

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 28/08/2026

**Biogeografia dos cágados
do gênero *Hydromedusa*
(Testudines, Chelidae)**

Márcia Marrie Pinheiro Muller

DOUTORADO

PÓS-GRADUAÇÃO
EM BIODIVERSIDADE





UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Câmpus de São José do Rio Preto

Márcia Marrie Pinheiro Muller

**Biogeografia dos cágados do gênero *Hydromedusa* (Testudines,
Chelidae)**

São José do Rio Preto
2024

Márcia Marrie Pinheiro Muller

**Biogeografia dos cágados do gênero *Hydromedusa* (Testudines,
Chelidae)**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES
CNPq – número de processo:
402012/2022-4

Orientador: Prof. Dr. Diego José Santana Silva

São José do Rio Preto
2024

M958b	<p>Muller, Márcia Marrie Pinheiro</p> <p>Biogeografia dos cágados do gênero <i>Hydromedusa</i> (Testudines, Chelidae) / Márcia Marrie Pinheiro Muller. -- São José do Rio Preto, 2024</p> <p>116 f. : tabs., fotos, mapas</p> <p>Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto</p> <p>Orientador: Diego José Santana Silva</p> <p>1. Herpetologia. 2. Evolução. 3. Temperatura. I. Título.</p>
-------	--

Márcia Marrie Pinheiro Muller

**Biogeografia dos cágados do gênero *Hydromedusa* (Testudines,
Chelidae)**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES
CNPq – número de processo:
402012/2022-4

Comissão Examinadora

Prof^a. Dr^a. Elizângela Silva de Brito
UFMT – Porto, Portugal

Prof. Dr. Franco Leandro de Souza
UFMS – Campo Grande, MS

Prof^a. Dr^a. Eliana Faria de Oliveira
UFSCar – Campina do Monte Alegre, SP

Prof^a. Dr^a. Shirley Famelli da Costa
UB – Bristol, UK

Prof. Dr. Diego José Santana
UFMS – Campo Grande, MS
Orientador

São José do Rio Preto
28 de agosto de 2024

Àqueles que sempre torceram e
acreditaram em mim.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, eu gostaria de agradecer ao meu orientador Diego Santana, que me abriu as portas do Mapinguari e me deu a oportunidade de fazer um doutorado. Além disso, gostaria de agradecer ao orientador incrível que ele é. Por sempre estar disposto a conversar, a orientar e por ser divertido, principalmente quando o assunto é sobre o mundo nerd. Obrigada!

Eu gostaria de agradecer aos membros do Laboratório Mapinguari por toda ajuda, suporte e paciência. Eu gostaria de agradecer à Priscila Carvalho, Hugo Cabral, Elvis Almeida e Diego Santana por me ensinarem a parte de biologia molecular, na qual foi fundamental para a realização do presente trabalho e particularmente à Pri Carvalho, por toda a paciência em ajudar sobre as coisas do laboratório. Quero agradecer a Amanda Varago, Ibrahim Nehemy e Cris Antúnez por me ajudarem com a parte de estatística e sobre fazer o mapa para o meu trabalho. Foi super importante!

Eu agradeço à Karol Ceron, ao Henrique Caldeira Costa e ao Diego Santana pela parceria para escrever o artigo que foi utilizado na minha qualificação.

Eu gostaria de agradecer aos pesquisadores e pesquisadoras que disponibilizaram as amostras de tecido para que fosse possível realizar as análises genéticas.

Agradeço à professora Aline Lorenz e à Técnica responsável Josiane V. C. Theodoro do Laboratório de Ecologia e Biologia Evolutiva (LEBio) por todo o suporte de estrutura para realizar os procedimentos moleculares quando não foi possível realizar no laboratório em que costumávamos a trabalhar.

Agradeço ao professor Fernando Paiva e a Carol por me ajudarem na tentativa de fazer as análises com as amostras de sangue. Infelizmente, não deram certo, mas foi muito bacana o suporte.

Agradeço ao Don Shepard e a Mackenzie por me receberem tão bem nos Estados Unidos e me ajudarem com tudo o que foi possível. Ao Don gostaria de agradecer o fornecimento de toda estrutura de laboratório para que eu pudesse realizar a parte de biologia molecular e por também ensinar sobre os procedimentos para fazer a análise molecular.

Agradeço à minha amiga Rebecca Ulbricht por todas as conversas e conselhos durante esses anos de doutorado.

Gostaria de agradecer ao meu companheiro, Leonardo França do Nascimento, por todo apoio desde o início dessa jornada. Ele me acompanhou durante o processo da prova até a entrega da tese, do início ao fim. Sem seu apoio, incentivo e confiança no meu potencial nada disso seria possível.

Eu gostaria de agradecer à minha mãe, Marlene Pinto Pinheiro, e à minha família pelo apoio logístico, psicológico e financeiro durante o doutorado. Gostaria de agradecer também aos meus sogros, Márcia França e Humberto França, pelo apoio fornecido durante o doutorado.

Gostaria de agradecer ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e à Seção Técnica de Pós-Graduação por sempre estarem à disposição para ouvir, responder os e-mails e resolver os problemas.

Agradeço à Universidade Federal de Mato Grosso do Sul pela infra-estrutura cedida.

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

Agradeço ao CNPq pela concessão da bolsa de doutorado sanduíche realizado em Ruston, Louisiana, Estados Unidos, sob o número de processo CNPq 402012/2022-4.

A ciência é uma tentativa, em grande parte bem-sucedida, de compreender o mundo, de controlar as coisas, de ter domínio sobre nós mesmos, de seguir um rumo seguro.

(SAGAN, 2006, p. 44)

RESUMO

A biogeografia é o estudo da distribuição das espécies no espaço ao longo do tempo. Ela é importante devido a compreensão da influência de fatores, como o clima, no estabelecimento de áreas adequadas para as espécies em questão. Devido ao alto nível de desmatamento sofrido, a Floresta Atlântica torna-se um local apropriado para o estudo da biogeografia. Entender como sua flora e fauna estiveram adaptadas ao longo do tempo e do espaço torna-se importante, principalmente para indivíduos com baixo deslocamento, como são alguns exemplos dos cágados da família Chelidae. O cágado *Hydromedusa maximiliani*, endêmico da Floresta Atlântica, possui preferência por ambientes preservados. A sua espécie irmã, *Hydromedusa tectifera*, ocorre na Floresta Atlântica, mas possui maior abrangência na sua distribuição, estando presente em diferentes países da América do Sul. Esta tese está dividida em dois capítulos. No primeiro capítulo, o objetivo foi analisar e entender como essas duas espécies coexistem e quais variáveis estão determinando suas ocorrências. Encontramos que para *H. maximiliani*, os processos climáticos de sazonalidade de temperatura e isotermalidade foram os mais importantes na determinação da sua distribuição. Para *H. tectifera*, os processos de sazonalidade de temperatura, precipitação do quarto mais quente e intervalo médio diurno, foram os mais influentes. As diferenças de nicho demonstraram não ser conduzidas somente pela disponibilidade geográfica de condições ambientais, mas também por interações bióticas que talvez imponham restrições ao mesmo. No segundo capítulo, o objetivo foi investigar a estrutura espaço-temporal de populações de *H. maximiliani* na Floresta Atlântica. Encontramos três populações estruturadas que ocorrem no sul, centro e norte da distribuição, e que se diversificaram há 0,85 Mya e há 0,66 Mya. Além disso, a população mais basal teve origem ao sul da Serra do Espinhaço, na porção central da distribuição. As mudanças climáticas do Pleistoceno demonstraram ser um importante fator na diversificação das populações. Apesar da origem na Serra do Espinhaço, o mapa de estabilidade climática apresentou áreas adequadas na Serra do Espinhaço, Serra da Mantiqueira e principalmente, na Serra do Mar.

Palavras-chave: Modelagem de distribuição de espécies. Temperatura. Floresta Atlântica. Serra do Mar. Distribuição.

ABSTRACT

Biogeography is the study of the distribution of species in space over time. It is important because it helps us understand the influence of factors, such as climate, on the establishment of suitable areas for the species in question. Due to the high level of deforestation it has suffered, the Atlantic Forest becomes an appropriate location for the study of biogeography. Understanding how its flora and fauna have adapted over time and space is important, especially for individuals with low mobility, such as some examples of freshwater turtles of the family Chelidae. The freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani*, endemic to the Atlantic Forest, has a preference for preserved environments. Its sister species, *Hydromedusa tectifera*, also occurs in the Atlantic Forest but has a wider distribution, being present in different countries in South America. This thesis is divided into two chapters. In the first chapter, the objective was to analyze and understand how these two species coexist and which variables are determining their occurrences. We found that for *H. maximiliani*, the climatic processes of temperature seasonality and isothermality were the most important in determining its distribution. For *H. tectifera*, the processes of temperature seasonality, precipitation of the warmest quarter, and mean diurnal range were the most influential. The niche differences were shown to be driven not only by the geographic availability of environmental conditions but also by biotic interactions that may impose restrictions on them. In the second chapter, the objective was to investigate the spatiotemporal structure of *H. maximiliani* populations in the Atlantic Forest. We found three structured populations that occur in the southern, central, and northern parts of the distribution, and diversified around 0.85 Mya and 0.66 Mya. Additionally, the most basal population originated south of the Espinhaço Range, in the central portion of the distribution. Pleistocene climatic changes were shown to be an important factor in the diversification of the populations. Despite originating in the Serra do Espinhaço, the climatic stability map showed suitable areas in the Serra do Espinhaço, Serra da Mantiqueira, and especially in the Serra do Mar.

Keywords: Species distribution modeling. Temperature. Atlantic Forest. Serra do Mar. Distribution.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figure 1** – Adult individuals of (A) *Hydromedusa maximiliani* from Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brazil, and (B) *H. tectifera* from Bom Jardim de Minas, Minas Gerais, Brazil. Photo credit: Karoline Ceron (A) and Diego José Santana (B).....24
- Figure 2** – Topographic map showing the known records of the two species of the snake-necked turtle genus *Hydromedusa* in South America, where yellow circles represent *H. tectifera* and blue squares are *H. maximiliani*. DJ Santana prepared the map using QGIS 3.8.....31
- Figure 3** – Species distribution modeling from ensemble projections for the snake-necked turtle genus *Hydromedusa*. (A) *H. maximiliani*, (B) *H. tectifera*, and (C) overlap distribution of climatic niche of both species. K Ceron ran the species distribution modeling in R software, and DJ Santana prepared the map using QGIS 3.8.....32
- Figure 4** – Niche filling of *H. tectifera* (green) and *H. maximiliani* (blue) depicted using 50% and 100% kernel density estimation (indicated by dashed lines and straight lines, respectively). The niche filling for each species is presented in relation to the available background environment.....33

CAPÍTULO 2

Figure 1 – The known geographic distributions of *H. maximiliani* in southeastern and eastern Brazil are shown with open symbols, individuals sampled for molecular data are shown with inserts (Image credit: Márcia Muller).....69

Figure 2 – Populations of *H. maximiliani* obtained in the fastBAPS program. Blue: South Population; green: Central Population; and red: North Population (Image credit: Márcia Muller).....75

Figure 3 – Distribution of occurrence points from molecular sampling of *H. maximiliani* in their respective populations. Blue: South Population; green: Central Population; red: North Population (Image credit: Márcia Muller).....76

Figure 4 – Phylogeny and posterior probability of *H. maximiliani* populations estimated in BEAST, with results from fastBAPS analysis (Image credit: Márcia Muller).....77

Figure 5 – Haplotype networks from median-joining analysis for the mtDNA control region of *H. maximiliani*. Crossed traits indicate additional mutational steps for branches with more than one mutation. Different colours indicate population-level units. The black dots are median vectors (hypothesized sequences) (Image credit: Márcia Muller).....78

Figure 6 – ENMs for *H. maximiliani*. From left to right, the ENM under current climate conditions, Holocene climate conditions (~6 kya), Last Glacial Maximum (LGM) climate conditions (~21 kya), Last Interglacial (LIG, ~130 kya), and regions of climate suitability through time based on all four projections (Image credit: Diego Santana).....79

Figure 7 – Bayesian skyline plots illustrating effective population sizes (N_e) through time for two populations of *H. maximiliani*: (A) South Population and (B) Central Population. The darker inner line represents median population size, and the shaded area represents 95% Highest Posterior Density (HPD) (Image credit: Márcia Muller).....80

Figura 8 – Bayesian spatiotemporal diffusion analysis of *H. maximiliani* across four time slices (Image credit: Diego Santana).....82

LISTA DE TABELAS

Table S1 – Coordinates, altitude and localities from points used in the study. <i>H. maximiliani</i> (Costa, H.C.), <i>H. tectifera</i> (Sánchez et al., 2019) and one individual of <i>H. tectifera</i> collected by us in a fieldwork.....	52
Table S2 – Range of climatic variables to <i>Hydromedusa</i> species.....	62
Table 1 – Number of haplotypes, haplotype diversity, nucleotide diversity and Tajima’s D from the South, Central and North Populations of <i>H. maximiliani</i>	77
Table S3 – Occurrences points of <i>Hydromedusa maximiliani</i> , used in the Ecological Niche Modeling (ENM). We present here only the 86 records used in the ENM, obtained after data filtering.....	103
Table S4 – Number of occurrence points after thin, same as in ENM. Training and test AUC values, percentage of contribution for the environmental predictors (bioclimatic variables) in the ecological niche models produced in Maxent for <i>Hydromedusa maximiliani</i> species. Feature class (L = linear, Q = quadratic).....	106

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ABNT	Associação Brasileira de Normas Técnicas
ENM	Ecological Niche Modeling
SDM	Species Distribution Modeling

LISTA DE SÍMBOLOS

m Metro

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	13
2. GEOGRAPHIC PATTERNS OF DISTRIBUTION AND ECOLOGICAL NICHE OF THE SNAKE-NECKED TURTLE GENUS <i>HYDROMEDUSA</i>	19
3. PHYLOGEOGRAPHY OF <i>HYDROMEDUSA MAXIMILIANI</i>	63
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	107
REFERÊNCIAS.....	108
ANEXO A.....	115

1. INTRODUÇÃO GERAL

A Biogeografia é uma ciência que estuda padrões e processos relacionados à distribuição de organismos no espaço através do tempo (GILLUNG, 2011). Ao longo da distribuição dos organismos, processos geológicos podem influenciar na sua diversificação. Os processos pelos quais tais diversificações ocorrem podem ser classificados em eventos chamados de vicariância e dispersão (PONTES-NOGUEIRA et al., 2021).

A exemplo, a vicariância ocorre quando uma população ancestral sofre o efeito do surgimento de uma barreira, na qual separa essa população em populações menores de forma que o fluxo gênico não ocorra entre elas e a diversificação aconteça depois (GILLUNG, 2011). O rio Amazonas e o soergimento do Planalto Central Brasileiro são exemplos de barreiras para algumas espécies (WALLACE, 1854; OLIVEIRA et al., 2018). Foi observado que alguns rios, por exemplo rio Amazonas e rio Negro, são barreiras para espécies de primatas dos gêneros *Jacchus*, *Lagothrix*, *Brachyurus*, *Pithecia* e *Ateles* (WALLACE, 1854). Um segundo exemplo, há o Planalto Central Brasileiro, em que se verificou que o seu soergimento teve influência na distribuição da rã fossorial *Dermatonotus muelleri* (OLIVEIRA et al., 2018). O resultado demonstrado corrobora com uma população ancestral mais difundida sob um processo alopátrico de diversificação (OLIVEIRA et al., 2018).

A Biogeografia é dividida em duas áreas, a biogeografia ecológica e a biogeografia histórica. A primeira se refere ao estudo de processos ecológicos de curto prazo e em pequena escala do ambiente a ser estudado, já a segunda foca em processos evolutivos de escalas maiores e mais antigas (CRISCI, 2001). Dentro da Biogeografia, há a disciplina chamada Filogeografia que tem como característica

própria a sua maior atenção em populações coespecíficas e na informação genealógica explícita (AVISE, 2009).

Segundo Werneck (2011), o conhecimento da biogeografia histórica e ecológica dos biomas abertos da América do Sul seria benéfica a partir da integração de diversos fatores, entre eles, integração com a modelagem de nicho. Como exemplo de modelagem utilizada no estudo biogeográfico, temos a modelagem de distribuição de espécies (MDE) que pode ser utilizada para abordar diferentes frentes dentro da Biogeografia. Ela pode ser aplicada para estudar a dinâmica da distribuição, identificar os impulsionadores dos padrões de diversidade e dos limites de distribuição, definir e mapear ecorregiões, prever a distribuição dos elementos da biodiversidade para o planejamento e ações de conservação e prever os impactos dos impulsionadores das mudanças globais, principalmente as alterações climáticas, nas espécies (FRANKLIN, 2023).

Para as serpentes do complexo *Lygophis lineatus*, o MDE mostrou relação com variáveis climáticas, potenciais áreas de distribuição adequadas e auxiliou na sugestão de uma possível nova espécie (CERON et al., 2021). Em anfíbios, o uso do MDE possibilitou o conhecimento de potenciais áreas adequadas em épocas do passado, de forma a ajudar a compreender a distribuição atual da espécie *Scinax curicica* (SANTANA et al., 2023). Já para quelônios, há estudos com MDE em que aborda os impactos das mudanças climáticas sobre a riqueza e distribuição de 78% das espécies existentes (IHLOW et al., 2012).

Atualmente são conhecidas 366 espécies de quelônios (UETZ et al., 2024), das quais 61 espécies pertencem à família Chelidae (TURTLE TAXONOMIC WORKING GROUP, 2021). No Brasil, há 39 espécies de quelônios, em que já foram registrados, pelo menos, 24 espécies pertencentes à família Chelidae (GUEDES et al., 2023). A

família Chelidae está distribuída em países de diferentes continentes como a Oceania e a América do Sul (SOUZA; ABE, 1997; HODGES; DONNELLAN; GEORGES, 2014). No Brasil, sua distribuição varia entre as espécies, algumas são amplamente distribuídas, como a espécie *Phrynops geoffroanus* que ocorre em quase toda a América do Sul, e há espécies com uma distribuição mais restrita, como *Ranacephala hogei* (TURTLE TAXONOMIC WORKING GROUP, 2021), restrita a poucas bacias costeiras no sudeste do Brasil (ASSIS et al., 2024).

Para algumas espécies de quelônios da família Chelidae, ao longo da sua distribuição, formações geográficas são decisivas para o histórico evolutivo da espécie. Para os cágados *Chelus fimbriata* e *Chelus orinosensis* foi fundamental o desenvolvimento da bacia do rio Orinoco, em que as duas linhagens se dividiram durante o Mioceno, há cerca de 13 milhões de anos atrás (VARGAS-RAMÍREZ et al., 2020). Regiões montanhosas são locais propícios para que ocorra a diversificação de linhagens, pois a estrutura das montanhas, somado ao gradiente ambiental que ocorre ao longo da sua altitude e os regimes climáticos do Pleistoceno que aconteceram nessas áreas, podem se tornar fatores que favoreçam sua diversificação (SHEPARD; BURBRINK, 2008; EVERSON et al., 2020; OLIVEIRA et al., 2021). Nas regiões montanhosas da Floresta Atlântica, se encontra o cágado *Hydromedusa maximiliani* que está distribuído ao longo da região leste e sudeste do Brasil, (SOUZA; MARTINS, 2009). Possui baixo deslocamento e apresenta estruturação populacional entre os rios que habita (SOUZA et al., 2002; SOUZA; MARTINS, 2009). Já a sua espécie irmã, o cágado *H. tectifera*, ocorre de forma mais abrangente, estando presente em países como Argentina, Brasil, Paraguai e Uruguai, ocupando uma maior variedade de habitats, inclusive locais antropizados (RIBAS; MONTEIRO-FILHO, 2002; SÁNCHEZ et al., 2019; ALCALDE; SÁNCHEZ; PRITCHARD, 2021).

Essas espécies irmãs podem ocorrer na mesma montanha, mas estarão em altitudes diferentes, pois uma não ocorre na presença da outra (SOUZA, 2005). A espécie *Hydromedusa maximiliani* é normalmente encontrada em altitudes acima de 600 metros, enquanto *H. tectifera* é encontrada em áreas mais baixas. Na ausência da sua espécie irmã *H. tectifera*, *H. maximiliani* pode chegar a menos de 100 metros de altitude (SOUZA, 2005).

Hydromedusa maximiliani

Sobre as preferências de micro-habitat para *H. maximiliani*, há uma diferença entre os maiores e menores indivíduos. Os maiores indivíduos são encontrados em águas mais profundas com fluxo mais rápido, enquanto os menores indivíduos ocupam águas mais rasas e com fluxo menor (SOUZA; ABE, 1998). O ambiente onde essa espécie é encontrada caracteriza-se por ser rios de baixa profundidade, com água limpa, com o substrato arenoso ou de pedras e com quedas d'água próximo à área de ocorrência (SOUZA; MARTINS, 2009). No seu habitat, *H. maximiliani* apresenta alta fidelidade aos cursos de rio onde ocorre, e ao longo deste, utiliza muito os refúgios (FAMELLI et al., 2016).

Indivíduos mais jovens e menores apresentam uma dieta com presas de tamanhos menores e mais variada, de forma que os tornam generalistas, enquanto cágados maiores se alimentam de presas maiores e em uma menor variedade (SOUZA; ABE, 1998). Os adultos de *H. maximiliani* apresentam o comprimento retilíneo da carapaça entre 100-200 mm, sua massa corpórea pode chegar entre 120-520 g e além disso, os machos apresentam maior tamanho corpóreo em relação às fêmeas (SOUZA; MARTINS, 2009). Em algumas áreas, a sua densidade populacional e biomassa podem ser altas, atingindo 193,5 cágados/ha e 41,6 kg/ha de rio (SOUZA;

ABE, 1997). O crescimento corpóreo ocorre em uma taxa diferente dependendo do tamanho do indivíduo. Cágados mais jovens apresentam uma taxa de crescimento quase três vezes maior do que adultos (machos e fêmeas) e da sua massa corpórea é quase duas vezes maior (MARTINS; SOUZA, 2008).

Essa espécie apresenta o comportamento termoconformador (SOUZA; MARTINS, 2006). Para a espécie, há um aumento da atividade em meses mais quentes e mais chuvosos (SOUZA; ABE, 1997). Machos demonstraram maior número de capturas em relação às fêmeas, o que sugere que eles possuem uma maior amplitude de atividade, com uma área de vida maior ou mesmo, maiores distâncias deslocadas (FAMELLI et al., 2011). O que pode ajudar a explicar isso é que machos apresentam maior atividade no período de acasalamento, enquanto fêmeas apresentam maior atividade no período de nidificação (SOUZA, 2004; FAMELLI et al., 2016). Segundo os dados encontrados referentes à postura de ovos, eles indicam que essa atividade ocorre durante o final da primavera e início do verão, entre os meses de novembro e dezembro (FAMELLI et al., 2014).

Hydromedusa tectifera

Esta espécie pode ser encontrada em locais antropizados, com rios poluídos (RIBAS; MONTEIRO-FILHO, 2002), mas também habita ambientes não urbanizados (LESCANO et al., 2008; SEMEÑIUK et al., 2019). A espécie apresenta atividade quase que exclusivamente à água, exceto na época de nidificação (LESCANO et al., 2008), o que pode ser explicado pelo seu comportamento termoconformador (MOLINA; LEYNAUD, 2017).

Em alguns locais, *H. tectifera* demonstra ter uma maior abundância e densidade em locais poluídos, em comparação com locais preservados (ALCALDE; SÁNCHEZ;

PRITCHARD, 2021). Isso provavelmente se deve ao fato de que há ausência de predadores de filhotes, pescadores e pela diferença de oferta de alimento em consequência do esgoto e do lixo no local (ALCALDE; SÁNCHEZ; PRITCHARD, 2021). A densidade populacional já estimada é de 219 turtles ha⁻¹, enquanto a média de biomassa estimada é de 96.1 kg ha⁻¹ (LESCANO et al., 2008). O tamanho corpóreo para esta espécie pode se encontrar entre 53 e 258,5 mm e a massa corpórea pode ser entre 21 e 1956 g (SEMEÑIUK et al., 2019). A respeito do seu dimorfismo sexual, as fêmeas são levemente maiores que os machos (ALCALDE; SÁNCHEZ; PRITCHARD, 2021). A nidificação ocorre no final da primavera e início do verão, entre os meses de novembro e janeiro (ALCALDE; SÁNCHEZ; PRITCHARD, 2021). O aumento de atividade em machos no inverno e primavera pode estar relacionado ao período de acasalamento (LESCANO et al., 2008). Há um maior número de capturas de indivíduos de *H. tectifera* em épocas mais quentes, primavera e verão, demonstrando alta atividade nesse período (LESCANO et al., 2008). Apesar de haver alguns estudos, ainda é necessária uma maior investigação dos padrões e processos evolutivos que envolvem o desenvolvimento e sobrevivência dessas duas espécies.

Nesta tese, eu apresento dois estudos abordando aspectos da biogeografia dos cágados do gênero *Hydromedusa*. No primeiro capítulo, eu estudei os padrões geográficos de distribuição, e avalio com modelagem de distribuição de espécies as ocorrências e co-ocorrências de *H. maximiliani* e *H. tectifera*. No segundo capítulo, eu avalio os padrões evolutivos e filogeográficos de *H. maximiliani* no leste brasileiro.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesta pesquisa, nós buscamos compreender fatores da biogeografia dos cágados do gênero *Hydromedusa*. Na primeira seção, abordamos os padrões geográficos e nicho ecológico do gênero *Hydromedusa*. Os resultados que obtivemos mostraram que o nicho expressado por *H. maximiliani* reteve características ecológicas que podem prever com precisão a distribuição de *H. tectifera*, mas o inverso não é verdadeiro. Nesse sentido, as diferenças não são exclusivamente devidas à disponibilidade geográfica das condições ambientais, mas podem refletir restrições de nicho, como a competição. Na segunda seção, nós estudamos a filogeografia de *H. maximiliani*. Encontramos três populações e seus tempos de divergência ocorreram há 0,85 e 0,66 milhões de anos atrás. Houve uma expansão de áreas adequadas no Último Máximo Glacial e o mapa de estabilidade mostrou áreas adequadas na Serra do Mar, Serra da Mantiqueira e Serra do Espinhaço. As mudanças climáticas do Pleistoceno demonstraram ser um fator importante na diversificação das populações de *H. maximiliani*. Uma das principais contribuições do nosso estudo foi a identificação de fatores climáticos que influenciam na distribuição do gênero *Hydromedusa*. Além disso, a expansão de áreas adequadas no Último Máximo Glacial para *H. maximiliani* sugere que esta espécie é favorável ao clima frio. Por fim, os resultados aqui apresentados trazem implicações importantes sobre a preservação de *H. maximiliani* e possivelmente, podem ajudar a gerar políticas públicas que visem sua maior proteção.

REFERÊNCIAS

- ALCALDE, L.; SÁNCHEZ, R. M.; PRITCHARD, P. C. H. *Hydromedusa tectifera* Cope, 1870_South American snake-necked turtle, Argentine snake-necked turtle, Tortuga cuello de vibora, Cágado pescoço de cobra. **Chelonian Research Monographs**, v. 5, n. 15, p. 113.1-113.17, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3854/crm.5.113.tectifera.v1.2021>
- ASSIS, C. L.; VALADÃO, R. M.; MENDONÇA, S. H. S. T.; PEÇANHA, E. L. S.; COSTA, H. C.; NOVAES, C. M.; BARROS, T. F.; RODRIGUES, L. S., GASPARINI, J. L.; FEIO, R. N. Extensive sampling and citizen science expand the distribution of the threatened freshwater turtle *Ranacephala hoguei* (Mertens, 1967). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 96, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765202420240484>
- AVISE, J. C. Phylogeography: retrospect and prospect. **Journal of Biogeography**, v. 36, n. 1, p. 3-15, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x>
- CERON, K.; MÂNGIA, S.; GUEDES, T. B.; ALVARES, D. J.; NEVES, M. O.; MOROTI, M. T.; TORELLO, N., BORGES-MARTINS, M.; FERREIRA, V. L.; SANTANA, D. J. Ecological niche explains the sympatric occurrence of lined ground snakes of the genus *Lygophis* (Serpentes, Dipsadidae) in the South American Dry Diagonal. **Herpetologica**, v. 77, n. 3, p. 239-248, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1655/Herpetologica-D-20-00056.1>.
- CRISCI, J. V. The voice of historical biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 2, p. 157-168, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00523.x>
- EVERSON, K. M.; JANSA, S. A.; GOODMAN, S. M.; OLSON, L. E. Montane regions shape patterns of diversification in small mammals and reptiles from Madagascar's

moist evergreen forest. **Journal of Biogeography**, v. 47, n. 10, p. 2059-2072, 2020.

DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13945>

FAMELLI, S.; BERTOLUCI, J.; MOLINA, F. B.; MATARAZZO-NEUBERGER, W. M.

Structure of a population of *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae) from

Parque Estadual da Serra do Mar, an Atlantic Rainforest Preserve in Southeastern

Brazil. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 10, n. 1, p. 132-137, 2011. DOI:

<https://doi.org/10.2744/CCB-0841.1>

FAMELLI, S.; ADRIANO, L. R.; PINHEIRO, S. C. P.; SOUZA, F. L.; BERTOLUCI, J.

Reproductive biology of the freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani* (Chelidae)

from Southeastern Brazil. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 13, p. 81-88,

2014. DOI: <https://doi.org/10.2744/CCB-1005.1>

FAMELLI, S.; SOUZA, F. L.; GEORGES, A.; BERTOLUCI, J. Movement patterns and

activity of the Brazilian snake-necked turtle *Hydromedusa maximiliani* (Testudines:

Chelidae) in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 37, n. 2, p. 215-228, 2016.

DOI: <https://doi.org/10.1163/15685381-00003047>

FRANKLIN, J. Species distribution modelling supports the study of past, present and

future biogeographies. **Journal of Biogeography**, v. 50, n. 9, p. 1533-1545, 2023.

DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.14617>

GILLUNG, J. P. Biogeografia: a história da vida na Terra. **Revista da Biologia**, v.

Esp. Biogeografia, p. 1-5, 2011. DOI: <https://doi.org/10.7594/revbio.07.01>

GUEDES, T. B.; ENTIAUSPE-NETO, O. M.; COSTA, H. C. Lista de répteis do Brasil:

atualização de 2022. **Herpetologia Brasileira**, v. 12, n. 1, 2023. DOI:

<https://doi.org/10.5281/zenodo.7829013>

HODGES, K.; DONNELLAN, S.; GEORGES, A. Phylogeography of the Australian

freshwater turtle *Chelodina expansa* reveals complex relationships among inland and

coastal bioregions. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 111, n. 4, p. 789-805, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/bij.12221>

IHLOW, F.; DAMBACH, J.; ENGLER, J. O.; FLECK, M.; HARTMANN, T.; NEKUM, S.; RAJAEI, H.; RÖDDER, D. On the brink of extinction? How climate change may affect global chelonian species richness and distribution. **Global Change Biology**, v. 18, n. 5, p. 1520-1530, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02623.x>

LESCANO, J. N.; BONINO, M. F.; LEYNAUD, G. C. Density, population structure and activity pattern of *Hydromedusa tectifera* (Testudines-Chelidae) in a mountain stream of Córdoba province, Argentina. *Amphibia-Reptilia*, v. 29, p. 505-512, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1163/156853808786230497>

MARTINS, F. I.; SOUZA, F. L. Estimates of growth of the Atlantic rain forest freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani* (Chelidae). **Journal of Herpetology**, v. 42, n. 1, p. 54-60, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1670/07-053.1>

MOLINA, F. J.; LEYNAUD, G. C. Thermoconformity strategy in the freshwater turtle *Hydromedusa tectifera* (Testudines, Chelidae) in its southern distribution area. **Journal of Thermal Biology**, v. 69, p. 178-183, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.07.008>

OLIVEIRA, E. F.; GEHARA, M.; SÃO-PEDRO, V. A.; COSTA, G. C.; BURBRINK, F. T.; COLLI, G. R.; RODRIGUES, M. T.; GARDA, A. A. Phylogeography of Muller's termite frog suggests the vicariant role of the Central Brazilian Plateau. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 11, p. 2508-2519, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13427>

OLIVEIRA, F. F. R.; GEHARA, M.; SOLÉ, M.; LYRA, M.; HADDAD, C. F. B.; SILVA, D. P.; MAGALHÃES, R. F.; LEITE, F. S. F.; BURBRINK, F. T. Quaternary climatic fluctuations influence the demographic history of two species of sky-island endemic

amphibians in the Neotropics. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 160, 107113, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107113>

PONTES-NOGUEIRA, M.; MARTINS, M.; ALENCAR, L. R. V.; SAWAYA, R. J. The role of vicariance and dispersal on the temporal range dynamics of forest vipers in the Neotropical region. **Plos One**, v. 16, n. 9, e0257519, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257519>

RIBAS, E. R.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A. Distribuição e habitat das tartarugas de água-doce (Testudines, Chelidae) do estado do Paraná, Brasil. **Biociências**, v. 10, p. 15-32, 2002.

SAGAN, C. **O mundo assombrado pelos demônios**. 1. ed. São Paulo: Companhia das Letras, 2006.

SÁNCHEZ, R. M.; SEMEÑIUK, M. B.; CASSANO, M. J.; ALCALDE, L.; LEYNAUD, G. C.; MORENO, L. Review of chelid and emydid turtle distributions in southern South America with emphasis on extralimital populations and new records for Argentina. **Herpetological Journal**, v. 34, n. 2, p. 219-229, 2019. DOI: <https://doi.org/10.33256/hj29.4.219229>.

SANTANA, D. J.; RAGALZI, E.; KOROIVA, R.; MÂNGIA, S.; CERON, K.; LEITE, F. S. F.; SHEPARD, D. B. Lineage diversification of the Sky Island treefrog *Scinax curicica* (Anura, Hylidae) in the Espinhaço Mountain Range. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 142, n. 1, p. 58-67, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blad125>

SEMEÑIUK, M. B.; SÁNCHEZ, R. M.; CASSANO, M. J.; PALUMBO, E.; ALCALDE, L. Abundance and population structure of *Hydromedusa tectifera* Cope 1869 in a highly anthropogenic environment in Argentina. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 18, p. 24-31, 2019. DOI: <https://doi.org/10.2744/CCB-1318.1>

SHEPARD, D. B.; BURBRINK, F. T. Lineage diversification and historical demography of a sky island salamander, *Plethodon ouachitae*, from the interior highlands. **Molecular Ecology**, v. 17, n. 24, p. 5315-5335, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03998.x>

SOUZA, F. L. Uma revisão sobre padrões de atividade, reprodução e alimentação de cágados brasileiros (Testudines, Chelidae). **Phyllomedusa**, v. 3, n. 1, p. 15-27, 2004. DOI: <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v3i1p15-27>

SOUZA, F. L. Geographical distribution patterns of South American side-necked turtles (Chelidae), with emphasis on Brazilian species. **Revista Española de Herpetología**, v. 19, p. 33-46, 2005.

SOUZA, F. L.; ABE, A. S. Population structure, activity, and conservation of the neotropical freshwater turtle, *Hydromedusa maximiliani*, in Brazil. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 2, p. 521-525, 1997.

SOUZA, F. L.; ABE, A. S. Resource partitioning by the neotropical freshwater turtle, *Hydromedusa maximiliani*. **Journal of Herpetology**, v. 32, n. 1, p. 106-112, 1998. DOI: <https://doi.org/10.2307/1565488>

SOUZA, F. L.; CUNHA, A. F.; OLIVEIRA, M. A.; PEREIRA, G. A. G.; REIS, S. F. Estimating dispersal and gene flow in the neotropical freshwater turtle *Hydromedusa maximiliani* (Chelidae) by combining ecological and genetic methods. **Genetics and Molecular Biology**, v. 25, p. 151-155, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1415-47572002000200007>

SOUZA, F. L.; MARTINS, F. I. Body temperature of free-living freshwater turtles, *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 27, p. 464-468, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1163/156853806778189990>

SOUZA, F. L.; MARTINS, F. I. *Hydromedusa maximiliani* (Mikan 1825) – Maximilian's snake-necked turtle, Brazilian snake-necked turtle. **Chelonian Research**

Monographs, n. 5, p. 026.1-026.6, 2009. DOI:

<https://doi.org/10.3854/crm.5.026.maximiliani.v1.2009>

TURTLE TAXONOMIC WORKING GROUP [RHODIN, A. G. J; IVERSON, J. B.;

BOUR, R.; FRITZ, U.; GEORGES, A.; SHAFFER, H. B.; VAN DIJK, P. P.]. Turtles of

the world: Annotated checklist and atlas of taxonomy, synonymy, distribution and

conservation status (9th Ed.). In: Rhodin, A. G. J, Iverson, J. B., van Dijk, P. P.,

Stanford C. B., Goode, E. V., Buhlmann, K. A., and Mittermeier, R. A. (Eds.).

Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A compilation project of

the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater turtle specialist group. **Chelonian Research**

Monographs, v. 8, p. 1-472, 2021. DOI:

<https://doi.org/10.3854/crm.8.checklist.atlas.v9.2021>.

UETZ, P.; FREED, P.; AGUILAR, R.; REYES, F.; KUDERA, J.; HOSEK, J. (eds.) **The**

Reptile Database. 2024. Disponível em: <http://www.reptile-database.org>. Acesso

em: 10 set. 2024.

VARGAS-RAMÍREZ, M.; CABALLERO, S.; MORALES-BETANCOURT, M. A.;

LASSO, C. A.; AMAYA, L.; MARTÍNEZ, J. G.; VIANA, M. N. S.; VOGT, R. C.;

FARIAS, I. P.; HRBEK, T.; CAMPBELL, P. D.; FRITZ, U. Genomic analyses reveal

two species of the matamata (Testudines: Chelidae: *Chelus* spp.) and clarify their

phylogeography. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 148, 106823, 2020.

DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106823>

WALLACE, A. R. On the Monkeys of the Amazon. **Journal of Natural History**

Series 2, p. 451-454, 1854. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/037454809494374>

WERNECK, F. P. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. **Quaternary Science Reviews**, v. 30, p. 1630-1648, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.03.009>