



Repositório Institucional UNESP

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 11/09/2028



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

**ORIGEM E DIVERSIFICAÇÃO DE PERERECAS DO GÊNERO
BOKERMANNOHYLA ENDÊMICAS A ILHAS DE ALTITUDE**

NADYA CAROLINA PUPIN

**Rio Claro – SP
2026**



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

**ORIGEM E DIVERSIFICAÇÃO DE PERERECAS DO GÊNERO
BOKERMANNOHYLA ENDÊMICAS A ILHAS DE ALTITUDE**

NADYA CAROLINA PUPIN

Tese apresentada ao Instituto de Biotecnologia do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia, Evolução e Biodiversidade.
Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad

**Rio Claro – SP
2026**

P984o Pupin, Nadya Carolina
Origem e diversificação de pererecas do gênero *Bokermannohyla* endêmicas a ilhas de altitude / Nadya Carolina Pupin. -- Rio Claro, 2026
163 f. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad

1. Anura. 2. Biogeografia. 3. Ilhas de altitude. 4. Genômica. 5. História evolutiva. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: ORIGEM E DIVERSIFICAÇÃO DE PERERECAS DO GÊNERO BOKERMANNOHYLA ENDÊMICAS A ILHAS DE ALTITUDE

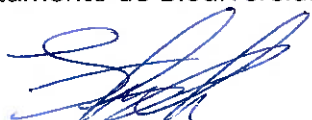
AUTORA: NADYA CAROLINA PUPIN

ORIENTADOR: CELIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Ecologia, Evolução e Biodiversidade, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. CELIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD (Participação Presencial)
Departamento de Biodiversidade / UNESP / Câmpus de Rio Claro - IB



Prof. Dr. FÁBIO PINHEIRO (Participação Presencial)
Departamento de Biologia Vegetal - Instituto de Biologia / UNICAMP - Campinas/SP



Profa. Dra. MARIANA MIRA VASCONCELLOS (Participação Presencial)
Departamento de Zoologia / Universidade de São Paulo

Rio Claro, 11 de setembro de 2026.

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente ao Prof. Célio Haddad por ter me apoiado na ideia de fazer doutorado, por aceitar ser meu orientador e por todos os ensinamentos ao longo dos anos em que trabalhamos juntos.

À Profa. Kelly Zamudio por me receber em seu laboratório, pela confiança, amizade e por todo o apoio durante o período em que passei em seu laboratório.

Ao Francisco Brusquetti, pelo companheirismo, por estar ao meu lado em todas as etapas deste trabalho e por me ensinar a ser persistente.

À minha família, especialmente aos meus pais, Gabriel e Cristina, por me apoiarem incondicionalmente em todos os momentos da minha vida. À minha irmã Gabriela e aos meus sobrinhos Rafael e Pedro por cuidarem com tanto carinho da minha cachorra Petra durante o tempo em que estive fora.

Ao Marcus Thadeu Santos, pela parceria e amizade que tornaram meu período em Austin muito mais leve.

Às pessoas que me apoiaram durante o doutorado sanduíche: Ryan Arnott, pelos ensinamentos e pela paciência, Anat Belasen, pela amizade, empatia e por todos os ensinamentos e Brittany Dobbins, pela amizade, apoio e cumplicidade.

Aos colegas do laboratório de herpetologia, tanto os atuais quanto os que já seguiram outros caminhos, pela amizade: Priscila Lemes, Ana Paula Motta, Aline Aguiar, Danilo Barêa Delgado, Thaís Condez, Pedro Tauci, Marcus Thadeu Santos, Diego Bueno Villafañe, Juliane Monteiro, Pedro Marinho, Mariana Vaini, Leticia Lisboa, Letícia Miolo, Amanda Brum, Ananda Brito de Assis, Fábio de Sá, Carla Lopes, Ariadne Sabbag, Délio Baêta, Gabriela Asensio, Davi Lee Bang, Mariana Lyra, Mariana Pontes, André Grioles, Victor Spakauskas, Henrique de Andrade Lima, Bárbara Rodrigues, Iasmim Perinotto, Isabela Pavam, Jéssica Manosso, Renato Martins, Liv de Lima, Eduarda Ferreira e Vinicius Delpenho.

Aos colegas que cuidaram do meu gato Frajola enquanto eu estava fora: Juliane Monteiro, Thaís Condez, Aline Aguiar, Andres Carrasco, Larah Campos, Ariadne Sabbag e Délio Baêta.

À Mariana Lyra, pela amizade e por ter me ensinado os primeiros passos na genética.

À Gabriela Alves-Ferreira, pela parceria e pela ajuda com as análises de modelagem.

Aos companheiros de campo: Pedro Tauci, Francisco Brusquetti, Ana Paula Motta, Davi Lee Bang, Marcus Thadeu Santos, Rafael Magalhães e Filipe Moura.

Aos professores e colegas do XVI ReGeneC, pelas valiosas dicas e por todos os ensinamentos e o companheirismo que surgiu durante os dias em que passamos juntos na Argentina.

A todas as pessoas que disponibilizaram material: Felipe Leite, Miguel Trefaut Rodrigues, Juliana Naomi Tanaka, Marcelo Napoli, Adrian Garda, Felipe Medeiros Magalhães, Reuber Brandão, Ariovaldo Giaretta, Paulo Garcia, Thiago de Carvalho, Giovanna Ivo, Cyro S. Bernardes, Flora Juncá, Maria da Conceição L. Carneiro e Natan Maciel.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) e à Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável do estado de Goiás (SEMAD) pelas licenças de coleta (ICMBio números 63517-10, 7008-1, 67008-2, 80825-1 e SEMAD 202100017012116). Aos gestores de parques que ofereceram apoio durante os trabalhos de campo e todas as pessoas que permitiram o acesso às suas propriedades e ofereceram ajuda. Este trabalho não seria possível sem a generosidade destas pessoas.

As análises feitas neste trabalho só foram possíveis graças aos recursos computacionais disponibilizados pelo Núcleo de Computação Científica (NCC/GridUNESP) da Universidade Estadual Paulista (UNESP).

Esta tese só foi possível com a ajuda de todas estas pessoas. Agradeço imensamente a colaboração de todos vocês e espero, um dia, poder retribuir.

RESUMO

Montanhas abrigam comunidades adaptadas a climas frios e secos que, em geral, exibem elevada biodiversidade e altos níveis de endemismo. Duas principais hipóteses, não mutuamente exclusivas, têm sido propostas para explicar a diversificação da biota em montanhas. A hipótese da longa persistência de linhagens (*long lineage persistence*), que propõe que a diversificação é explicada pelo tempo disponível para especiação e pela estabilidade climática de montanhas antigas, e o sistema de conectividade intermitente (*flickering connectivity system*), que enfatiza o papel dos ciclos de isolamento e reconexão populacional promovidos pelas oscilações climáticas do Pleistoceno. Nesta tese, investigamos a origem, diversificação, biogeografia, demografia populacional e os fatores que moldam a conectividade genética em espécies de *Bokermannohyla* associadas ao campo rupestre, uma formação herbácea arbustiva associada a afloramentos rochosos que ocorre somente acima de 900 m de altitude. No primeiro capítulo, utilizando sequências de DNA mitocondrial e nuclear, reconstruímos as relações filogenéticas e a história biogeográfica do grupo e testamos a hipótese da longa persistência de linhagens. No segundo capítulo, utilizando dados genômicos, investigamos como as oscilações climáticas do Pleistoceno influenciaram a estrutura genética, a demografia e a conectividade entre populações, testando as previsões da hipótese do sistema de conectividade intermitente. Por fim, no terceiro capítulo avaliamos como diferentes elementos da paisagem afetam a conectividade genética de duas espécies do Planalto Central Brasileiro. Como principais resultados, encontramos que a origem do clado é relativamente recente (Mioceno ~18.75 Mya) com eventos de diversificação principalmente entre o Plioceno e o Pleistoceno, contrariando a hipótese da longa persistência de linhagens. A área ancestral do clado foi estimada para a Cordilheira do Espinhaço e a Chapada Diamantina. A atual distribuição das espécies, restrita à Chapada Diamantina e ao Planalto Central, pode refletir a influência de eventos tectônicos ocorridos durante o Mioceno entre a Cordilheira do Espinhaço e a Chapada Diamantina e mudanças climáticas iniciadas nesse período, que levaram à expansão de ambientes típicos de montanhas para áreas de menor altitude, possibilitando a colonização e diversificação do clado no Planalto Central Brasileiro. No segundo capítulo, encontramos evidência de contato secundário entre populações durante o Último Máximo Glacial, suportando a hipótese do sistema de conectividade intermitente. Entretanto, não observamos sinais de expansão demográfica, provavelmente devido à forte dependência

dessas espécies por riachos de águas claras e frias que pode ter feito com que a dispersão e o fluxo gênico tenham ocorrido principalmente por redes de riachos, sem ampliar significativamente o tamanho populacional. No terceiro capítulo, encontramos que a distância geográfica contribui para a diferenciação genética de populações nas duas espécies do Planalto Central em diferentes graus, mas que o isolamento por resistência associado às características da paisagem é o principal determinante da diferenciação genética entre populações, sendo que diferentes características da paisagem determinam o fluxo gênico de cada espécie. Em conjunto, os resultados desta tese demonstram que a história evolutiva das espécies de *Bokermannohyla* associadas aos campos rupestres resulta da interação entre processos geológicos, mudanças climáticas do passado e heterogeneidade da paisagem. Esses resultados ampliam o conhecimento sobre a evolução da biota de montanhas antigas da América do Sul e fornecem subsídios para a conservação de organismos especializados em ambientes montanos naturalmente fragmentados.

Palavras-chave: Anura; Biogeografia; Ilhas de altitude; Genômica; História evolutiva

ABSTRACT

Mountains harbor communities adapted to cold and dry climates that generally exhibit high biodiversity and elevated levels of endemism. Two main, non-mutually exclusive hypotheses have been proposed to explain the diversification of mountain biota. The long lineage persistence hypothesis proposes that diversification is driven by the amount of time available for speciation and the climatic stability of ancient mountains, whereas the flickering connectivity system hypothesis emphasizes the role of cycles of population isolation and reconnection promoted by Pleistocene climatic oscillations. In this thesis, we investigated the origin, diversification, biogeography, population demography, and factors shaping genetic connectivity in *Bokermannohyla* species associated with *campo rupestre*, an herbaceous-shrubby vegetation formation associated with rocky outcrops that occurs exclusively above 900 m elevation. In the first chapter, using mitochondrial and nuclear DNA sequences, we reconstructed the phylogenetic relationships and biogeographic history of the group and tested the long lineage persistence hypothesis. In the second chapter, using genomic data, we investigated how Pleistocene climatic oscillations influenced genetic structure, population demography, and connectivity among populations, testing the predictions of the flickering connectivity system hypothesis. Finally, in the third chapter, we evaluated how different landscape features influence genetic connectivity in two species from the Brazilian Central Plateau. Our results show that, the origin of the clade is relatively recent (Miocene, ~18.75 Mya), with diversification events occurring mainly during the Pliocene and Pleistocene, contradicting the predictions of the long lineage persistence hypothesis. The ancestral area of the clade was inferred to include the Espinhaço Range and Chapada Diamantina. The current distribution of the species, restricted to Chapada Diamantina and the Brazilian Central Plateau, may reflect the influence of Miocene tectonic events between these mountain systems and climatic changes that began during this period. These processes likely promoted the expansion of mountain-like environments into lower elevations, enabling the colonization and diversification of the clade in the Brazilian Central Plateau. In the second chapter, we found evidence of secondary contact among populations during the Last Glacial Maximum, supporting the flickering connectivity system hypothesis. However, we found no evidence of demographic expansion, likely because the strong dependence of these species on cold, clear-water streams may have constrained dispersal and gene flow primarily to stream networks, without substantially increasing population

sizes. In the third chapter, we found that geographic distance contributes to population genetic differentiation in the two Brazilian Central Plateau species in different degrees; however, resistance to gene flow associated with landscape characteristics was the main determinant of genetic differentiation among populations, with different landscape features influencing gene flow in each species. Overall, the results of this thesis demonstrate that the evolutionary history of *Bokermannohyla* species associated with *campo rupestre* results from the interaction among geological processes, past climatic changes, and landscape heterogeneity. These findings expand our understanding of the evolution of biota in ancient South American mountains and provide insights for the conservation of organisms specialized in naturally fragmented montane environments.

Keywords: Anura; Biogeography; Sky islands; Genomics; Evolutionary history

SUMÁRIO

	Página
INTRODUÇÃO GERAL	11
REFERÊNCIAS	13
Capítulo 1: Diversification in OCBILs: tracing the evolutionary history of a frog clade (<i>Bokermannohyla</i>: Hylidae) that is endemic to campo rupestre	
ABSTRACT	17
INTRODUCTION	18
MATERIALS AND METHODS	23
RESULTS	31
DISCUSSION	39
CONCLUSION	47
ACKNOWLEDGEMENTS	47
DATA AVAILABILITY STATEMENT	48
REFERENCES	48
SUPPORTING INFORMATION	63
Capítulo 2: Pleistocene climatic oscillations promoted diversification of montane stream-dwelling frogs	
ABSTRACT	74
INTRODUCTION	75
MATERIALS AND METHODS	78

RESULTS	86
DISCUSSION	93
CONCLUSION	99
ACKNOWLEDGMENTS	99
REFERENCES	100
SUPPORTING INFORMATION	109
APPENDIX S1	119
 Capítulo 3: Natural and anthropogenic features shape functional connectivity in two Neotropical montane, stream-breeding frogs	
ABSTRACT	127
INTRODUCTION	128
MATERIALS AND METHODS	131
RESULTS	136
DISCUSSION	143
CONCLUSION	150
REFERENCES	150
SUPPORTING INFORMATION	159
CONCLUSÕES GERAIS	163

INTRODUÇÃO GERAL

Montanhas, por abrigarem elevados níveis de biodiversidade e endemismo, são consideradas verdadeiros laboratórios naturais para estudos evolutivos (Antonelli et al., 2018; Perrigo et al., 2020). A notável concentração de biodiversidade em regiões montanhosas tem intrigado naturalistas desde as observações de Alexander von Humboldt, sintetizadas em *Ideen zu einer Geographie der Pflanzen* (“Ensaio sobre a geografia das plantas,” publicado em 1807). Nesta obra, considerada um marco para a biogeografia, Humboldt comparou a distribuição da vegetação ao longo de gradientes altitudinais observados em montanhas da América do Sul com aqueles de outras regiões montanhosas exploradas durante suas viagens (Norder, 2019). Mais de dois séculos depois, os mecanismos responsáveis pela origem e manutenção da biodiversidade de montanhas permanecem um tema central na biologia evolutiva e biogeografia. As principais hipóteses propostas envolvem tanto processos relacionados à história geológica e climática das montanhas (Antonelli et al., 2018; Flantua et al., 2019), quanto características evolutivas das próprias espécies, como o desenvolvimento de adaptações que favoreceram sua diversificação e persistência nesses ambientes (Hughes & Atchison, 2015; Schwery et al., 2015).

Na região Neotropical, os diferentes sistemas montanhosos constituem importantes centros de biodiversidade e endemismo que resultam de histórias geológicas, climáticas e geomorfológicas distintas (Rull & Carnaval, 2020). Enquanto os Andes possuem origem relativamente recente, outras formações, como os Tepuis do Escudo das Guianas e as montanhas do leste da América do Sul (i.e., Cordilheira do Espinhaço, Chapada Diamantina, Planalto Central Brasileiro, Serra da Canastra, Serra do Mar e Serra da Mantiqueira) são de origem muito mais antiga, remontando ao Pré-Cambriano (Rull & Vegas-Vilarrúbia, 2020; Guedes et al., 2020). As variadas origens e diversidades topográficas fazem das montanhas neotropicais sistemas particularmente valiosos para investigar a diversificação e os processos evolutivos responsáveis pela alta diversidade de espécies na região.

Considerando a idade das formações montanhosas, diferentes hipóteses têm sido propostas para explicar os padrões de diversificação nesses ambientes. Em paisagens antigas, a teoria OCBIL (*Old, Climatically Buffered, Infertile Landscapes*) propõe que a longa estabilidade ambiental favoreceu a persistência das linhagens e a especiação ao longo do tempo (Hopper, 2009). Por outro lado, em montanhas mais jovens, a

diversificação tem sido atribuída a ciclos de isolamento e reconexão populacional associados às oscilações climáticas do Pleistoceno, criando um sistema de conectividade intermitente (*flickering connectivity system*) que promoveu divergência genética e contato secundário entre populações (Flantua et al., 2019).

Além de processos históricos, fatores contemporâneos relacionados à configuração da paisagem também exercem influência na estruturação genética e na conectividade entre populações (Manel et al., 2003; Storfer et al., 2010). Características da paisagem, tanto naturais quanto decorrentes de atividades humanas, podem facilitar ou restringir o fluxo gênico entre populações, atuando como barreiras ou corredores para a dispersão, influenciando a diferenciação genética e o potencial adaptativo das populações (Frankham et al., 2017). Assim, identificar os elementos da paisagem que favorecem ou restringem a conectividade é fundamental para compreender a dinâmica evolutiva das espécies e adotar estratégias de conservação adequadas.

As regiões montanhosas da América do Sul, tanto as antigas quanto as jovens, possuem em comum comunidades adaptadas a ambientes frios e secos em seus topos, como é o caso dos páramos no norte dos Andes, dos campos de altitude na Serra da Mantiqueira e dos campos rupestres na Cordilheira do Espinhaço, os dois últimos no leste do Brasil. Entre estas formações, os campos rupestres chamam a atenção pela excepcional diversidade de plantas e altos níveis de endemismo em uma área relativamente pequena e com solos extremamente pobres (Silveira et al., 2016). Essa elevada diversidade também se estende à fauna, especialmente aos anfíbios, com dezenas de espécies endêmicas (Oswald et al., 2025). Entre elas, destaca-se o gênero *Bokermannohyla* que possui quase a metade das espécies conhecidas associadas aos campos rupestres (Oswald et al., 2025; Pupin et al., 2025). Embora os fatores responsáveis por essa associação ainda não sejam completamente compreendidos, as espécies de *Bokermannohyla* associadas aos campos rupestres apresentam, em geral, distribuição restrita a áreas de altitude e, portanto, naturalmente fragmentada, e alta dependência de riachos bem preservados para a reprodução (Faivovich et al., 2025), características que as tornam particularmente sensíveis a mudanças ambientais.

Nesta tese, investigamos a origem, diversificação e história evolutiva de um clado de *Bokermannohyla* composto por seis espécies associadas aos campos rupestres. Inicialmente, utilizando sequências de DNA mitocondrial e nuclear, reconstruímos as relações filogenéticas e a história biogeográfica do clado para avaliar a origem das

espécies dos campos rupestres e testar a hipótese de diversificação da teoria OCBIL. Em seguida, no segundo capítulo, utilizando dados genômicos, investigamos como as oscilações climáticas do Pleistoceno influenciaram a estrutura genética, a demografia e a conectividade entre populações de três espécies, sendo uma da Chapada Diamantina e duas do Planalto Central Brasileiro, testando a hipótese do sistema de conectividade intermitente. Por fim, no terceiro capítulo, avaliamos como diferentes elementos da paisagem afetam o fluxo gênico e a conectividade genética de duas espécies do Planalto Central Brasileiro, identificando os principais fatores ambientais que moldam a estrutura genética. Em conjunto, os resultados desta tese contribuem para compreender como processos geológicos, climáticos e características da paisagem interagem para determinar a diversificação, a distribuição e a conectividade de organismos especializados em ambientes montanos neotropicais.

REFERÊNCIAS

- Antonelli, A., Kissling, W. D., Flantua, S. G. A., Bermúdez, M. A., Mulch, A., Muellner-Riehl, A. N., ... & Hoorn, C. (2018). Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nature Geoscience*, 11(10), 718–725.
- Faivovich, J., Lourenço, A. C. C., Pinheiro, P. D. P., Lyra, M. L., Baêta, D., Magalhães, R. F., ... & Haddad, C. F. B. (2025). The phylogenetic relationships of Bokermann's treefrogs: species groups, reproductive biology, and biogeography (Anura: Hylidae: *Bokermannohyla*). *Cladistics*, 41(4), 323–357.
- Flantua, S. G., O'Dea, A., Onstein, R. E., Giraldo, C., & Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean Páramos. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1808–1825.
- Frankham, R., Ballou, J. D., Ralls, K., Eldridge, M., Dudash, M. R., Fenster, C. B., ... & Sunnucks, P. (2017). *Genetic management of fragmented animal and plant populations*. Oxford University Press.
- Guedes, T. B., Azevedo, J. A., Bacon, C. D., Provete, D. B., & Antonelli, A. (2020). Diversity, endemism, and evolutionary history of montane biotas outside the Andean region. In *Neotropical diversification: Patterns and processes* (pp. 299–328). Cham: Springer International Publishing.

- Hopper, S. D. (2009). OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Plant and Soil*, 322(1), 49–86.
- Hughes, C. E., & Atchison, G. W. (2015). The ubiquity of alpine plant radiations: from the Andes to the Hengduan Mountains. *New Phytologist*, 207(2), 275–282.
- Manel, S., Schwartz, M. K., Luikart, G., & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), 189–197.
- Norder, S. J. (2019). Alexander von Humboldt (1769–1859). *Journal of Biogeography*, 46(8), 1627–1630.
- Oswald, C. B., Silveira, F. A., Cornelissen, T., Costa, L. M., Costa, H. C., Dagosta, F. C., ... & Magalhães, R. F. (2025). Biogeography and evolution of the vertebrate fauna in campo rupestre, a megadiverse Neotropical montane open ecosystem. *Biological Journal of the Linnean Society*, 145(3), blaf032.
- Perrigo, A., Hoorn, C., & Antonelli, A. (2020). Why mountains matter for biodiversity. *Journal of Biogeography*, 47(2), 315–325.
- Pupin, N. C., Brusquetti, F., Leite, F. S., & Haddad, C. F. (2025). Diversification in old, climatically buffered, infertile landscapes: tracing the evolutionary history of a frog clade (*Bokermannohyla*: Hylidae) that is endemic to campo rupestre. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 205(1), zlaf108.
- Rull, V., & Carnaval, A. C. (Eds.). (2020). *Neotropical diversification: patterns and processes* (pp. 13–49). Berlin: Springer.
- Rull, V., & Vegas-Vilarrúbia, T. (2020). The Pantepui “Lost World”: towards a biogeographical, ecological and evolutionary synthesis of a pristine Neotropical sky-island archipelago. *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*, 369–413.
- Schwery, O., Onstein, R. E., Bouchenak-Khelladi, Y., Xing, Y., Carter, R. J., & Linder, H. P. (2015). As old as the mountains: the radiations of the Ericaceae. *New Phytologist*, 207(2), 355–367.
- Silveira, F. A., Negreiros, D., Barbosa, N. P., Buisson, E., Carmo, F. F., Carstensen, D. W., ... & Lambers, H. (2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and Soil*, 403(1), 129–152.

Storfer, A., Murphy, M. A., Spear, S. F., Holderegger, R., & Waits, L. P. (2010).
Landscape genetics: where are we now? *Molecular Ecology*, 19(17), 3496–3514.

CONCLUSÕES GERAIS

A diversificação do clado não corrobora a hipótese de persistência prolongada de linhagens sob estabilidade climática prevista pela teoria OCBIL. Em contraste, os resultados sugerem que dinâmicas tectônicas e climáticas relativamente recentes tiveram papel importante na distribuição geográfica atual e na diversificação dessas espécies.

As análises com dados genômicos suportam que as oscilações climáticas do Pleistoceno poderiam ter influenciado na diversificação de três espécies do clado de diferentes sistemas montanhosos, *Bokermannohyla oxente* da Chapada Diamantina, e *B. pseudopseudis* e *B. sapiranga* do Planalto Central. Estas espécies provavelmente sofreram fragmentação populacional durante períodos interglaciais, enquanto durante períodos glaciais, condições climáticas mais frias permitiram a reconexão entre populações à medida que habitats climaticamente adequados se expandiram para menores altitudes. Uma vez que encontramos evidência de contato secundário, mas não de aumento no tamanho populacional durante o Último Máximo Glacial, considerando o hábitat reprodutivo altamente especializado destas espécies, sugerimos que a conectividade entre as populações poderia ter ocorrido por meio de redes de riachos, sem gerar aumentos expressivos no tamanho populacional.

Os resultados das análises de genética da paisagem em duas espécies do Planalto Central Brasileiro (*B. pseudopseudis* e *B. sapiranga*) sugerem que apesar da distância geográfica contribuir para a diferenciação genética nas duas espécies, as características da paisagem são mais importantes. Contrariando as expectativas iniciais, *B. sapiranga*, apesar de ocorrer na região mais afetada por atividades antrópicas, não foi a espécie mais afetada pela mudança no uso da terra e sim pela altitude, enquanto em *B. pseudopseudis* a cobertura vegetal foi identificada como o principal preditor da diferenciação genética.

Integrando abordagens filogenéticas, filogeográficas, genômicas e de genética da paisagem, esta tese amplia o conhecimento sobre a origem e diversificação da biota de ambientes de montanhas neotropicais e destaca a importância da manutenção da conectividade funcional para preservar o fluxo gênico, a diversidade genética e, assim, o potencial evolutivo das populações frente às mudanças ambientais em curso.