

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 14/12/2021.

Padrões e processos microevolutivos na Cadeia do Espinhaço

Marcos Vinicius Dantas-Queiroz

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal
Universidade Estadual Paulista 'Júlio de Mesquita Filho'

Dra. Clarisse Palma da Silva

Orientadora
Universidade Estadual de Campinas

Dr. Leonardo de Melo Versieux

Co-orientador
Universidade Federal do Rio Grande do Norte

Rio Claro, 2020

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

PADRÕES E PROCESSOS MICROEVOLUTIVOS NA CADEIA DO ESPINHAÇO

MARCOS VINICIUS DANTAS-QUEIROZ

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do *campus* de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Orientadora: Dra. Clarisse Palma-Silva

Co-orientador: Dr. Leonardo de Melo Versieux

Rio Claro – SP
2020

D192p Dantas-Queiroz, Marcos Vinicius
Padrões e processos microevolutivos na Cadeia do Espinhaço
/ Marcos Vinicius Dantas-Queiroz. -- Rio Claro, 2020
209 p. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Clarrise Palma-Silva
Coorientador: Leonardo de Melo Versieux

1. Botânica. 2. Evolução (Biologia). 3. Bromeliaceae. 4.
Genética vegetal. 5. Ecologia das montanhas. 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: PADRÕES E PROCESSOS MICROEVOLUTIVOS NA CADEIA DO ESPINHAÇO

AUTOR: MARCOS VINICIUS DANTAS DE QUEIROZ

ORIENTADORA: CLARISSE PALMA DA SILVA

COORIENTADOR: LEONARDO DE MELO VERSIEUX

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), área: Biologia Vegetal pela Comissão Examinadora:



Profa. Dra. CLARISSE PALMA DA SILVA (Participação Virtual)

Departamento de Biologia Vegetal - Instituto de Biociências / UNICAMP - Universidade Estadual de Campinas / SP



Profa. Dra. CAROLINE TURCHETTO (Participação Virtual)

Departamento de Botânica - Instituto de Biociências / Universidade Federal do Rio Grande do Sul



Profa. Dra. ISABEL APARECIDA DA SILVA BONATELLI (Participação Virtual)

Campus Sorocaba / UFSCar - Universidade Federal de São Carlos - SP



Prof. Dr. MANOEL FERNANDO PEREZ (Participação Virtual)

Laboratório de Peixes / UFSCAR - São Carlos



Prof. Dr. MARCELO GEHARA (Participação Virtual)
Department of Earth and Environmental Sciences / Rutgers - University Newark

Rio Claro, 14 de dezembro de 2020

Instituto de Biociências - Câmpus de Rio Claro -
Av. 24-A no. 1515, 13506900
<http://ib.rc.unesp.br/#!/pos-graduacao/secao-tecnica-de-pos/programas/biologia-vegetal/apresentacao/CNPJ:48.031.918/0018-72>.

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Dra. Clarisse Palma da Silva pela paciência e dedicação nesta etapa tão importante da minha formação profissional.

Ao meu co-orientador Dr. Leonardo de Melo Versieux, pelas ideias iniciais de meu projeto de doutorado e por toda a ajuda fornecida durante minha breve passagem por Natal.

À Universidade Estadual Paulista, campus de Rio Claro, e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal pela infraestrutura concedida, as disciplinas ministradas e auxílios concedidos.

À minha família, meu pai Antonio Ribeiro de Queiroz, minha mãe Sylvania Luiza Dantas de Queiroz, meu irmão Samuel Dantas de Queiroz e minha avó Otacília Luiza Dantas que foram fundamentais não apenas nestes quatro anos de doutorado, mas por toda minha vida; sem o apoio deles eu não seria o que sou hoje.

Aos meus companheiros unespianos, Dra. Bárbara Simões Santos Leal, Dr. Cléber Juliano Neves Chaves, Dra. Fernanda Hurbath Pita Brandão, Msc. Felipe Aoki-Gonçalves, Dr. Kléber Resende Silva e Msc. Mateus Ribeiro Mota, pela convivência, ajuda, confissões e apoios, sempre nos momentos oportunos.

Aos meus companheiros unicampianos, Dra. Bárbara Simões Santos Leal, Dr. Cléber Juliano Neves Chaves, Dr. Fábio Pinheiro, Msc. María Alejandra Buitrago Aristizábal, Marília Manuppella Tavares, Karolyne Wanessa de Jesus, Msc. Nathália Susin Streher, Dr. Pedro Joaquim Bergamo, Msc. Raquel Moura Machado, Tami da Costa Cacossi e Msc. Wagner Luiz dos Santos, pela atmosfera produtiva e dinâmica, principalmente nos bolos e pães vespertinos.

Ao meu supervisor de doutorado sanduíche, Dr. Bryan Carstens, e meus colegas de doutorado-sanduíche, Benjamin Stone, Msc. Cole Thompson, Drew Duckett, Danielle Parsons, Msc. Emanuel Masiero da Fonseca, Msc. Flávia Mol Lanna, Jackie Duckett, Dr. Jon Einar Flatnes, Dra. Lisa Barrow, Dra. Megan Smith, Msc. Rosa Rodriguez Pena e Sungsik “Kevin” Kong, pelos seis intensos e incríveis meses de aprendizado, convivência e diversão em Columbus, OH, EUA.

Aos meus *hosts* em Columbus, Peter Megert, Ursula Megert e Laptop “Lepo” Megert, pelo acolhimento, conversas e apoio durante minha estadia em sua residência nos EUA.

Aos meus amigos de graduação e pós-graduação Dr. Climbiê Ferreira Hall, Nuiawa Coelho e Msc. Rodolph Delfino Sartin pelas discussões embasadas em evidência, bom senso, clareza e humor, tão ausentes hoje em dia.

Aos meus amigos, Carlos Henrique Moreira Machado (“Carlão”), Dônovan Ferreira Rodrigues (“Don”) e Gabriel Lassi Bastos (“Biel”), pelas horas de gargalhadas remotas, conselhos necessários, pensamentos disruptivos e discussões-sem-pé-nem-cabeça-que-não-levam-ninguém-a-lugar-nenhum-mas-ainda-assim-são-legais-só-pelo-esporte.

À minha gata Canjica “Jijica” Pituca, por ser tão carinhosa conosco, ainda mais num período de quarentena, amaciando nossas preocupações com seu ronronar relaxante.

À minha amada noiva Msc. Lia Costa Pinto Wentzel, pelo amor, paciência, carinho e respeito compartilhados nestes últimos seis anos. Sem sua presença seria inviável permanecer nesta longa empreitada.

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

"We are going to die, and that makes us the lucky ones. Most people are never going to die because they are never going to be born. The potential people who could have been here in my place but who will in fact never see the light of day outnumber the sand grains of Arabia. Certainly, those unborn ghosts include greater poets than Keats, scientists greater than Newton. We know this because the set of possible people allowed by our DNA so massively exceeds the set of actual people. In the teeth of these stupefying odds it is you and I, in our ordinariness, that are here.

Richard Dawkins, *Unweaving the Rainbow: Science, Delusion and the Appetite for Wonder*

*Man, he took his time in the sun
Had a dream to understand
A single grain of sand
He gave birth to poetry
But one day'll cease to be
Greet the last light of the library*

We were here!

Nightwish, *The Greatest Show on Earth from Endless Forms Most Beautiful*

RESUMO GERAL

No Capítulo I, começamos a investigar o padrão genético de *V. oligantha*, selecionando algumas de suas populações para testar a compatibilidade de marcadores microssatélites já desenvolvidos para Bromeliaceae. Satisfatoriamente, conseguimos amplificar 24 loci, sendo 20 deles polimórficos. Assim sendo, selecionamos os dez loci mais polimórficos e genotipamos 229 indivíduos pertencentes a 14 populações para utilizarmos em nossas análises subsequentes. O Capítulo II trata da filogeografia de *V. oligantha*. Aos microssatélites nucleares obtidos, incluímos 95 indivíduos sequenciados usando dois marcadores plastidiais. Com esses dados em mãos, datamos a origem e a diversificação intraespecífica de *V. oligantha*, além de estimarmos a diversidade genética, a estrutura populacional e taxas de migração entre populações. Também modelamos a distribuição ancestral de *V. oligantha* utilizando Modelagem de Nicho Ecológico, inferindo possíveis corredores ancestrais entre as populações atualmente fragmentadas. Conseguimos notar uma alta estruturação genética, característica usual de organismos de ambientes naturalmente fragmentados; entretanto, a estruturação parece estar de acordo com o padrão biogeográfico, sugerindo assim como os processos microevolutivos envolvidos na diversificação de linhagens puderam resultar nos padrões de endemismo observados hoje no Espinhaço. Por fim, a modelagem de nicho ecológico confirma nossa suspeita de que, no Último Glacial Máximo (LGM), *V. oligantha* tinha uma adequabilidade muito maior, ocupando áreas mais baixas, conectando populações antes isoladas, conforme demonstramos nas análises de corredores. Para verificarmos mais a fundo o efeito das mudanças climáticas passadas na demografia e na diversificação das espécies das montanhas quartzíticas brasileiras (BQM), nós partimos para uma abordagem de filogeografia comparada, o pano de fundo do Capítulo III. Lá, buscamos na literatura organismos endêmicos destas montanhas e que tivessem dados genéticos depositados no Genbank. Também utilizamos os dados da própria *V. oligantha* e geramos mais seqüências de duas espécies típicas das BQM mineiras e baianas: *Euphorbia attastoma* (Euphorbiaceae) e *Neoregelia bahiana* (Bromeliaceae). Ao final, além dessas três espécies, analisamos os dados das plantas *Lychnophora ericoides* e *Richteraigo discoidea* (Asteraceae), *Tibouchina papyrus* (Melastomataceae) e *Vellozia auriculata* (Velloziaceae) e também dois anuros, *Bokermannohyla saxicola* (Hylidae) e *Pleurodema alium* (Leptodactylidae). Com estas nove espécies, verificamos a dinâmica populacional da comunidade, encontrando que grande parte delas passou por uma expansão síncrona durante o LGM, um sinal da força das mudanças climáticas na demografia nessas espécies endêmicas. Por outro lado, os dois anuros não seguiram este padrão, onde *P. alium* permaneceu constante enquanto *B. saxicola* teve um bottleneck durante o LGM. O padrão demográfico encontrado também se reflete na modelagem da adequabilidade de cada espécie para o presente e o LGM, com exceção de *B. saxicola*, que apresentou uma adequabilidade maior do que aquela estimada pelos nossos dados genéticos. Outra análise que fizemos foi comparar a diversificação interespecífica de espécies co-distribuídas do Espinhaço com os padrões biogeográficos para a região, onde encontramos um padrão congruente, mas ao adicionarmos espécies não exclusivas dali o cenário congruente se desfez. Dessa forma, os padrões de endemismo no Espinhaço parecem ser idiossincráticos, onde os processos microevolutivos ocorrentes ali modelaram os padrões biogeográficos existentes hoje.

Palavras-chave: Bromeliaceae, demografia, filogeografia, hABC, microssatélites, Último Glacial Máximo.

GENERAL ABSTRACT

In Chapter I, we investigated the genetic patterns of *V. oligantha*, selecting some of its populations to test the compatibility of previously developed microsatellites. Satisfactorily, we amplified 24 loci, although 20 of them were polymorphic. Thus, we selected the top ten most polymorphic loci and genotyped 229 individuals belonging to 14 populations. Chapter II is about the phylogeography of *V. oligantha*. With the nuclear microsatellites, we added 95 sequenced individuals, using two plastidial markers. With both datasets, we dated the origin and intraspecific diversification of *V. oligantha*, estimated its genetic diversity, population structure, and migration rates among populations. We also modeled the ancient distribution of *V. oligantha* using Ecological Niche Modelling, using it to inferring possible ancient corridors between the extant fragmented populations. We found a high genetic structure, a usual trait of species with a natural fragmented distribution; however, the structure seems to follow the biogeographic pattern, suggesting how the microevolutionary processes could shape the current patterns of endemism of the Espinhaço Range. Finally, the niche modeling confirmed our suspicion that, in the Last Glacial Maximum (LGM), the suitability of *V. oligantha* was wider than the current one, where it occupied lowlands, connecting isolated populations, as we showed with the corridor analysis. To deeply investigate the role of ancient climatic changes in the demography and diversification of species from the Brazilian Quartzitic Mountains (BQM), we used a comparative phylogeographic approach, the background of Chapter III. We conducted a literature survey seeking for endemic organisms of the BQM with available genetic data. Besides the data of *V. oligantha*, we also yielded sequences for more two species: *Euphorbia attastoma* (Euphorbiaceae) and *Neoregelia bahiana* (Bromeliaceae). Besides these three plant species, we incorporated genetic data of *Lychnophora ericoides* and *Richterago discoidea* (Asteraceae), *Tibouchina papyrus* (Melastomataceae), and *Vellozia auriculata* (Velloziaceae) and two anuran species, *Bokermannohyla saxicola* (Hylidae) and *Pleurodema alium* (Leptodactylidae). Thus, with these nine species, we investigated their population dynamics, finding that most of them had a synchronous population expansion over the LGM, a result that supports the strength of climatic oscillations on the demography of these endemic species. Besides, we also compared the lineage diversification with the biogeographic patterns found in the Espinhaço Range, where a congruent diversification pattern was found. However, when we compared species non-endemic of the Espinhaço, this congruent pattern is blurred, suggesting that microevolutionary processes of the Espinhaço-endemic species are idiosyncratic.

Key-words: Bromeliaceae, demography, hABC, Last Glacial Maximum, microsatellites, phylogeography.

SUMÁRIO

PREFÁCIO	10
INTRODUÇÃO GERAL	15
MONTANHAS NEOTROPICAIS: ARENAS PARA A EVOLUÇÃO DE ESPÉCIES	15
MONTANHAS DO LESTE DA AMÉRICA DO SUL	17
MONTANHAS QUARTZÍTICAS BRASILEIRAS	20
BROMELIACEAE: UM MODELO PARA ESTUDOS FILOGEOGRÁFICOS NOS NEOTRÓPICOS	21
OBJETIVOS DA TESE	22
REFERÊNCIAS DA INTRODUÇÃO GERAL	25
CAPÍTULO I: TRANSFERABILITY OF NUCLEAR MICROSATELLITES MARKERS TO <i>VRIESEA OLIGANTHA</i> (BROMELIACEAE), AN ENDEMIC SPECIES FROM ESPINHAÇO RANGE, BRAZIL	31
1 INTRODUCTION	32
2 MATERIAL AND METHODS	34
3 RESULTS AND DISCUSSION	35
REFERENCES	37
CAPÍTULO II: UNDERLYING MICROEVOLUTIONARY PROCESSES PARALLEL MACROEVOLUTIONARY PATTERNS IN ANCIENT NEOTROPICAL MOUNTAINS	39
ABSTRACT	41
1 INTRODUCTION	42
2 MATERIAL AND METHODS	45
2.1 SAMPLING AND DNA EXTRACTION	45
2.2 PLASTIDIAL DNA SEQUENCING AND NUCLEAR MICROSATELLITE GENOTYPING	45
2.3 PHYLOGENETIC INFERENCES AND DIVERGENCE TIMES	49
2.4 GENETIC DIVERSITY	50
2.5 POPULATION STRUCTURE AND MIGRATION	50
2.6 PALEODISTRIBUTION AND ANCESTRAL POPULATION CONNECTIONS	51
2.7 DEMOGRAPHIC RECONSTRUCTION	51
2.8 ROLES OF CLIMATE AND GEOGRAPHY ON POPULATION STRUCTURE	52
3 RESULTS	53
3.1 PHYLOGENETIC INFERENCES AND DIVERGENCE TIMES	53
3.2 GENETIC DIVERSITY	53
3.3 POPULATION STRUCTURE	57
3.4 PALAEOCLIMATIC DISTRIBUTION AND ANCESTRAL POPULATION CONNECTIONS	60
3.5 DEMOGRAPHIC ANALYSES	60
3.6 RELATIVE ROLES OF CLIMATE AND GEOGRAPHY	61
4 DISCUSSION	65
4.1 DIVERSIFICATION OF <i>VRIESEA OLIGANTHA</i>	65
4.2 PHYLOGEOGRAPHY OF <i>VRIESEA OLIGANTHA</i> : INSIGHTS FROM MICRO TO MACROEVOLUTION IN THE ESPINHAÇO RANGE	66
4.3 MICROEVOLUTIONARY PROCESSES OF <i>VRIESEA OLIGANTHA</i> ARE DRIVEN BY GEOGRAPHIC DISTANCE AND CLIMATE GRADIENT	67
4.4 MICROEVOLUTIONARY PROCESSES AS A PROXY FOR UNDERSTANDING MACROEVOLUTIONARY PATTERNS	69
REFERENCES	70
CAPÍTULO III: CLIMATIC FLUCTUATIONS DROVE SYNCHRONIC DEMOGRAPHIC EXPANSION IN NEOTROPICAL ANCIENT MOUNTAINS	77
ABSTRACT	79
1 INTRODUCTION	80
2 MATERIALS AND METHODS	84

2.1 DATA PROCESSING	84
2.2 POPULATION STRUCTURE	84
2.3 DEMOGRAPHIC MODELS	85
2.4 CO-EXPANSION ANALYSIS	87
2.5 CURRENT AND ANCIENT DISTRIBUTION MODELLING	88
2.6 SPATIAL PHYLOGEOGRAPHIC PATTERNS	89
3 RESULTS	91
3.1 DATA RETRIEVED	91
3.2 POPULATION ASSIGNMENT AND LINEAGES-SPECIFIC DEMOGRAPHY	91
3.3 CO-EXPANSION ANALYSIS	92
3.4 ECOLOGICAL NICHE MODELLING	96
3.5 PHYLOGEOGRAPHIC SPATIAL PATTERNS	96
4 DISCUSSION	99
4.1 SYNCHRONIC EXPANSION AND ITS CONSEQUENCES FOR SPECIATION IN THE BQM	99
4.2 DIVERSITY OF DEMOGRAPHIC RESPONSES TO CLIMATE CHANGES	100
4.3 PHYLOGEOGRAPHIC SPATIAL PATTERNS	102
4.4 BEYOND CLIMATIC OSCILLATIONS	103
4.5 CONCLUSION AND PROSPECTS	104
REFERENCES	106
CONSIDERAÇÕES FINAIS	116
ANEXOS	119
MATERIAIS SUPLEMENTARES DO CAPÍTULO II	119
S1 - GENBANK ACCESSION NUMBER USED FOR ESTIMATE OF THE MAXIMUM CLADE CREDIBILITY TREE OF TILLANDSIOIDEAE.	119
S2 - MATERIAL AND METHODS OF PALEODISTRIBUTION AND ANCESTRAL POPULATION CONNECTIONS	124
S3 - MATERIAL AND METHODS OF ROLES OF CLIMATE AND GEOGRAPHY ON POPULATION STRUCTURE	125
S4 – SUPPLEMENTARY FIGURES	126
S5 – SUPPLEMENTARY TABLES	129
SUPPLEMENTARY REFERENCES	136
MATERIAIS SUPLEMENTARES DO CAPÍTULO III	138
S1 - SUPPLEMENTARY TABLES	138
S2 – SUPPLEMENTARY FIGURES	145
S3 – SUPPLEMENTARY MATERIAL AND METHODS	154
SUPPLEMENTARY REFERENCES	156
ARTIGO: PLANT SPECIES COMPLEXES AS MODELS TO UNDERSTAND SPECIATION AND EVOLUTION: A REVIEW OF SOUTH AMERICAN STUDIES	160
ARTIGO: DOES HABITAT STABILITY STRUCTURE INTRASPECIFIC GENETIC DIVERSITY? IT'S COMPLICATED...	188

PREFÁCIO

A trajetória desta tese começa nos idos de 2012, quando eu ainda era um mestrando do Instituto de Botânica de São Paulo. Naquele momento, minha vida profissional estava focada em entender a taxonomia de um grupo de Iridaceae, “queimando a retina” nas oculares de um microscópio ao medir e descrever grãos de pólen. Mas foi nos momentos de almoço no orquidário com o Dr. Climbiê Ferreira Hall que pela primeira vez ouvi falar sobre filogeografia. Pendurados por todo o prédio, havia pôsteres de congressos pregressos, repletos de mapas que ilustravam a diversidade e evolução dos *Epidendrum*, trabalhos do Dr. Fábio Pinheiro com sua companheira Dra. Clarisse Palma-Silva. E ali que fui fisgado: estudar a evolução na sua mais detalhada escala, na genética entre indivíduos e suas populações. Mas apesar de meu flerte com a filogeografia, ainda haveria algum tempo para amadurecer minhas ideias.

2014, fim do mestrado com muitas incertezas sobre o meu próprio futuro acadêmico. Mas felizmente tive uma “pausa”: em uma ensolarada Natal, repleta de gringos enrolados em bandeiras curtindo os jogos da Copa de Mundo de Futebol, passei em um concurso para professor substituto na Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Durante um ano e meio como professor universitário tive também algumas oportunidades de auxiliar e orientar alguns alunos em pequenos projetos e, através de muita reflexão, concluí que era aquilo que eu gostava: ensinar e pesquisar sobre botânica, ecologia e evolução. Tive a sorte de contar com o apoio do Dr. Leonardo de Melo Versieux durante minha estada em Natal. Durante algumas conversas, ele comentou sobre os incríveis níveis de endemismo das bromélias dos campos rupestres brasileiros e como era necessário um melhor entendimento do porquê desse padrão.

Nesse momento, minha namorada Msc. Lia Costa Pinto Wentzel já estava em seu primeiro ano de mestrado na UNESP de Rio Claro, trabalhando com fungos da Antártida. E qual foi minha surpresa ao saber que a Dra. Clarisse Palma-Silva, aquela dos trabalhos de filogeografia, também estava trabalhando na mesma instituição, no Departamento de Ecologia. Assim, em uma das minhas primeiras visitas a Rio Claro, já entrei em contato com Clarisse, perguntando sobre um possível doutorado utilizando algumas bromélias que Leonardo já havia comentado.

Ela não apenas me deu forças para começar a escrever um projeto de doutorado, mas também foi super atenciosa ao me apresentar a todos os membros do que seriam então meus futuros colegas de doutorado.

Enfim decidi não continuar nos seis meses restantes de meu trabalho na UFRN. O namoro à distância e a saudade de Lia com certeza foi um fator decisivo para ir logo para Rio Claro, associado à vontade de começar o quanto antes minha pós-graduação. Nesse ínterim, conseguir uma bolsa não foi fácil. Entretanto, naquele primeiro semestre, Clarisse conseguiu uma bolsa de apoio técnico para mim; uma ajuda e tanto para alguém vivendo apenas do que conseguiu juntar em Natal. Durante este período, fui aprendendo pouco a pouco todas as técnicas, jargões e macetes presentes em um laboratório de biologia molecular: extração de DNA, gel de agarose, eletroforese, primers, PCR, sequenciamento, genotipagem, microssatélites... Graças à paciência de Msc. Felipe Aoki-Gonçalves, Dra. Bárbara Simões Santos Leal, Dra. Fernanda Hurbath Pita Brandão e Dr. Cléber Juliano Neves Chaves, fui desbravando esse admirável mundo novo. Também foi nesse primeiro semestre de 2016 que fiz minha primeira viagem de campo aos campos rupestres baianos, para enfim conhecer as plantas que iriam me acompanhar durante os próximos quatro anos, as bromélias *Neoregelia bahiana* e *Vriesea oligantha*. Leonardo e o meu colega de pós-graduação, Dr. Kléber Resende Silva, que já estudava a anatomia das mesmas espécies, me acompanharam nessa primeira expedição.

Mas finalmente, com uma bolsa disponível pelo Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, me tornei oficialmente um aluno de doutorado em julho de 2016. E assim prossegui com os afazeres de um aluno de pós-graduação: escrever projetos para pleitear bolsas e *grants*, redigir manuscritos, cursar disciplinas, encontrar um estágio docência obrigatório, tudo isso enquanto conciliava com as horas de bancada. Devo ser sincero: as inúmeras tentativas de extração do DNA de minhas bromélias não me propiciaram uma experiência agradável. Seja por falta de sorte ou de experiência (ou um misto das duas coisas!), demorei bastante para conseguir uma quantidade de DNA adequada, fosse usando kits prontos ou protocolos *in house*. Mas finalmente, com muita insistência, conseguimos prosseguir para os sequenciamentos.

Pedidos de bolsas negadas, *grants* não concedidos. Foi difícil permanecer resoluto e impassível com o cenário econômico e científico brasileiro degradingolando. Em janeiro de 2017 fiz mais uma expedição de coleta com Kléber para os campos rupestres mineiros e são em viagens de campo memoráveis como essa é que me dou conta do privilégio (um dos poucos, na verdade...) de morar num país tropical (abençoado por Deus?) com essa biota riquíssima. As paisagens deslumbrantes dos campos rupestres me deram um novo fôlego para continuar pesquisando os fatores que moldaram aquele ecossistema que encantam qualquer biólogo que ousa pisar em seus domínios.

O meio do doutorado se aproximava e os primeiros frutos de se trabalhar em um grupo dinâmico como o de Clarisse já surgiam. Aproveitando minhas leituras sobre complexos de espécies e novas técnicas de delimitação taxonômica, co-autorei conjuntamente com Clarisse e Fábio o primeiro artigo de meu doutorado (disponível nos Anexos desta tese). Durante esse período, perspectivas de um doutorado-sanduíche surgiam em minha mente e felizmente um edital PDSE (Programa de Doutorado-Sanduíche no Exterior) foi aberto em meu programa de pós. Com essa possibilidade em vista, entrei em contato com o Dr. Bryan Carstens, da Universidade Estadual de Ohio, nos EUA. Ele foi muito prestativo em querer conhecer melhor meu trabalho e topando me receber em seu laboratório, caso a bolsa fosse aprovada. E assim foi: no começo de 2018 uma bolsa de seis meses foi concedida para que eu pudesse passar uma temporada no laboratório do Dr. Carstens, onde eu iria desenvolver bibliotecas genômicas das duas espécies de bromélia, propiciando o sequenciamento de milhares de loci, o que deixaria os resultados de meu trabalho bem mais robustos. Dessa forma, o primeiro semestre daquele ano foi dedicado a tentar extrair o melhor DNA, da maior quantidade possível dos indivíduos já coletados. Em agosto, parti para meu doutorado-sanduíche.

A experiência de viver em um outro país foi maravilhosa. Conheci pessoas incríveis, de várias nacionalidades e com certeza fiz amigos que, apesar da distância, guardarei pra sempre. Mas as dificuldades de se extrair uma grande quantidade de DNA de boa qualidade no Brasil voltou para me assombrar. Realizei todos os procedimentos para preparar a biblioteca que, infelizmente, não foram suficientes para produzir os resultados tão aguardados. A empresa sul-coreana me

alertou para a baixa concentração do material e os riscos de prosseguir com o sequenciamento. Não quis correr o risco de perder o rico dinheirinho do projeto de Clarisse e abortei o plano. Mas minha experiência profissional não foi em vão: junto com Bryan e meus colegas de laboratório, realizamos muitas discussões sobre filogeografia, culminando enfim em um artigo publicado (também nos Anexos desta tese). Também foi lá que aprendi as primeiras lições sobre *Approximate Bayesian Computation* e melhorei minhas habilidades bioinformáticas, realizando várias análises em Python, R e até em Perl...

Quase ao final de minha estadia em Columbus, Lia me visitou nos EUA e fugimos das gélidas planícies de Ohio para as florestas de sequoias da Califórnia, um dos lugares mais incríveis que já visitei. Como botânico, estar imerso em uma “catedral de árvores” foi uma experiência indescritível. Foi também nessa floresta ancestral, onde, completamente sozinhos, declarei meu desejo de me casar com Lia: ela aceitou e fomos abençoados pela neblina úmida do Pacífico condensada em nossos olhos marejados.

Mas nem tudo foram flores: o frio e a falta de luz, somados aos sequenciamentos mal sucedidos no laboratório gringo estimularam um quadro depressivo em mim. O congelante janeiro de 2019 em Columbus se desfez em dias e noites improdutivas, enquanto eu tentava sair de minha cama. Mas enfim chegou o dia de minha volta para as terras tupiniquins. A luz do sol do verão brasileiro com certeza me ajudou um pouco, mas não foi o suficiente. Naquele momento, Clarisse já havia se mudado para Campinas, tomando posse de sua vaga na UNICAMP, enquanto meus amigos de laboratório também já haviam defendido suas teses. Dias e dias sozinhos no laboratório deserto, em um Departamento de Ecologia também praticamente às moscas não é uma experiência muito agradável. Observando minha situação, Lia me aconselhou a consultar um psiquiatra. De fato, era depressão. Felizmente, o contínuo tratamento vem dando resultados positivos até os dias de hoje.

Em junho de 2019, resolvemos ficar mais próximos de Clarisse e assim nos mudamos para Campinas. A dinâmica funcionaria bem melhor agora com a presença da orientadora por perto, além dos velhos amigos Cléber e Bárbara, agora como pós-docs, no laboratório de Clarisse e Fábio. E foi a melhor decisão que

poderíamos ter tomado até então, pois já nos primeiros dias como campineiros fomos agraciados pelo “achado” de Cléber e Bárbara: perambulando pelo Parque do Taquaral, uma gatinha perdida foi acolhida por nós. Canjica, foi assim então batizada.

A vivaz atmosfera do novo laboratório, com a presença de novos colegas, foi um estímulo e tanto. Discussões acadêmicas mescladas com reuniões regadas a bolos vespertinos devem fazer parte de qualquer laboratório que preze pela saúde mental de seus membros. A não ser é claro que tenhamos uma pandemia global: aí fica difícil manter essas atividades. E aqui começa o ano de 2020, com o distanciamento obrigatório pela pandemia causada pelo vírus SARS-CoV-2. Apesar da falta que as pessoas fazem, os trabalhos foram concluídos na medida do possível, através de dezenas de reuniões remotas, e-mails trocados e Whatsapps respondidos.

Qualquer um que já se aventurou no mundo acadêmico sabe o quão difícil é perseguir esta carreira e meu percurso durante estes quatro anos de doutorado não foi diferente. Felizmente tive pessoas queridas que puderam me apoiar, aconselhar, criticar (sim, é preciso!) e motivar durante todo o período. Sem elas, não seria possível concluir esta tese que agora está em suas mãos. Boa leitura!

INTRODUÇÃO GERAL

Montanhas Neotropicais: arenas para a evolução de espécies

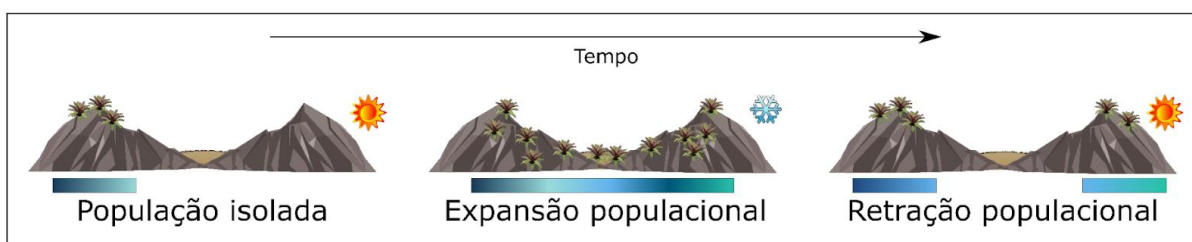
A região Neotropical é notavelmente reconhecida por sua alta diversidade biológica (ANTONELLI; SANMARTÍN, 2011; HUGHES; PENNINGTON; ANTONELLI, 2013; GUEDES et al., 2020). E dentro desta exuberante área, formações montanhosas usualmente se destacam ainda mais por abrigarem uma alta biodiversidade, com muitas espécies endêmicas (ANTONELLI et al., 2009; LAGOMARSINO et al., 2016; ALCANTARA; REE; MELLO-SILVA, 2018), um padrão já notado pelos primeiros naturalistas europeus do século XVIII (HUMBOLDT, 1807). A formação da Cordilheira dos Andes, por exemplo, alterou drasticamente a dinâmica populacional neotropical, causando múltiplos eventos de vicariância, que por sua vez levaram a abundantes episódios de especiação alopátrica e adaptação radiativa (GIVNISH et al., 2004; ANTONELLI et al., 2009; SEDANO; BURNS, 2010). Dessa forma, o soerguimento dos Andes tornou possível a emergência de novos nichos ecológicos ao gerar um gradiente altitudinal expressivo, uma característica importante em ambientes montanhosos que permite suportar a presença de tantas espécies em uma área relativamente restrita (MADRIÑÁN; CORTÉS; RICHARDSON, 2013; FLANTUA et al., 2020). Apesar dos Andes serem a maior cadeia de montanhas da América do sul, outras formações geológicas também se destacam pela sua impressionante riqueza de espécies, como por exemplo os Tepuis, no norte da América do Sul e montanhas do leste brasileiro (SILVEIRA et al., 2016; RULL et al., 2019).

Dada a origem pré-Cambriana das montanhas do leste do Brasil e sua relativa estabilidade orogênica desde o Mioceno (PEDREIRA; DE WAELE, 2008), fenômenos orogênicos possuem relativamente baixa importância em detrimento a outros fatores ambientais na formação dos padrões de biodiversidade e endemismo destas montanhas. Nos últimos dois milhões de anos, várias oscilações climáticas ocorreram por todo o globo, influenciando diretamente a dinâmica populacional especialmente das espécies de montanhas (DOWSETT et al., 2012; MARTÍNEZ-BOTÍ et al., 2015). As espécies adaptadas a ambientes montanhosos normalmente possuem uma tolerância ambiental bem restrita, onde temperaturas baixas estão diretamente associadas ao ganho de altitude (PERRIGO; HOORN; ANTONELLI,

2020). Assim, em um período de temperaturas mais baixas (i.e., períodos glaciais), essas espécies tenderiam a modificar sua distribuição para altitudes mais baixas, em direção ao seu ótimo ecológico, enquanto que em períodos de temperaturas mais altas (i.e., períodos interglaciais), as espécies ficariam restritas aos topos das montanhas, onde encontrariam temperaturas mais propícias a sua sobrevivência. Estes inúmeros ciclos de expansões e contrações populacionais são chamados de “conectividade oscilante” (*flickering connectivity*; Flantua; Henry, 2018; Flantua et al., 2019) e favoreceriam, portanto, diversos pulsos de conexão e fragmentação entre populações, propiciando a atuação de processos microevolutivos nestas espécies (Figura 1).

Em um cenário de prolongada fragmentação populacional com baixo (ou nenhum) fluxo gênico, as populações potencialmente se diferenciariam por meio da deriva genética e também através da seleção natural de indivíduos adaptados às pressões ecológicas locais. Ao retomar uma conexão durante períodos mais favoráveis, este novo contato entre populações poderia tanto eliminar as diferenças acumuladas ao longo do tempo, diminuindo a diversidade genética, quanto disseminar novas variantes genéticas entre populações distintas, aumentando a diversidade genética intrapopulacional (PALMA-SILVA et al., 2011; MOTA et al., 2019, 2020; DUCHEN et al., 2020; MAGALHÃES et al., 2020). Caso o isolamento reprodutivo entre populações divergentes tenha sido completo, o processo de especiação entre duas linhagens terá sido alcançado (LEAL et al., 2016; FERRIS; WILLIS, 2018; MOTA et al., 2020). Esta intrincada dinâmica evolutiva é conhecida como “pulsação evolutiva” (*species-pump*; Haffer, 1969) ou “pulsação da biodiversidade” (*biodiversity pump*; Rull, 2005).

Figura 1 - Modelo esquemático do *flickering connectivity*, fenômeno ocasionado pelas oscilações climáticas ao longo do tempo. Uma população isolada em uma montanha, durante um período interglacial (representado pelo sol), possui uma dada constituição genética (representado pela barra em gradiente). Conforme o clima se torna mais frio (representado pelo floco de neve), as populações buscam seu ótimo ecológico, expandindo-se para altitudes menores. Dessa forma a espécie hipotética consegue alcançar outros ambientes. Durante o período de isolamento geográfico, caso haja pouco (ou nenhum) fluxo gênico entre as populações, a deriva genética e também a seleção natural contribuem para a diferenciação genética entre as populações. Repetidos ciclos de expansão e retração podem, eventualmente, dar origem a linhagens divergentes que já não conseguem se reproduzir, originando novas espécies. Este fenômeno é conhecido como *species pump*.



Fonte: o autor.

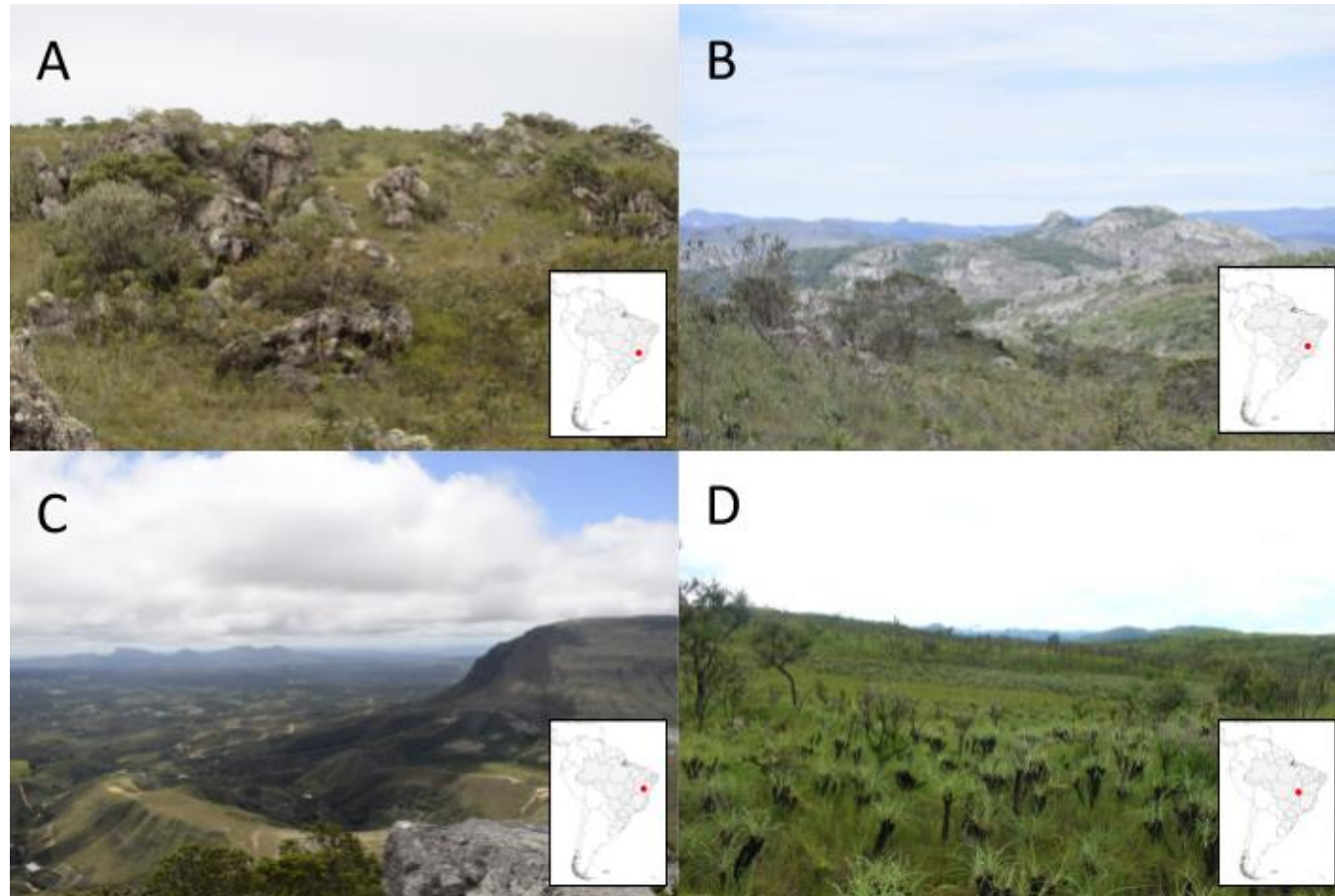
Montanhas do leste da América do Sul

Apesar da relativa estabilidade geomorfológica das montanhas pré-cambrianas do leste da América do Sul e o papel das mudanças climáticas no desenvolvimento de sua biota (SCHAEFER et al., 2016), os estudos biogeográficos realizados em diferentes montanhas desta região apontam padrões distintos. Por exemplo, a história da biota das montanhas graníticas do sudeste brasileiro, como as Serra da Mantiqueira e do Mar, exibe uma similaridade florística e faunística com outras vegetações típicas de montanha e de ambientes temperados, como os *páramos* andinos (SAFFORD, 2007; CHAVES et al., 2015). Desta forma, a história evolutiva da biota dessas montanhas está mais relacionada àquela região Patagônica-Chacoana (FIASCHI; PIRANI, 2009; CHAVES et al., 2015).

Por outro lado, a história evolutiva da biota das montanhas quartzíticas brasileiras, como a Cadeia do Espinhaço e demais serras isoladas no Platô do Brasil Central (e.g., Serra dos Pirineus e Chapada dos Veadeiros) (Figura 2), está intimamente relacionada com os biomas que as circundam (i.e., o Cerrado, a Caatinga e a Mata Atlântica) (NEVES et al., 2018; COLLI-SILVA; VASCONCELOS; PIRANI, 2019). Neste contexto, estas montanhas apresentam-se como um excelente modelo para testar o papel do *species-pump* na dinâmica demográfica das espécies

ao longo do tempo, como também para verificar a influência das oscilações climáticas na formação de sua biota.

Figura 2 - Áreas de campos rupestres. A) Típica formação de campo rupestre, com afloramentos rochosos e vegetação majoritariamente herbáceo-arbustiva, no Parque Estadual do Biribiri (Diamantina – MG). B) Campo rupestre em área quartzítica (montanhas ao fundo), em Serro – MG. C) Contraste altitudinal entre uma montanha quartzítica e o entorno, em Barra da Estiva – BA. D) Campo rupestre no Platô Central Brasileiro, na Chapada dos Veadeiros (Alto Paraíso de Goiás – GO).



Fonte: Foto D por Rodolph Delfino Sartin. As demais pertencem ao autor.

Montanhas Quartzíticas Brasileiras

As Montanhas Quartzíticas Brasileiras (*Brazilian Quartzitic Mountains*, BQM) abrigam um dos mais biodiversos ecossistemas no planeta, os campos rupestres (CONCEIÇÃO; PIRANI, 2016; VASCONCELOS et al., 2020). Este ecossistema é encontrado primariamente acima dos 900 m de altitude nas BQM, sendo constituído por uma vegetação xerófita, dominada por espécies herbáceas e arbustivas. As plantas dos campos rupestres geralmente apresentam diversas adaptações para sobreviver aos solos rasos e pobres em nutrientes, mas também para suportar a alta incidência solar somada a uma intensa variação de temperatura ao longo do dia (GIULIETTI; PIRANI, 1988; ZAPPI et al., 2017). Os campos rupestres tem atraído a atenção de gerações de cientistas interessados em entender e desvendar os processos evolutivos que puderam gerar esta incrível biota, sendo considerados a estabilidade geológica juntamente com as oscilações climáticas do passado os fatores preponderantes que levaram à alta biodiversidade endêmica destas montanhas (ANTONELLI et al., 2010; RIBEIRO et al., 2014; BARRES et al., 2019).

A Cadeia do Espinhaço, localizada no leste do Brasil, é uma das principais formações quartzíticas e abriga a maior parte da vegetação de campos rupestres do Brasil (SILVEIRA et al., 2016). Nestas montanhas, padrões de endemismo associados a diferentes áreas já foram revelados por estudos anteriores (ECHTERNACHT et al., 2011; CHAVES et al., 2015; CAMPOS et al., 2019), levando ao reconhecimento de regiões biogeográficas distintas, como na sua porção setentrional, a província da Chapada Diamantina, e na porção centro-sul, a província do Sul do Espinhaço, essa última ainda subdividida em três distritos: Grão-Mogol, Platô de Diamantina e Quadrilátero Ferrífero (COLLI-SILVA; VASCONCELOS; PIRANI, 2019).

Mas será que as flutuações climáticas do passado foram capazes de moldar esses padrões biogeográficos atuais? Seguindo a hipótese da *flickering connectivity*, se os ciclos de contração e retração estão envolvidos nos padrões biogeográficos do Espinhaço, então seria esperado observar processos microevolutivos (e.g., deriva genética, fluxo gênico restrito e seleção natural) agindo a nível populacional, acarretando nos primeiros passos para a divergência entre linhagens (LI et al., 2018) (Figura 1).

Bromeliaceae: um modelo para estudos filogeográficos nos Neotrópicos

A família Bromeliaceae é reconhecida como um excelente exemplo de radiação adaptativa na região Neotropical (BENZING, 2000; GIVNISH et al., 2014). O metabolismo fotossintético CAM, os tricomas peltados, o epifitismo, a polinização por aves e as folhas em forma de tanque capazes de armazenar água são exemplos de inovações-chave que possibilitaram as Bromeliaceae colonizar diversos ambientes em curto período de tempo (GIVNISH et al., 2014; SILVESTRO et al., 2014).

As Bromeliaceae possivelmente alcançaram o leste do Brasil através de eventos de dispersão oriundos dos Andes há ca. 8.5 milhões de anos atrás (GIVNISH et al. 2011). De acordo com esta hipótese, a circulação das massas de ar vindas do Oceano Pacífico naquele período foi bloqueada pelo soerguimento dos Andes e o clima no leste do Brasil se tornou mais ameno e chuvoso com a elevação da Serra do Mar e a consequente estagnação da umidade vinda do Oceano Atlântico (DE ALMEIDA; CARNEIRO, 1998; INSEL et al., 2009). Este clima proporcionou um cenário ideal para a proliferação e radiação de bromélias na Floresta Atlântica, colonizando posteriormente áreas adjacentes, como os campos rupestres do Espinhaço (GIVNISH et al. 2011; VERSIEUX et al. 2012).

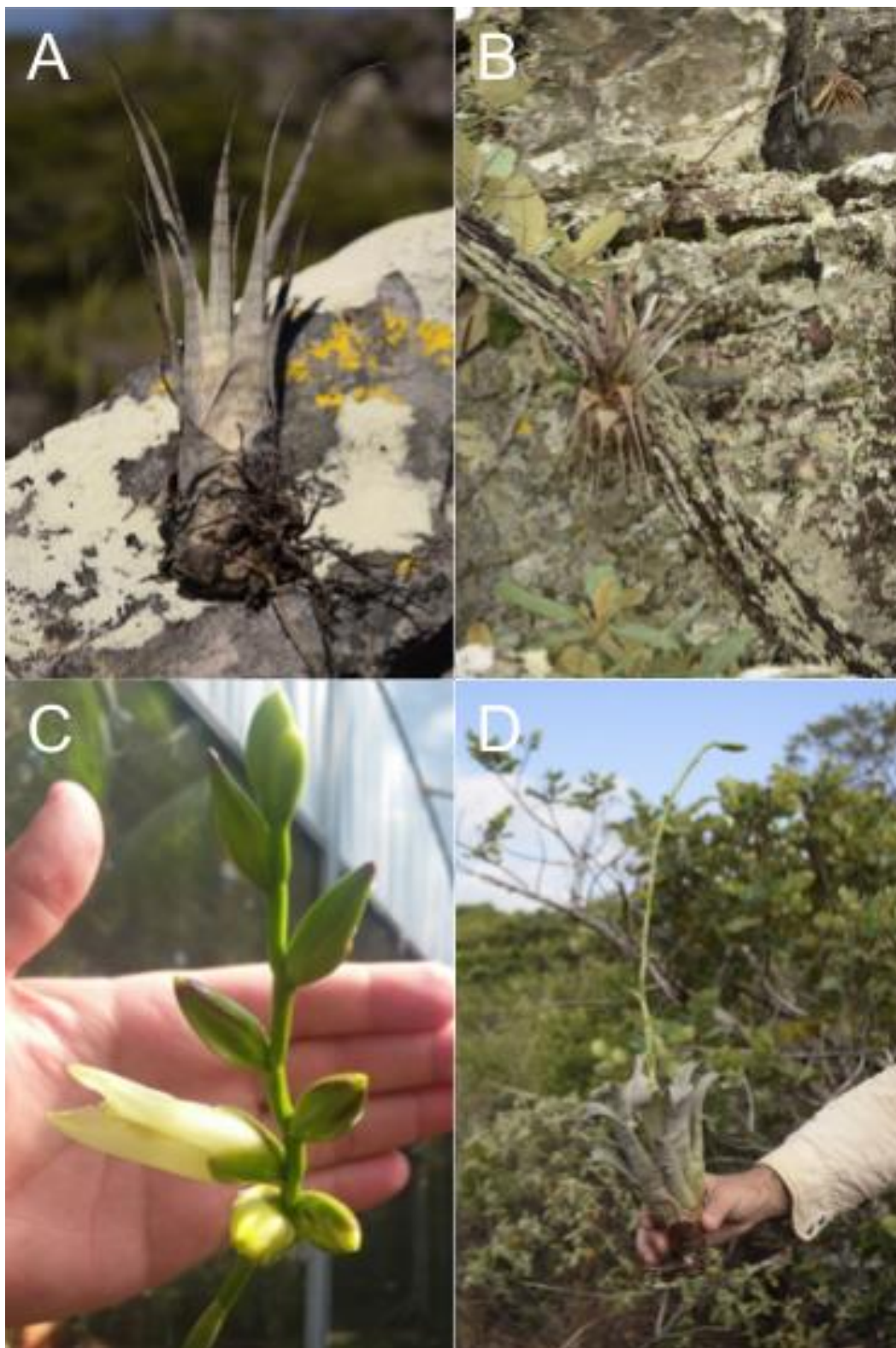
Na cadeia do Espinhaço, diversos levantamentos florísticos (RAPINI et al. 2008) demonstraram que a família Bromeliaceae possui um elevado número de espécies endêmicas, sendo os campos rupestres do Espinhaço considerados como um dos centros de diversificação para a família (VERSIEUX et al. 2008). Contudo, ainda não há estudos que indiquem quais fatores desencadearam a abundância e o endemismo deste grupo no Espinhaço. Assim, entender quais processos estão envolvidos na distribuição atual e prévia de Bromeliaceae para o Espinhaço possibilitaria testar hipóteses biogeográficas ocorrentes não apenas para a família, como também para a biota do Espinhaço como um todo.

Dessa forma, nós utilizamos abordagens filogeográficas para compreender o papel das oscilações climáticas do passado na formação dos padrões de estruturação genética e na diversificação da biota das BQM. Para tanto, nós selecionamos uma espécie endêmica e distribuída por todo o Espinhaço, a bromélia *Vriesea oligantha* (Figura 3) como modelo para investigar os fatores que moldaram a

diversidade e estruturação genética da biota da Cadeia do Espinhaço. Além disso, também buscamos outros organismos endêmicos do Espinhaço (e de outras áreas de campos rupestres do Brasil) para avaliar o papel que as oscilações climáticas do passado tiveram na demografia desta comunidade como um todo. Com essas duas abordagens combinadas, tentamos compreender os padrões de diversificação da Cadeia do Espinhaço.

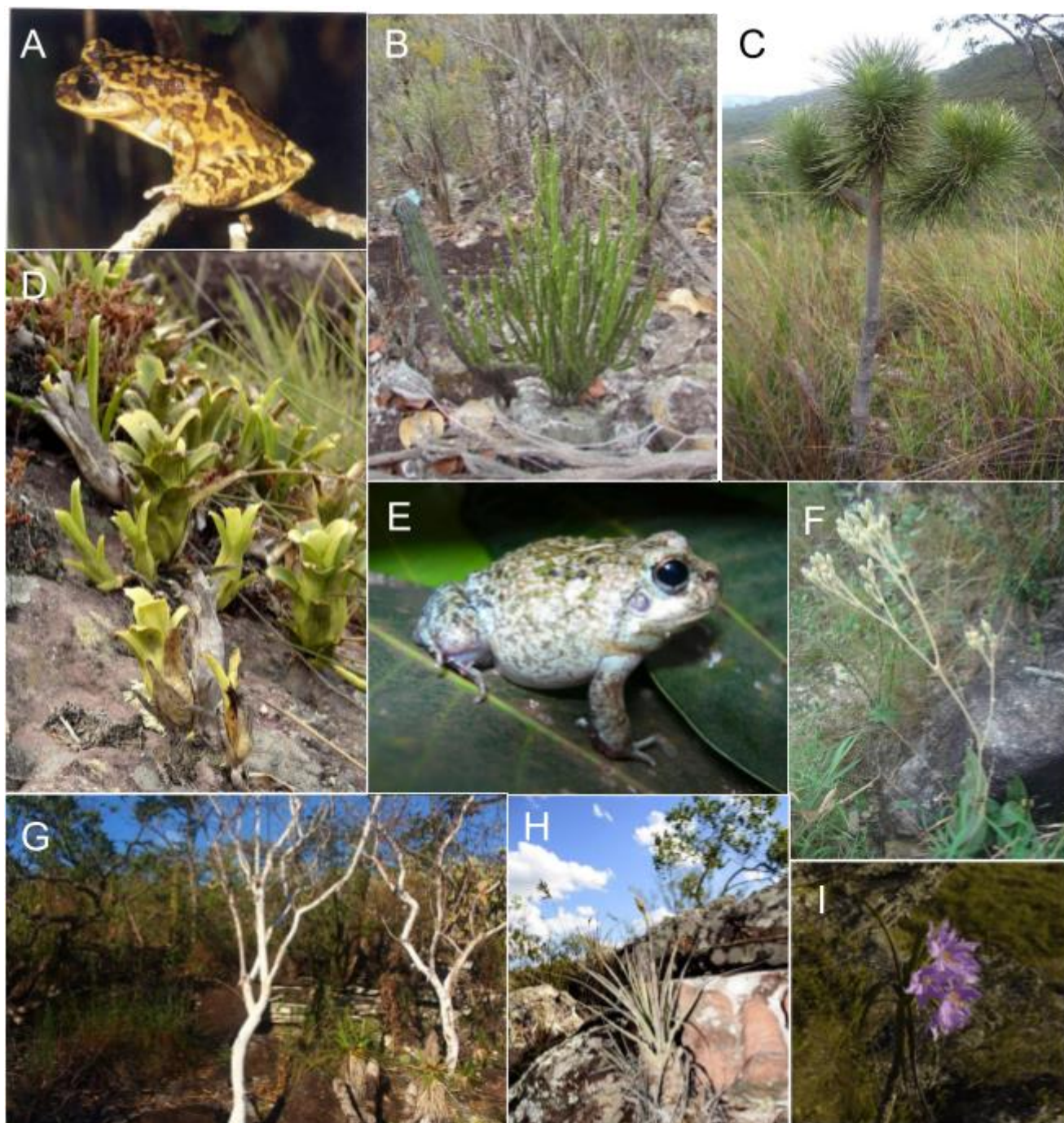
:

Figura 3 - A bromélia *Vriesea oligantha*, organismo modelo dos capítulos I e II. A) *V. oligantha* em seu hábito rupícola e B) epifítico. C) Flor e D) Inflorescência de *V. oligantha*.



Fonte: Foto C por Kléber Rezende Silva. As demais pertencem ao autor.

Figura 4 - Espécies endêmicas das BQM analisadas no Capítulo III. A) *Bokermannohyla saxicola*; B) *Euphorbia attastoma*; C) *Lychnophora ericoides*; D) *Neoregelia bahiana*; E) *Pleurodema alium*; F) *Richterago discoidea*; G) *Tibouchina papyrus*; H) *Vriesea oligantha*; I) *Vellozia auriculata*.



Fontes: A) Lucas Grandinetti; B) Fernanda Hurbath; C) Mauro Cruz; D) o autor; E) L. B. Nascimento; F) Nádia Roque; G) Rodolph Delfino Sartin; H) o autor; I) Cecília Fiorini.

Referências da Introdução Geral

- ALCANTARA, S.; REE, R. H.; MELLO-SILVA, R. Accelerated diversification and functional trait evolution in Velloziaceae reveal new insights into the origins of the campos rupestres' exceptional floristic richness. *Annals of Botany*, Londres, v. 122, n. 1, p. 165–180, 2018.
- ANTONELLI, A. E.; VEROLA, C. F.; PARISOD, C. N.; GUSTAFSSON, A. L. S. Climate cooling promoted the expansion and radiation of a threatened group of South American orchids (Epidendroideae: Laeliinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, Londres, v. 100, n. 3, p. 597–607, 2010.
- ANTONELLI, A.; NYLANDER, J. A. A.; PERSSON, C.; SANMARTÍN, I. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 106, n. 24, p. 9749–54, 2009.
- ANTONELLI, A.; SANMARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, Utrecht, v. 60, n. 2, p. 403–414, 2011.
- BARRES, L.; BATALHA-FILHO, H.; SCHNADELBACH, A. S.; ROQUE, N. Pleistocene climatic changes drove dispersal and isolation of *Richtera discoidea* (Asteraceae), an endemic plant of campos rupestres in the central and eastern Brazilian sky islands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, Londres, v. 189, n. 2, p. 132–152, 2019.
- BENZING, D. H. *Bromeliaceae - profile of an adaptive radiation*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- CAMPOS, L.; FREIRE MORO, M.; FUNK, V. A.; ROQUE, N. Biogeographical review of Asteraceae in the Espinhaço Mountain Range, Brazil. *The Botanical Review*, Nova Iorque, v. 85, n. 4, p. 293–336, 2019.
- CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, Oxford, v. 35, n. 7, p. 1187–1201, 2008.
- CHAVES, A. V.; FREITAS, G. H. S.; VASCONCELOS, M. F.; SANTOS, F. R. Biogeographic patterns, origin and speciation of the endemic birds from eastern Brazilian mountaintops: a review. *Systematics and Biodiversity*, Cambridge, v. 13, n. 1, p. 1–16, 2015.
- CHAVES, A. V.; VASCONCELOS, M. F.; FREITAS, G. H. S.; SANTOS, F. R. Vicariant events in the montane hummingbird genera *Augastes* and *Schistes* in South America. *Ibis*, Londres, p. ibi.12777, 2019.
- COLLI-SILVA, M.; VASCONCELOS, T. N. C.; PIRANI, J. R. Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern South America. *Journal of Biogeography*, Oxford, v. 46, n. 8, p. 1723–1733, 2019.

CONCEIÇÃO, A. A.; PIRANI, J. R. Succession on the rocky outcrop Vegetation: a rupestrian grassland scheme. In: FERNANDES, G. W. (Ed.). *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Cham: Springer, 2016. p. 181–206.

DE ALMEIDA, F. F.; CARNEIRO, C. R. Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências*, São Paulo, v. 28, n. 2, p. 135 - 150, 1998.

DOWSETT, H. J.; ROBINSON, M. M.; HAYWOOD, A. M.; HILL, D. J.; DOLAN, A. M.; STOLL, D. K.; CHAN, W.; ABE-OUCHI, A.; CHANDLER, M. A.; ROSENBLOOM, N. A.; OTTO-BLIESNER, B. L.; BRAGG, F. J.; LUNT, D. J.; FOLEY, K. M.; RIESSELMAN, C. R. Assessing confidence in Pliocene sea surface temperatures to evaluate predictive models. *Nature Climate Change*, Londres, v. 2, n. 5, p. 365-371, 2012.

DUCHEN, P.; HAUTPHENNE, S.; LEHMANN, L.; SALAMIN, N. Linking micro and macroevolution in the presence of migration. *Journal of Theoretical Biology*, Londres, v. 486, p. 110087, 2020.

ECHTERNACHT, L.; TROVÓ, M.; OLIVEIRA, C. T.; PIRANI, J. R. Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, Jena, v. 206, n. 9, p. 782–791, 2011.

FERRIS, K. G.; WILLIS, J. H. Differential adaptation to a harsh granite outcrop habitat between sympatric *Mimulus* species. *Evolution*, Lancaster, v. 72, n. 6, p. 1225–1241, 2018.

FIASCHI, P.; PIRANI, J. R. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution*, Beijing, v. 47, n. 5, p. 477–496, 2009.

FLANTUA, S. G. A.; O'DEA, A.; ONSTEIN, R. E.; GIRALDO, C.; HOOGHIEMSTRA, H. The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, Oxford, v. 46, n. 8, p. 1808–1825, 2019.

FLANTUA, S.; HENRY, H. Historical connectivity and mountain biodiversity. In: HOORN, C.; PERRIGO, A.; (Eds.). *Mountains, climate and biodiversity*. Hoboken: John Wiley & Sons, 2018. p. 171-185.

FLANTUA, S.; PAYNE, D.; BORREGAARD, MICHAEL BEIERKUHNLEIN, C.; STEINBAUER, M.; DULLINGER, S.; ESSL, F.; IRL, S.; KIENLE, D.; KREFT, H.; LENZNER, B.; NORDER, S.; RIJSDIJK, K.; RUMPF, S.; WEIGELT, P.; FIELD, R. Snapshot isolation and isolation history challenge the analogy between mountains and islands used to understand endemism. *Global Ecology and Biogeography*, Oxford, v. 29, n. 10, p. 1–23, 2020.

GIULIETTI, A. M. A. M.; PIRANI, J. R. J. R. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaco Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: VANZOLINI, P. E.; HEYER, W. R. (Eds.). *Proceedings of a Workshop*

on *Neotropical Distribution Patterns*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1988. p. 39-69.

GIVNISH, T. J.; MILLAM, K. C.; EVANS, T. M.; HALL, J. C.; PIRES, J. C.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American–African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndhF* sequence data. *International Journal of Plant Sciences*, Chicago, v. 165, n. 4, p. S35–S54, 2004.

GIVNISH, T. J.; BARFUSS, M. H. J.; EE, B. V.; RIINA, R.; SCHULTE, K.; HORRES, R.; GONSISKA, P. a.; JABAILY, R. S.; CRAYN, D. M.; SMITH, J. A. C.; WINTER, K.; BROWN, G. K.; EVANS, T. M.; HOLST, B. K.; LUTHER, H.; TILL, W.; ZIZKA, G.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J.; VAN EE, B.; RIINA, R.; SCHULTE, K.; HORRES, R.; GONSISKA, P. a.; JABAILY, R. S.; CRAYN, D. M.; SMITH, J. A. C.; WINTER, K.; BROWN, G. K.; EVANS, T. M.; HOLST, B. K.; LUTHER, H.; TILL, W.; ZIZKA, G.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, Baltimore, v. 98, n. 5, p. 872–95, 2011.

GIVNISH, T. J.; BARFUSS, M. H. J.; EE, B. Van; RIINA, R.; SCHULTE, K.; HORRES, R.; GONSISKA, P. A.; JABAILY, R. S.; CRAYN, D. M.; SMITH, J. A. C.; WINTER, K.; BROWN, G. K.; EVANS, T. M.; HOLST, B. K.; LUTHER, H.; TILL, W.; ZIZKA, G.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Orlando, v. 71, n. 1, p. 55–78, 2014.

GUEDES, T. B.; AZEVEDO, J. A. R.; BACON, C. D.; PROVETE, D. B.; ANTONELLI, A. Diversity, Endemism, and Evolutionary History of Montane Biotas Outside the Andean Region. In: RULL, V.; CARNAVAL, A. *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*. Cham: Springer, 2020. p. 299-328.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science*, Washington, v. 165, n. 3889, p. 131–137, 1969.

HUGHES, C. E.; PENNINGTON, R. T.; ANTONELLI, A. Neotropical plant evolution: assembling the big picture. *Botanical Journal of the Linnean Society*, Londres, v. 171, n. 1, p. 1-18, 2013.

HUMBOLDT, A. von. *Ideen zu einer Geographie der Pflanzen: nebst einem Naturgemälde der Tropenländer: auf Beobachtungen und Messungen gegründet, welche vom 10ten Grade nördlicher bis zum 10ten Grade südlicher Breite, in den Jahren 1799, 1800, 1801, 1802 und 1803 anges.* Tübingen: Cotta.1807.

INSEL, N.; POULSEN, C. J.; EHLERS, T. A. Influence of the Andes Mountains on South American moisture, transport, convection, and precipitation. *Climate Dynamics*, Amsterdam, Cambridge, v. 35, p. 1477 - 1492, 2010.

- LAGOMARSINO, L. P.; CONDAMINE, F. L.; ANTONELLI, A.; MULCH, A.; DAVIS, C. C. The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *New Phytologist*, Cambridge, v. 210, n. 4, p. 1430–1442, 2016.
- LEAL, B. S. S.; CHAVES, C. J. N.; KOEHLER, S.; BORBA, E. L. When hybrids are not hybrids: a case study of a putative hybrid zone between *Cattleya coccinea* and *C. brevipedunculata* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, Londres, v. 181, n. 4, p. 621–639, 2016.
- LEAL, B. S. S.; PALMA-SILVA, C.; PINHEIRO, F. Phylogeographic studies depict the role of space and time scales of plant speciation in a highly diverse Neotropical region. *Critical Reviews in Plant Sciences*, Filadélfia, v. 35, n. 4, p. 215–230, 2016.
- LI, J.; HUANG, J. P.; SUKUMARAN, J.; KNOWLES, L. L. Microevolutionary processes impact macroevolutionary patterns. *BMC Evolutionary Biology*, Londres, v. 18, n. 1, p. 1–8, 2018.
- MADRIÑÁN, S.; CORTÉS, A. J.; RICHARDSON, J. E. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, Lausanne, v. 4, n. OCT, p. 1–7, 2013.
- MAGALHÃES, R. F.; LEMES, P.; SANTOS, M. T. T.; MOL, R. M.; RAMOS, E. K. S.; OSWALD, C. B.; PEZZUTI, T. L.; SANTOS, F. R.; BRANDÃO, R. A.; GARCIA, P. C. A. Evidence of introgression in endemic frogs from the campo rupestre contradicts the reduced hybridization hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, Londres, in advance, p. 1–16, 2020.
- MARTÍNEZ-BOTÍ, M. A.; FOSTER, G. L.; CHALK, T. B.; ROHLING, E. J.; SEXTON, P. F.; LUNT, D. J.; PANCOST, R. D.; BADGER, M. P. S.; SCHMIDT, D. N. Plio-Pleistocene climate sensitivity evaluated using high-resolution CO₂ records. *Nature*, Londres, v. 518, n. 7537, p. 49–54, 2015.
- MOTA, M. R.; PINHEIRO, F.; LEAL, B. S. dos S.; SARDELLI, C. H.; WENDT, T.; PALMA-SILVA, C. From micro- to macroevolution: insights from a Neotropical bromeliad with high population genetic structure adapted to rock outcrops. *Heredity*, Londres, v. 125, n. 5, p. 353–370, 2020.
- MOTA, M. R.; PINHEIRO, F.; LEAL, B. S. S.; WENDT, T.; PALMA-SILVA, C. The role of hybridization and introgression in maintaining species integrity and cohesion in naturally isolated inselberg bromeliad populations. *Plant Biology*, Stuttgart, v. 21, n. 1, p. 122–132, 2019.
- NEVES, D. M.; DEXTER, K. G.; PENNINGTON, R. T.; BUENO, M. L.; DE MIRANDA, P. L. S.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Lack of floristic identity in campos rupestres — A hyperdiverse mosaic of rocky montane savannas in South America. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, Jena, v. 238, p. 24–31, 2018.

PALMA-SILVA, C.; WENDT, T.; PINHEIRO, F.; BARBARÁ, T.; FAY, M. F.; COZZOLINO, S.; LEXER, C. Sympatric bromeliad species (*Pitcairnia* spp.) facilitate tests of mechanisms involved in species cohesion and reproductive isolation in Neotropical inselbergs. *Molecular Ecology*, Oxford, v. 20, n. 15, p. 3185–3201, 2011.

PEDREIRA, A. J.; DE WAELE, B. Contemporaneous evolution of the palaeoproterozoic mesoproterozoic sedimentary basins of the São Francisco-Congo craton. *Geological Society, London, Special Publication*, Londres, v. 294, n. 1, p. 33–48, 2008.

PERRIGO, A.; HOORN, C.; ANTONELLI, A. Why mountains matter for biodiversity. *Journal of Biogeography*, Oxford, v. 47, n. 2, p. 315 – 325, 2020.

PINHEIRO, F.; DANTAS-QUEIROZ, M. V.; PALMA-SILVA, C. Plant species complexes as models to understand speciation and evolution: a review of South American studies. *Critical Reviews in Plant Sciences*, Filadélfia, v. 37, n. 1, p. 54–80, 2018.

RAPINI, A.; RIBEIRO, P.; LAMBERT, S.; PIRANI, J. A flora dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade*, Belo Horizonte, v. 4, n. 1–2, p. 16–24, 2008.

RIBEIRO, P. L.; RAPINI, A.; DAMASCENA, L. S.; VAN DEN BERG, C. Plant diversification in the Espinhaço Range: Insights from the biogeography of *Minaria* (Apocynaceae). *Taxon*, Utrecht, v. 63, n. 6, p. 1253–1264, 2014.

RULL, V. Biotic diversification in the Guayana Highlands: a proposal. *Journal of Biogeography*, Oxford, v. 32, n. 6, p. 921–927, 2005.

RULL, V.; MONTOYA, E.; NOGUÉ, S.; SAFONT, E.; VEGAS-VILARRÚBIA, T. Climatic and ecological history of Pantepui and surrounding areas. In: RULL, V.; VEGAS-VILARRÚBIA, T.; HUBER, O.; SEÑARIS, C. (Eds.). *Biodiversity of Pantepui: the pristine "Lost World" of the Neotropical Guiana Highlands*. Amsterdã: Elsevier, 2019. p. 33–54.

SAFFORD, H. Brazilian Páramos IV. Phytogeography of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, Oxford, v. 34, n. 10, p. 1701–1722, 2007.

SEDANO, R. E.; BURNS, K. J. Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography*, Oxford, v. 37, n. 2, p. 325–343, 2010.

SÉRSIC, A. N.; COSACOV, A.; COCUCCI, A. A.; JOHNSON, L. A.; POZNER, R.; AVILA, L. J.; SITES, J. W.; MORANDO, M. Emerging phylogeographical patterns of plants and terrestrial vertebrates from Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society*, Londres, v. 103, n. 2, p. 475–494, 2011.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesta tese, utilizamos distintas abordagens filogeográficas para responder como processos microevolutivos puderam gerar os padrões macroevolutivos existentes nas BQM. A espécie modelo utilizada neste trabalho, a bromélia *Vriesea oligantha*, com populações distribuídas ao longo de toda a cadeia do Espinhaço, oferece um grande potencial para compreender os processos microevolutivos responsáveis pela diversificação da biota endêmica destas montanhas.

No Capítulo I foram otimizados marcadores nucleares, que posteriormente, no Capítulo II, foram aplicados juntamente com marcadores plastidiais bem como as análises de modelagem de nicho ecológico, para investigar a história evolutiva de *V. oligantha*. Através da datação realizada, verificamos que a espécie se originou há ca. de três milhões de anos, demonstrando que *V. oligantha* é um bom modelo para testar os efeitos das flutuações climáticas do passado, perdurando desde o final do Plioceno até os dias de hoje. De fato, constatamos que a diversificação intraespecífica de *V. oligantha* é bem antiga, remontando ao meio do Pleistoceno. Esta antiga divergência é possivelmente fruto da deriva genética ocorrente nas populações, já que o fluxo gênico interpopulacional é bem baixo (ou até ausente), mas também devido à seleção natural, pois a diferença ambiental entre as populações é um fator importante na estruturação das populações. Nossas previsões feitas através das análises demográficas não foram capazes de captar mudanças significativas no tamanho populacional durante os últimos 120 mil anos em *V. oligantha*, período bem conhecido pela influência das oscilações climáticas na demografia de espécies de montanhas. Contudo, nossas análises de modelagem de nicho ecológico demonstraram uma dinâmica populacional de expansão e contração durante os últimos interglacial e glacial máximos, suscitando dúvidas se realmente as populações *V. oligantha* passaram incólumes às mudanças climáticas durante este período.

Assim, no Capítulo III, investigamos o efeito das oscilações climáticas mais recentes (fim do Pleistoceno e começo do Holoceno) na dinâmica populacional ao nível da comunidade, utilizando técnicas distintas daquelas do Capítulo II. Notavelmente, inferimos uma expansão demográfica síncrona entre diversas espécies das BQM durante o último glacial máximo, incluindo *V. oligantha*.

Majoritariamente, as espécies vegetais apresentaram expansão populacional, enquanto a comunidade animal não seguiu este padrão. As modelagens de nicho ecológico realizadas também corroboram nossas inferências sobre a dinâmica populacional, com exceção do anuro *Bokermannohyla saxicola*, que teve uma enorme área adequada inferida para o último glacial máximo, indo em desacordo à redução populacional estimada pelos dados genéticos.

Além do mais, utilizando regiões biogeográficas do Espinhaço baseadas em níveis de endemismo, encontramos um padrão concordante entre as linhagens de três espécies vegetais. Este padrão concordante é um indício de que os fatores ambientais ocorrentes na Cadeia do Espinhaço estão influenciando fortemente a dinâmica demográfica das espécies. Pressões ambientais que possam limitar assim os tamanhos populacionais, como as flutuações climáticas históricas, são fortes indícios da origem e diversificação das espécies do Espinhaço, explicando a formação dos padrões biogeográficos ocorrentes nestas montanhas.

Através dos resultados presentes nesta tese demonstramos a importância que as oscilações climáticas, tanto aquelas do Plio-Pleistoceno (Capítulo II), quanto aquelas do Pleistoceno-Holoceno (Capítulo III), possuem na origem e diversificação da biota das BQM. Com estes resultados, acreditamos contribuir para elucidarmos os processos evolutivos responsáveis pelos altos níveis de endemismo e diversidade biológica das BQM. Contudo, ainda há muito a ser feito. A próxima frente a ser tomada nos trabalhos de filogeografia e da evolução das espécies nas BQM é a incorporação de dados ecológicos às análises. Ao utilizarmos características como tipos de síndromes de polinização e outras interações ecológicas poderíamos compreender melhor como as relações das espécies com seu ambiente pode influenciar na demografia. Como modelo, *Vriesea oligantha* possui o potencial de elucidar como as interações ecológicas afetaram sua história. Por exemplo, *V. oligantha* possui hábito predominantemente epifítico, vivendo principalmente sobre plantas do gênero *Vellozia*. Neste sentido, será que a dinâmica populacional de espécies de *Vellozia* poderia também influenciar a demografia de *V. oligantha* ao longo do tempo? Será que poderíamos encontrar uma resposta demográfica síncrona entre *V. oligantha* e seus forófitos? Essas são apenas algumas questões que poderão ser elucidadas ao conectarmos as análises

filogeográficas com dados ecológicos, suscitando hipóteses sobre pressões locais das quais os organismos das BQM estariam suscetíveis.

Além disso, as adaptações locais como fatores de divergência intrapopulacional também serão pormenorizadamente investigadas com o uso de dados genômicos e transcriptômicos. Estudos utilizando diversos locus resultam em análises demográficas mais detalhadas e compreensivas, principalmente quando sob uma abordagem de coalescência. Ao conectar os fatores abióticos e bióticos que desencadearam as mudanças no genoma das espécies, poderemos entender com mais precisão como a evolução ocorre não apenas nas BQM, mas em qualquer sistema de montanhas pelo globo.