco testável (Amaral et al. 2016) apesar de sua proposta inovadora de avaliar o papel da plataforma continental na distribuição passada de organismos da MA.

Há ainda, modelos de diversificação para a MA que não estão relacionados à dinâmica florestal e climática. Serras, falhas tectônicas e rios têm sido elencados como barreiras ao fluxo gênico de populações na MA. Porém, a depender da idade da barreira, essa diversificação pode ser mais recente, como é o caso da atividade neotectônica de falhas geológicas presentes no território brasileiro e que foram evocadas para explicar divergências populacionais em organismos como abelhas

(Batalha-Filho et al. 2010), sapos (Thomé et al. 2014) e vespas (Menezes et al. 2017). O Rio Doce, por exemplo, é a suposta barreira encontrada por várias linhas de estudo na MA para explicar quebras filogeográficas (Pellegrino et al. 2005, Cabanne et al. 2007, Lara-Ruiz et al. 2008, Brunet et al. 2010, Colombi et al. 2010, Resende et al. 2010) e padrões de endemismos (Costa et al. 2000, Silva et al. 2004, Sigrist & Carvalho 2008). Porém, o tempo de divergência varia entre os táxons e nem sempre as distribuições coincidem exatamente com o rio, mas aproximadamente com a área em que ele está situado (ver discussão em Thomé et al. 2014). É cada vez mais consensual que muitos processos sejam responsáveis pelos padrões da diversidade recente na MA. Dada sua vasta extensão latitudinal, a MA não está sujeita aos mesmos processos de maneira uniforme (e.g. Carnaval et al. 2014, Ledru et al. 2016). Além disso, a sua complexidade topográfica é variável e fatalmente também promove mecanismos diversificadores associados. Estes fatores explicam porque os estudos realizados até hoje não suportam um modelo único de diversificação para este bioma (ver Silva et al. 2012).

Não bastassem as peculiaridades históricas da MA, a história evolutiva dos anfíbios lá distribuídos se revela de especial interesse dada a grande concentração de espécies. A MA é uma das formações vegetacionais do mundo que mais concentram espécies de anfíbios anuros – são pelo menos 529 espécies (Haddad et al. 2013), dentre as mais de 1.000 conhecidas para o Brasil (Segalla et al. 2016). Além da alta riqueza de espécies, também é alta a diversidade de modos reprodutivos existentes (Haddad & Prado 2005). Isso significa que as espécies apresentam alta heterogeneidade quanto ao local onde depositam ovos, tamanho de suas desovas, frequência de reprodução durante o ano, entre outros aspectos. Alguns destes modos reprodutivos são exclusivos de espécies que vivem nesse bioma (Haddad & Prado 2005).

Os organismos de estudo dos dois capítulos aqui desenvolvidos pertencem ao grupo das pererecas de crânio hiperossificado (*casque-headed*) da Família Hylidae, Tribo Lophyohylini (Figura 1), e ocorrem desde a Argentina até o México. A Família Hylidae é uma das mais representativas de Anura com mais de 700

espécies (Frost 2019). A tribo dos anuros de crânio hiperossificado, Lophyohylini, tem uma distribuição tropical e subtropical na América do Sul (Faivovich et al. 2005, Frost 2019, Duellman et al. 2016). Doze gêneros compõem Lophyohylini, entre eles *Aparasphenodon* Miranda-Ribeiro, 1920, *Argenteohyla* Trueb, 1970, *Corythomantis* Boulenger, 1896, *Osteocephalus* Steindachner, 1862, *Osteopilus* Fitzinger, 1843, *Phyllodytes* Wagler, 1830, *Tepuihyla* Ayarzagüena, Señaris, and Gorzula, 1993 e *Trachycephalus* Tschudi, 1838. Em Lophyohylini ocorrem mais de 80 espécies que, de uma forma geral, apresentam comportamento críptico, reprodução explosiva (dependente de fortes chuvas sazonais) e associação com fitotelmatas (corpos d'água em plantas).

### Diversificação na MA: *Aparasphenodon* como modelo

*Aparasphenodon* Miranda-Ribeiro, 1920 é um gênero composto por cinco espécies endêmicas da América do Sul encontradas nos domínios da MA e Amazônia sendo a maioria de distribuição restrita, com exceção de *A. brunoi* (Neto & Teixeira Jr 2012, Assis et al. 2013). Apenas *A. brunoi* foi incluído nas revisões filogenéticas que incluíram a família Hylidae, cabendo destacar o desconhecimento acerca das relações interespecíficas do gênero (Figura 1) (e.g. Faivovich et al. 2005, Wiens et al. 2010, Pyron & Wiens 2011, Duellman et al. 2016, Jetz & Pyron 2018).

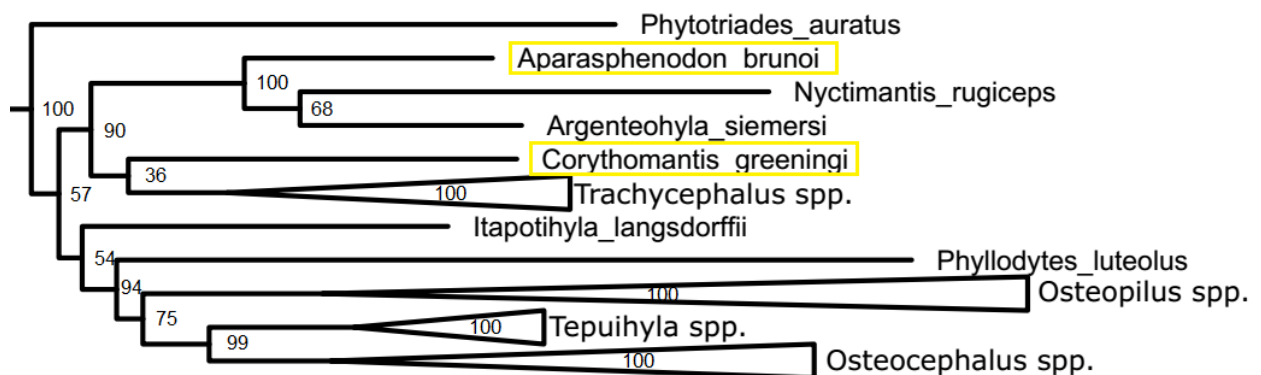


Figura 1. Trecho da árvore filogenética obtida por Jetz & Pyron (2018) destacando os integrantes da Tribo Lophyohylini. Em amarelo destacamos os gêneros *Aparasphenodon* e *Corythomantis* representados cada um por uma única espécie.

*Aparasphenodon brunoï* Miranda-Ribeiro 1920 foi descrita tendo como holótipo um exemplar coletado no Rio de Janeiro. Quase cem anos depois a distribuição conhecida de *A. brunoï* abrange uma faixa de mais de 1.200 km de extensão norte-sul na MA (Figura 2), habitando pelo menos três diferentes fitofisionomias ao longo da zona costeira: restinga (exemplo, em Maricá-RJ, Wogel et al. 2006), floresta semidecídua (exemplo, em Marliéria-MG, Feio et al. 1999) e floresta ombrófila (exemplo, em Sooretama-ES, Klippel et al. 2015). O ponto de ocorrência mais continental conhecido da espécie fica a pouco menos que 250 km da costa, em Marliéria (MG), no Parque Estadual do Rio Doce (Feio et al. 1999). As demais localidades estão situadas em proximidades ainda maiores da costa. A espécie é considerada vulnerável no estado de Minas Gerais, mas não nas listas vermelhas dos demais estados. No entanto, as populações conhecidas para o estado de São Paulo (Ubatuba e Caraguatatuba) talvez estejam em declínio desde a década de 80 (Sazima & Cardoso 1980). Sua reprodução é do tipo explosiva, ocorrendo na estação chuvosa (Teixeira et al. 2002) em poças temporárias (Wogel et al. 2006). Devido a distribuição restrita de *A. brunoï* às terras baixas e costeiras da MA, identificamos esta espécie como um bom modelo para avaliar a nível regional se o seu padrão filogeográfico poderia ser explicado por alguma das hipóteses de diversificação propostas para a MA ou por alguma combinação entre elas (Carnaval & Moritz 2008, Carnaval et al. 2009, Thomé et al. 2014, Leite et al. 2016).

*Aparasphenodon arapapa*, por sua vez, distribuiu-se pela porção central e sul da MA do estado da Bahia em uma faixa de aproximadamente 130 km (Figura 2). A espécie não consta na lista da União Internacional para Conservação da Natureza (IUCN, em inglês) nem em listas de espécies ameaçadas, mas dada a sua ocorrência restrita, modo reprodutivo extremamente especializado e desmatamento das florestas sul-bahianas, é possível que esteja sob algum grau de ameaça. Sua reprodução é do tipo prologada, usando bromélias como sítio reprodutivo e de desenvolvimento de suas larvas, apresentando inclusive cuidado parental (Lourenço-de-Moraes et al. 2013, Lantyer-Silva et al. 2014).

O interesse em estudar as espécies *Aparasphenodon brunoi* Miranda-Ribeiro, 1920 e *Aparasphenodon arapapa* Pimenta, Napoli & Haddad, 2009, no primeiro capítulo, deveu-se ao fato de tratarem-se de espécies endêmicas da MA brasileira (Neto & Teixeira Jr 2012), que apresentam padrão e modo reprodutivo contrastantes entre si, distribuição restrita à uma porção determinada da MA e ocorrência parcialmente sobreposta, o que poderia fornecer pistas sobre o efeito da reprodução sobre a distribuição da diversidade genética intraespecífica. Sendo assim, de acordo com o projeto inicial, os objetivos do Capítulo 1 eram: (i) explorar a filogeografia de *A. brunoi* e (ii) comparar o padrão de distribuição da diversidade e endogamia de *A. brunoi* e *A. arapapa* na área de co-ocorrência. Com o desenvolvimento do projeto e a parceria no estudo em larga escala da Tribo Lophyohylini (Blotto et al., in prep), identificamos uma terceira espécie de *Aparasphenodon* com ocorrência na Bahia. Aqui a chamamos de *A. aff. brunoi* e apresenta distribuição simpátrica com *A. arapapa*. Observações de campo para *A. aff. brunoi* revelaram que esta espécie apresenta o mesmo padrão reprodutivo de *A. brunoi*, do tipo explosivo e com oviposição em poças temporárias (Gabriel Novaes-e-Fagundes, comunicação pessoal). Dessa forma, no Capítulo 1, mantivemos a avaliação do papel dos principais eventos históricos associados à dinâmica espacial da MA na diversificação de *A. brunoi* e comparamos os padrões de diversidade e endogamia não mais entre *A. brunoi* e *A. arapapa* mas entre as espécies *A. arapapa* e *A. aff. brunoi* que co-ocorrem na região entre Maraú e Una no estado da Bahia.

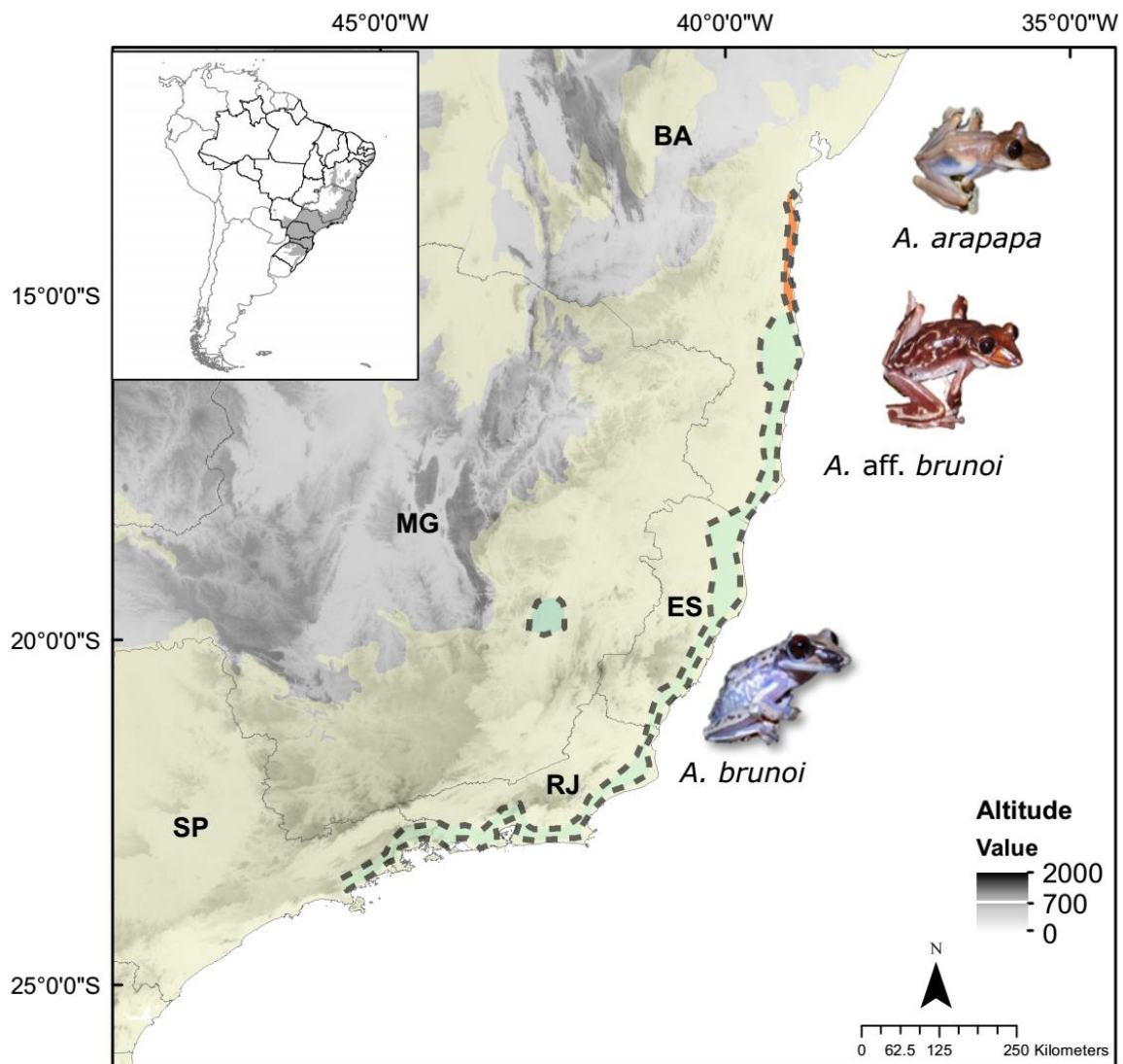


Figura 2. Polígonos de ocorrência das espécies *A. arapapa* + *A. aff. brunoi* (em rosa) e *Aparasphenodon brunoi* (em verde). O bioma Mata Atlântica é destacado em amarelo.

### Diversificação na Caatinga

A MA faz fronteira com a Caatinga que, por sua vez, é o único bioma totalmente inserido no Brasil. A Caatinga é caracterizada por apresentar baixos índices pluviométricos e clima quente e seco, sendo considerada uma das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (Prado & Gibbs 1993). Ainda são pouco



compreendidas e controversas sua origem e distribuição passada. Segundo a hipótese de Prado & Gibbs (1993), a Caatinga teria feito parte do Arco Pleistocênico que representaria uma área de expansão dos ecossistemas abertos e secos no UMG, coincidindo com o mesmo período de ocorrência dos refúgios das florestas úmidas. Outros autores propuseram que a origem da vegetação tolerante à seca da Caatinga seria derivada de elementos de uma expansão Amazônica misturada à elementos de uma co-expansão do bioma Cerrado (Pennington et al. 2000). Apesar de ambas hipóteses encontrarem suporte em outros estudos (e.g. Collevatti et al. 2013, Vitorino et al. 2016) ainda é controversa a origem e dinâmica histórica das florestas tropicais sazonalmente secas (SDTFs em inglês) e, por conseguinte, da Caatinga. De modo contrário, Werneck et al. (2011) sugerem que as SDTFs estariam ainda mais disjuntas, com o núcleo da Caatinga estável, no UMG.

A atenção dispensada aos elementos bióticos da Caatinga ainda é esparsa e recente. Com isso, o entendimento sobre os processos de diversificação ocorridos se encontra em estágios iniciais (Carnaval 2002, Caetano et al. 2008, Werneck et al. 2012, Upham & Patterson 2012, Magalhães et al. 2014, Werneck et al. 2015, Thomé et al. 2016, Thomé & Carstens 2016, Gehara et al. 2017). Estudos filogeográficos já realizados na região da Caatinga revelaram sinal de expansão populacional recente em várias espécies da herpetofauna regional (Carnaval & Bates 2007, Thomé et al. 2016, Gehara et al. 2017). Por outro lado, para outros organismos, como as abelhas *Partamona rustica* e *P. seridoenses* não foram detectadas flutuações populacionais (Miranda et al. 2016, Miranda et al. 2017). Enquanto que para a aranha *Sicarius cariri*, se detectou redução do seu tamanho populacional (Magalhães et al. 2014).

Como elementos promotores de diversificação na Caatinga tem se destacado o papel do Rio São Francisco (e.g. Nascimento et al. 2013) e das invasões de áreas úmidas (Thomé et al. 2016, Magalhães et al. 2014). Contudo, o Rio São Francisco tem sido motivo de controvérsia quanto ao seu papel de barreira geográfica. De um lado a relação filogenética (Rodrigues 1996, 2003, Passoni et al. 2008) e filogeográfica (Nascimento et al. 2013, Werneck et al. 2015) de alguns

organismos sustenta o papel do rio como elemento diversificador. Por outro lado, estudos com organismos amplamente distribuídos indicam que o rio não atuou como barreira (e.g. Caetano et al. 2008, Recoder et al. 2014). Paleoindicadores como polens fósseis (de Oliveira et al. 1999, Behling et al. 2000), espeleotemas (Auler & Smart 2001, Auler et al. 2004, Wang et al. 2004) e isótopos de oxigênio e carbono (Arz et al. 1998, Dever et al. 1987) sustentam a hipótese de que intensos períodos de pluviosidade recorrentes na porção central da Caatinga promoveram um corredor de floresta cruzando a Bahia próximo à região da Chapada Diamantina. Esse corredor teria se formado sucessivas vezes e possivelmente teria conectado a biota da Mata Atlântica e Amazônia através da Caatinga (Costa 2003, Batalha-Filho et al. 2013, Thomé et al. 2016, Prates et al. 2017, Dal Vechio et al. 2018).

### **A diversificação de *Corythomantis* na Caatinga: O modelo complementar**

O gênero *Corythomantis* Boulenger, 1896 abriga as espécies *C. greeningi* Boulenger, 1896 e *C. galeata* Pombal, Menezes, Fontes, Nunes, Rocha & Van Sluys, 2012. *Corythomantis greeningi* é uma espécie que ocorre em áreas xéricas da Caatinga ou pouco úmidas do Cerrado e Mata Atlântica (em ecótonos) (Godinho et al. 2013) podendo habitar microambientes disponíveis em bromélias, rochas e buracos em árvores (Jared et al. 1999, Godinho et al. 2013). Sua área de distribuição geográfica abrange os estados brasileiros da Bahia, Alagoas, Piauí, Maranhão, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Minas Gerais e Goiás (ocorrência na fronteira com o estado da Bahia) (Figura 3). Apresenta reprodução explosiva – apenas durante a estação chuvosa – em poças temporárias (Jared et al. 1999). O status de conservação dessa espécie é considerado pela IUCN como pouco preocupante, porém precisa ser atualizado (Borges-Nojosa & Skuk 2004). *Corythomantis galeata*, a segunda espécie do gênero, foi descrita com base no distinto padrão de faixas dorsais e coloração externa e morfologia do crânio de espécimes coletados na região da Chapada Diamantina (BA), no município de Morro do Chapéu (Pombal et al. 2012).

As hipóteses dos refúgios das florestas úmidas nos períodos glaciais (Haffer 1969, Vanzolini & Williams 1970, Carnaval & Moritz 2008) e das florestas secas nos

períodos interglaciais (Prado & Gibbs 1993, Pennington et al. 2000, Mayle 2004) apresentam-se como complementares na reconstrução da dinâmica histórica dos biomas do continente sul-americano (Vanzolini & Williams 1970). Sendo assim, sugerem a ocorrência de um cenário pretérito aproximadamente sincrônico de expansão e contração da distribuição de florestas secas e úmidas como um efeito das mudanças climáticas no Pleistoceno (Vanzolini & Williams 1970, Prado & Gibbs 1993, Carnaval & Moritz 2008). Porém, essa hipótese de sincronidade não foi formalmente testada até então. Para preencher essa lacuna, buscamos organismos filogeneticamente próximos e com história natural semelhante afim de permitir tal comparação.

Dado que *C. greeningi* e *A. brunoi* são espécies distribuídas em biomas adjacentes com perfil climático e vegetacional distintos, no Capítulo 2, investigamos a demografia histórica de *Corythomantis greeningi* e a comparamos à de *A. brunoi* apresentada no primeiro capítulo. A espécie *C. greeninigi*, além de ser filogeneticamente próxima à *A. brunoi*, tem o mesmo padrão e modo reprodutivo. Desta forma, a biologia reprodutiva e relação filogenética de ambas favorece a comparação da sincronidade temporal de suas respostas demográficas.

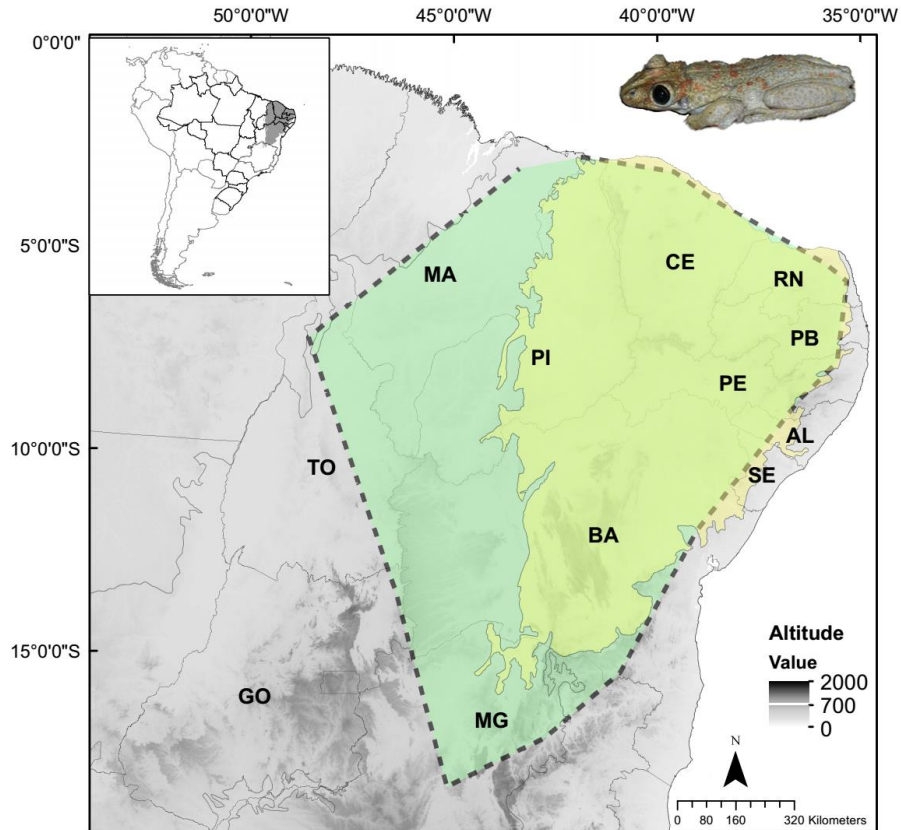


Figura 3. Polígono de ocorrência de *Corythomantis greeningi* em verde. O bioma Caatinga é destacado em amarelo.

## REFERÊNCIAS

- Amaral FRd, Edwards SV, Pie MR, Jennings WB, Svensson-Coelho M, d’Horta FM, Schmitt JC & Maldonado-Coelho M. 2016. The “Atlantis Forest hypothesis” does not explain Atlantic Forest phylogeography. *PNAS* 113: E2097–E2098.
- Amaral FR, Albers PK, Edwards SV & Miyaki CY. 2013. Multilocus tests of Pleistocene refugia and ancient divergence in a pair of Atlantic Forest antbirds (*Myrmeciza*). *Mol Ecol.* 22: 3996–4013.
- Assis CL, Santana DJ, Silva FA da, Quintela FM & Feio RN. 2013. A new and possibly critically endangered species of casque-headed tree frog *Aparasphenodon* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura, Hylidae) from southeastern Brazil. *Zootaxa* 3716 (4):583- 591.
- Arz HW, Patzold J & Wefer G. 1998. Correlated millennial-scale changes in surface hydrography and terrigenous sediment yield inferred from Last Glacial marine deposits off northeastern Brazil. *Quatern Res.* 50, 157–166.
- Auler AS, Wang X, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL, et al. 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *J Quat Sci.* 19: 693–701.

- Auler AS & Smart PL. 2001. Late Quaternary paleoclimate in semi-arid northeastern Brazil from U-series dating of travertine and water table speleothems. *Quarter Res.* 55, 159–167.
- Batalha-Filho H, Waldschmidt AM, Campos LAO, Tavares MG & Fernandes-Salomão TM. 2010. Phylogeography and historical demography of the Neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie.* 41: 534-547.
- Batalha-Filho H, Fjeldsa J, Fabre P & Miyaki CM. 2013. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. *J Ornithol.* 154: 41–50.
- Behling H, Arz HW, Patzold J & Wefer G. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Sci Rev.* 19: 981-994.
- Behling H & Lichte M. 1997. Evidence of dry and cold climatic conditions at glacial times in tropical southeastern Brazil. *Quatern Res.* 48:348–358.
- Behling H. 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 177:19–27.
- Bennett KD & Provan J. 2008. What do we mean by 'refugia'? *Quat Sci Rev.* 27: 2449–2455.
- Borges-Nojosa D & Skuk G. 2004. *Corythomantis greeningi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T55303A11286222.
- Brito, P.H. 2005. The influence of Pleistocene glacial refugia on tawny owl genetic diversity and phylogeography in western Europe. *Mol Ecol.* 14: 3077–3094.
- Brown JH & Lomolino MV. 2006. *Biogeografia*. 2ed. Funpec Editora. 691p.
- Brown JH. 2014. Why are there so many species in the tropics?. *J Biogeogr.* 41(1): 8-22.
- Brunes TO, Sequeira F, Haddad CFB & Alexandrino J. 2010. Gene and species trees of a Neotropical group of treefrogs: genetic diversification in the Brazilian Atlantic Forest and the origin of a polyploid species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57, 1120–1133.
- Cabanne GS, Santos FR & Miyaki CY. 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biol J Linn Soc.* 91: 73–84.
- Caetano S, Prado D, Pennington RT, Beck S, Oliveira-Filho A, Spichiger R & Naciri Y. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: Inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Mol Ecol.* 17: 3147–3159.
- Carnaval ACOQ. 2002. Phylogeography of four frog species in forest fragments of northeastern Brazil — a preliminary study. *Intergr Comp Biol.* 42:913–921.
- Carnaval AC & Moritz C. 2008. Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *J Biogeog.* 35: 1187–1201.
- Carnaval AC, Hieckerson MJ, Haddad CFB, Rodrigues MT & Moritz C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science.* 323: 785–789.

- Carnaval AC, Waltari E, Rodrigues MT, Rosauer DF, VanDerWal J, Damasceno R et al. 2014. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proc R Soc B Biol Sci.* 281:1461.
- Carnaval ACOQ & Bates JM. 2007. Amphibian DNA shows marked genetic structure and tracks Pleistocene climate change in northeastern Brazil. *Evolution.* 61: 2942 – 2957.
- Collevatti RG, Terribile LC, Oliveira G, Lima-Ribeiro MS, Nabout JC, Rangel TF & Diniz-Filho JA. 2013. Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry forests. *J Biogeogr.* 40: 345-358.
- Colombi VH, Lopes SR & Fagundes V. 2010. Testing the Rio Doce as a riverine barrier in shaping the Atlantic rainforest population divergence in the rodent *Akodon cursor*. *Genet Mol Biol.* 33(4): 785-789.
- Costa LP. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *J Biogeogr.* 30:71–86.
- Cruz FWJ, Burns SJ, Karmann I, Sharp WD, Vuille M & Ferrari JA. 2006. A stalagmite record of changes in atmospheric circulation and soil processes in the Brazilian subtropics during the Late Pleistocene. *Quatern Sci Rev.* 25: 2749–2761.
- Cruz Jr FW, Burns SJ, Jercinovic M, Karmann I, Sharp WD & Vuille M. 2007. Evidence of rainfall variations in Southern Brazil from trace element ratios (Mg/Ca and Sr/Ca) in a Late Pleistocene stalagmite. *Geochim Cosmochim Acta.* 71: 2250–2263.
- Dal Vechio F, Prates I, Graziotin FG, Zaher H & Rodrigues MT. 2018. Phylogeography and historical demography of the arboreal pit viper *Bothrops bilineatus* (Serpentes, Crotalinae) reveal multiple connections between Amazonian and Atlantic rain forests. *J Biogeogr.* 45: 2415– 2426.
- Darwin C. 1875. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life.* 6 ed. Nova York, Appleton.
- de Oliveira PE, Barreto AMF & Suguio K. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco river. *Palaeogeogr Palaeoclimatol.* 152, 319–337.
- Deffontaine V, Libois R, Kotlik P, Sommer R, Nieberding C, Searle JB & Michaux JR. 2005. Beyond the Mediterranean peninsulas: European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Mol Ecol.* 14: 1727–1739.
- Dever L, Fontes JC, Riche G. 1987. Isotopic approach to calcite dissolution and precipitation in soils under semi-arid conditions. *Chem Geol.* 66: 307–314.
- Dias IR, Medeiros TT, Vila-Nova MF & Solé M. 2014. Amphibians of Serra Bonita, southern Bahia: a new hotpoint within Brazil's Atlantic Forest hotspot. *ZooKeys* 449: 105–130.
- Duellman WE, Marion AB & Hedges SB. 2016. Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). *Zootaxa.* 4104: 1–109.
- Faivovich J, Haddad CFB, Garcia PCA, Frost DR, Campbell JA & Wheeler WC. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to

- Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *B Am Mus Nat Hist.* 294:1–240.
- Feio RN, Santos PS & Caramaschi U. 1999. New records of amphibians from Parque Estadual do Rio Doce, State of Minas Gerais, Brazil. *Herpetological Review.* 30(1): 57.
- Fitzpatrick SW, Brasileiro CA, Haddad CFB & Zamudio KR. 2009. Geographical variation in genetic structure of an Atlantic Coastal Forest frog reveals regional differences in habitat stability. *Mol. Ecol.* 18, 2877–2896.
- Frost DR. 2019. Amphibian Species of the World: An Online Reference. American Museum of Natural History. Disponível em: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>.
- Gehara M, Garda AA, Werneck FP, et al. 2017. Estimating synchronous demographic changes across populations using hABC and its application for a herpetological community from northeastern Brazil. *Mol Ecol.* 26:4756–4771.
- Godinho LB, Moura MR, Feio RN. 2013. New records and geographic distribution of *Corythomantis greeningi* Boulenger, 1896 (Amphibia: Hylidae). *Check List* 9(1):148-150.
- Gouveia SEM, Pessenda LCR, Aravena R, Boulet R, Scheel-Ybert R, Bendassoli JA, Ribeiro AS & Freitas HA. 2002. Carbon isotopes in charcoal and soils in studies of paleovegetation and climate changes during the late Pleistocene and Holocene in the southeast and centerwest regions of Brazil. *Global Planet Change.* 33: 95–106.
- Graboski R, Filho GAP, Silva AAA, Prudente ALC & Zahes H. 2015. A new species of *Amerotyphlops* from Northeastern Brazil, with comments on distribution of related species. *Zootaxa.* 3920(3): 443–452.
- Grazziotin FG, Monzel M, Echeverrigaray S, Bonatto SL. 2006. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic forest. *Mol Ecol.* 15, 3969–3982.
- Haddad CFB, Prado CPA. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience.* 55 (3): 207.
- Haddad CFB, Toledo LF, Prado CPA, Loebmann D, Gasparini JL & Sazima I. 2013. Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia. Anolis, São Paulo.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science.* 165: 131-137.
- Hewitt GM. 1999. Post-glacial recolonization of European biota. *Biol J Linn Soc.* 68: 87–112.
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature.* 405: 907–913.
- Holt BG, Lessard JP, Borregaard MK, Fritz SA, Araújo MB, et al. 2013. An update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. *Science* 339: 74-78.
- Jared C, Antoniazzi MM, Katchburian E, Toledo RC & Freymüller E. 1999. Some aspects of the natural history of the casque-headed tree frog *Corythomantis greeningi* Boulenger (Hylidae). *Annales de Sciences Naturelles* 3: 105-115.

- Jetz W & Pyron RA. 2018. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature Ecology & Evolution* 2(5): 850–858.
- Klippel AH, Oliveira PV, Britto KB, Freire BF, Moreno MR, et al. 2015. Using DNA barcodes to identify road-killed animals in two atlantic forest nature reserves, Brazil. *PLoS ONE*. 10(8): e0134877.
- Knopp T & Merilä J. 2009. The postglacial recolonization of Northern Europe by *Rana arvalis* as revealed by microsatellite and mitochondrial DNA analyses. *Heredity* 102: 174–181.
- Lambeck K, Rouby H, Purcell A, Sun Y & Sambridge M. 2014. Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene. *PNAS*. 111(43): 15296–15303.
- Lantyer-Silva ASF, Sole M & Zina J. 2014. Reproductive biology of a bromeligenous frog endemic to the Atlantic Forest: *Aparasphenodon arapapa* Pimenta, Napoli and Haddad, 2009 (Anura: Hylidae). *An Acad Bras Ciênc*. 86(2): 867–880.
- Lara-Ruiz P, Chiarello AG & Santos FR. 2008. Extreme population divergence and conservation implications for the rare endangered Atlantic Forest sloth, *Bradypus torquatus* (Pilosa: Bradypodidae). *Biol Conserv*. 141: 1332–1342.
- Ledru MP, Mourguiart P & Riccomini C. 2009. Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic rainforest since the last interglacial. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 271: 140–152.
- Ledru MP, Montade V, Blanchard G & Hely C. 2016. Long-term Spatial Changes in the Distribution of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 48(2): 159–169.
- Leite YLR, Costa LP, Loss AC, Rocha RG, Batalha-Filho H, Bastos AC, Quaresma VS, Fagundes V, Paresque R, Passamani M & Pardini R. 2016. Neotropical forest expansion during last glacial period challenges refuge hypothesis. *PNAS* 113 (4): 1008–1013.
- Lourenço-de-Moraes R, Lantyer-Silva ASF, Toledo LF & Solé M. 2013. Tadpole, Oophagy, Advertisement Call, and Geographic Distribution of *Aparasphenodon arapapa* Pimenta, Napoli and Haddad, 2009 (Anura, Hylidae). *J Herpetol* 47(4): 575–579.
- Magalhaes ILF, Oliveira U, Santos FR, Vidigal THDA, Brescovit AD & Santos AJ. 2014. Strong spatial structure, Pliocene diversification and cryptic diversity in the Neotropical dry forest spider *Sicarius cariri*. *Mol Ecol*. 23(21): 5323–5336.
- Mayle FE. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *J Quat Sci* 19(7): 713–720.
- Menezes RST, Brasy SG, Carvalho AF, Del Lama MA & Costa MA. 2017. The roles of barriers, refugia, and chromosomal clines underlying diversification in Atlantic Forest social wasps. *Sci Rep*. 7: 7689.
- Miranda EA, Ferreira KM, Carvalho AT, Martins CF, Fernandes CR & Del Lama MA. 2017. Pleistocene climate changes shaped the population structure of *Partamona seridoensis* (Apidae, Meliponini), an endemic stingless bee from the Neotropical dry forest. *PLoS ONE* 12(4): e0175725.
- Miranda EA, Batalha-Filho H, Congrains C, Carvalho AF, Ferreira KM & Del Lama MA. 2016. Phylogeography of *Partamona rustica* (Hymenoptera, Apidae), an



- Endemic Stingless Bee from the Neotropical Dry Forest Diagonal. PLoS ONE 11(10): e0164441.
- Moraes-Barros N, Silva JAB, Miyaki CY & Morgante JS. 2006. Comparative phylogeography of the Atlantic forest endemic sloth (*Bradypus torquatus*) and the widespread three-toed sloth (*Bradypus variegatus*) (Bradypodidae, Xenarthra). *Genetica*, 126, 189–198.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspot for conservation priorities. *Nature*. 403: 853-858.
- Nascimento FF, Lazar A, Menezes AN, Durans AdM, Moreira JC, et al. 2013. The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the miocene/pliocene using an ancient rodent lineage as a model. PLoS ONE 8(4): e61924.
- Neto AM & Teixeira Jr. M. 2012. Checklist of the genus *Aparasphenodon* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura: Hylidae): Distribution extension map, and new record from São Paulo state, Brazil. *Checklist* 8(6):1303-1307.
- Pavan SE. 2015. A New Species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Am Mus Novit*. 3832: 1-15.
- Passoni JC, Benozzati ML & Rodrigues MT. 2008. Phylogeny, species limits, and biogeography of the Brazilian lizards of the genus *Eurolophosaurus* (Squamata: Tropicuridae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol*. 46:403–14.
- Pellegrino KCM, Rodrigues MT, Waite AN, Morando M, Yassuda YY, Sites JW. 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwinii* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic forest. *Biol J Linn Soc*. 85: 13–26.
- Pennington RT, Prado DE & Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. Biog.*, vol. 27, no. 2, p. 261-273.
- Pessenda LCR, Oliveira PE, Mofatto M, Medeiro VB, Garcia RJF, Aravena R, Bendassoli JA, Leite AZ, Saad AR & Etchebehere ML. 2009. The evolution of a tropical rainforest/grassland mosaic in southeastern Brazil since 28,000 14C yr BP based on carbon isotopes and pollen records. *Quatern Res*: 71, 437–452.
- Pombal Jr JP, Menezes VA, Fontes AF, Nunes I, Rocha CFD da & Van Sluys M. 2012. A second species of the casque-headed frog genus *Corythomantis* (Anura: Hylidae) from northeastern Brazil, the distribution of *C. greeningi*, and comments on the genus. *Boletim do Museu Nacional. Nova Serie, Zoologia*. Rio de Janeiro 530: 1–14.
- Prado DE & Gibbs PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Ann Miss Bot Gard*. 80(4):902–927.
- Prates I, Melo-Sampaio PR, Drummond L de O, Teixeira Jr M, Rodrigues MT & Carnaval AC. 2017. Biogeographic links between southern Atlantic Forest and western South America: Rediscovery, re-description, and phylogenetic relationships of two rare montane anole lizards from Brazil. *Mol Phylogenet Evol*. 113: 49–58.
- Pyron AR & Wiens JJ. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Mol Phyl. Evol*. 61: 543–583.

- Recoder R, Werneck FP, Teixeira Jr M, Colli GR, Sites Jr JW & Rodrigues MT. 2014. Geographic variation and systematic review of the lizard genus *Vanzosaura* (Squamata, Gymnophthalmidae), with the description of a new species. *Zool J Linn Soc-Lond.* 171:206–25.
- Resende HC, Yotoko KSC, Delabie JHC et al. 2010. Pliocene and Pleistocene events shaping the genetic diversity within the central corridor of the Brazilian Atlantic Forest. *Biol J Linn Soc.* 101: 949–960.
- Rodrigues MT. 1996. Lizards, snakes, and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *J Herpetol.* 1996;30(4):513–23.
- Rodrigues MT. Herpetofauna da Caatinga. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC, (eds) 2003. *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Recife: Editora Universitária da UFPE. p. 181–236
- Saia SEMG, Pessenda LCR, Gouveia SEM, Aravena R & Bendassolli JAB. 2008. Last glacial vegetation changes in the Atlantic Forest, southeastern Brazil. *Quatern Int.* 184: 195–201.
- Santos BF, Scherrer MV & Loss AC. 2018. Neither barriers nor refugia explain genetic structure in a major biogeographic break: phylogeography of praying mantises in the Brazilian Atlantic Forest. *Mitochondrial DNA A* 29(8): 1284-1292
- Sazima I & Cardoso AJ. 1980. Notas sobre a distribuição de *Corythomantis greeningi* Boulenger, 1896 e *Aparasphenodon bruno*i Miranda-Ribeiro, 1920 (Amphibia, Hylidae). *Iheringia Ser Zool.* 55:3-7.
- Segalla MV, Caramaschi U, Cruz CAG, Grant T, et al. 2016. Brazilian Amphibians: List of Species. *Herpetologia Brasileira* 5(2): 34-46.
- Sigrist MS & Carvalho CJB. 2008. Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE): the Neotropical region and the Atlantic Forest. *Biota Neotrop.* 8(4):33-42.
- Silva JMC, Sousa MC & Castelletti CHM. 2004. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecol Biogeogr.* 13: 85–92.
- Silva JMC da & Castelletti CHM. 2003. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: Galindo-Leal, C., Câmara, I.G. (Eds.). *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. CABS and Island Press, Washington, pp. 43–59.
- Silva SM, Moraes-Barros N, Ribas CC, Ferrand N & Morgante JS. 2012. Divide to conquer: a complex pattern of biodiversity depicted by vertebrate components in the Brazilian Atlantic Forest. *Biol J Linn Soc.* 107:39–55.
- Silveira MHB, Mascarenhas R, Cardoso D & Batalha-Filho H. 2019. Pleistocene climatic instability drove the historical distribution of forest islands in the northeastern Brazilian Atlantic Forest. *Palaeogeogr Palaeocl.* 527: 67–76.
- Sommer RS & Zachos FE. 2009. Fossil evidence and phylogeography of temperate species: ‘glacial refugia’ and post-glacial recolonization. *J Biogeogr.* 36: 2013-2020.
- Souza CRG, Suguio K, Oliveira MAS & Oliveira P (eds). 2005. *Quaternário do Brasil*. Ribeirão Preto, Holos. 382 p.
- Teixeira RL, Schneider JAP & Almeida GI. 2002. The occurrence of amphibians in bromeliads from a southeastern Brazilian restinga habitat, with special

- reference to *Aparasphenodon brunoi* (Anura, Hylidae). Rev Bras Biol. 62 (2): 263–8.
- Thomé MTC, Zamudio KR, Giovanelli JGR, Haddad CFB, Baldissera Jr FA & Alexandrino J. 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. Mol Phylogenet Evol. 55:1018–1031.
- Thomé MTC, Zamudio KR, Haddad CFB, Alexandrino J. 2014. Barriers, rather than refugia, underlie the origin of the diversity in toads endemic to the Brazilian Atlantic Forest. Mol Ecol. 23: 6152–6164.
- Thomé MTC, Sequeira F, Brusquetti F, Carstens B, Haddad CFB, Rodrigues MT, Alexandrino J. 2016. Recurrent connections between Amazon and Atlantic Forest shaped diversity in Caatinga four-eyed frogs. J Biogeog. 43: 1045–1056.
- Thomé MTC & Carstens B. 2016. Phylogeographic model selection leads to insight into the evolutionary history of four-eyed frogs. PNAS 113(29): 8010-8017.
- Tonini JFR, Costa LP & Carnaval AC. 2013. Phylogeography structure is strong in the Atlantic Forest; predictive power of correlative paleodistributions models, not always. J Zool Syst Evol Res. 51 (2): 114-121.
- Turchetto-Zolet AC, Pinheiro F, Salgueiro F & Palma-Silva C. 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. Mol Ecol. 22: 1193-1213.
- Upham NS & Patterson BD. 2012. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). Mol Phylogenet Evol. 63(2): 417-429.
- Vanzolini PE & Williams EE. 1970. South american anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). Arq Zool 19(1-4): 1-298.
- Vitorino LC, Lima-Ribeiro MS, Terribile LC & Collevatti RG. 2016. Demographical history and palaeodistribution modelling show range shift towards Amazon Basin for a Neotropical tree species in the LGM. BMC Evol Biol. 16:213.
- Wallace AR. 1852. On the monkeys of the Amazon. Proc Zool Soc London. 20: 107-110.
- Wang X, Auler A, Edwards L, Cheng H, Cristalli P, Smart P, Richard D & Shen C. 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. Nature. 432: 740–743.
- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE & Sites Jr JW. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: New insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. Global Ecol Biogeogr. 20: 272–288.
- Werneck FP, Gamble T, Colli GR, Rodrigues MT & Sites Jr JW. 2012. Deep diversification and long-term persistence in the South American ‘dry diagonal’: integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. Evolution. 66:3014–3034.
- Werneck FP, Leite RN, Geurgas SR & Rodrigues MT. 2015. Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropicoduridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. BMC Evol Biol 15:94.

- Wiens JJ, Kuczynski CA, Hua X & Moen DS. 2010. An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Mol. Phylogenet Evol.* 55:871–882.
- Wogel H, Weber LN & Abruñhosa PA. 2006. The tadpole of the casque-headed frog, *Aparasphenodon brunoi* Miranda-Ribeiro (Anura: Hylidae). *S Am J Herpetol.* 1(1): 54-60.

## CONCLUSÕES

- Duas populações principais foram detectadas em *Aparasphenodon brunoi*. A população norte de *A. brunoi* apresenta maior diversidade nos SNP loci e menor diversidade para os marcadores mitocondriais. Não encontramos híbridos ou sinais de introgressão entre as espécies *A. brunoi*, *Aparasphenodon arapapa* e *Aparasphenodon aff. brunoi*.
- O ranqueamento dos modelos demográficos indicou como melhor modelo aquele em que a população norte de *A. brunoi* é estável e a do sul, instável, aproximadamente durante o último máximo glacial. Os modelos de distribuição paleoecológica suportam a estabilidade da população do norte e fragmentação da população do sul quando a plataforma continental não é incluída.
- Nós detectamos similaridade no padrão de diversidade e endogamia para as espécies *A. arapapa* e *A. aff. brunoi* e concluímos que não há evidências genéticas suficientes de que o comportamento filopátrico dos machos de *A. arapapa* limita de maneira diferencial à *A. aff. brunoi* a dispersão da espécie.
- Os fragmentos mitocondriais e os milhares de loci de SNPs suportam a existência de duas linhagens principais em *Corythomantis greeningi*, uma delas distribuída pela Caatinga e a outra associada à cadeia de montanhas do Espinhaço.
- A linhagem “Caatinga” de *Corythomantis greeningi* apresenta duas populações principais que diferem quanto à padrões de diversidade e demografia. Apesar das barreiras regionais coincidentes com a separação das populações, a divergência estimada pelos modelos demográficos entre as populações é recente e sugerimos que a invasão de florestas úmidas separou ou intensificou a separação dessas populações.
- As análises demográficas para as populações da linhagem “Caatinga” de *Corythomantis greeningi* revelaram histórias contrastantes. Para a população com maior distribuição na Caatinga detectamos expansão e para a população na fronteira da Caatinga com o Cerrado encontramos contração. A primeira suporta a expansão da Caatinga no Pleistoceno enquanto que a segunda suporta retração da Caatinga.
- Detectamos a sincronicidade temporal e dinâmica demográfica antagônica das populações da linhagem “Caatinga” de *Corythomantis greeningi* e das populações de *Aparasphenodon brunoi*. Sugerimos que esse padrão reflete a dinâmica geográfica passada antagônica dos biomas Caatinga e Mata Atlântica.