

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 04/12/2022.

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

**SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA
EM HOLOADENINAE
(ANURA, BRACHYCEPHALOIDEA, CRAUGASTORIDAE)**

ANA PAULA MOTTA

RIO CLARO – SP

2020

ANA PAULA MOTTA

**SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA
EM HOLOADENINAE
(ANURA, BRACHYCEPHALOIDEA, CRAUGASTORIDAE)**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do
Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual
Paulista, como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutor em Ecologia,
Evolução e Biodiversidade.

Orientador: Dr. Célio F. B. Haddad
Coorientador: Dr. José Manuel Padial

RIO CLARO – SP

2020

M921s Motta, Ana Paula
Sistemática e evolução morfológica em Holoadeninae (Anura,
Brachycephaloidea, Craugastoridae) / Ana Paula Motta. – Rio Claro,
2020
328 p. : il., tabs., fotos, mapas
Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad
Coorientador: José Manuel Padial
1. Biologia. 2. Zoologia. 3. Taxonomia (Zoologia). 4. Morfologia
(Animais). 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: SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA
EM HOLOADENINAE (ANURA, BRACHYCEPHALOIDEA,
CRAUGASTORIDAE)**

AUTORA: ANA PAULA MOTTA VIEIRA

ORIENTADOR: CELIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD

COORIENTADOR: JOSÉ MANUEL PADIAL

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



Prof. Dr. CELIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD
(Participação Virtual) Departamento de Zoologia /
UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro – SP



Prof. Dr. IGNACIO JOSÉ DE LA RIVA DE LA VIÑA (Participação Virtual)
Museo Nacional de Ciencias Naturales, Departamento de Biodiversidad y
Biología Evolutiva / Madrid, Espanha



Profª Drª. MARÍA LAURA PONSSA (Participação Virtual) Tucumán, Argentina / CONICET-Fundación Miguel Lillo



Prof. Dr. MARIANE TARGINO ROCHA (Participação Virtual) Departamento de Vertebrados / Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro



Prof. Dr. HELIO RICARDO DA SILVA (Participação Virtual) Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro / Rio de Janeiro-RJ

Rio Claro, 04 de dezembro de 2020

AVISO DE RESPONSABILIDADE NOMENCLATORAL

As alterações taxonômicas apresentadas neste documento, incluindo novos taxa, combinações e sinonímia, são rejeitadas como atos nomenclaturais e não estão disponíveis, de acordo com o Artigo 8.3 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

NOMENCLATORAL DISCLAIMER

The taxonomic changes presented herein, including new taxa, combinations, and synonymy, are disclaimed as nomenclatural acts and are not available, in accordance with Article 8.3 of the International Code of Zoological Nomenclature.

À minha mãe.

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente ao meu orientador Prof. Célio F. B. Haddad e ao meu coorientador Prof. José M. Padial pela oportunidade de aprendizado e amadurecimento acadêmico. Aos amigos do laboratório de herpetologia da UNESP que foram parte muito importante desta experiência.

Aos membros da banca, que aceitaram o convite para avaliar e contribuir com meu trabalho.

A todos os curadores e gerentes das coleções que visitei por me proporcionarem toda a infraestrutura e ajuda necessárias, e aos que gentilmente forneceram material para ser analisado. Este trabalho não seria possível sem as coleções científicas.

Às agências de fomento que me proporcionaram a bolsa de doutorado e auxílios financeiros para pesquisa. A bolsa de doutorado foi concedida pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) processo **141857/2016-1** (totalizando 14 meses) e pela Fundação de Amparo à pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) processos **FAPESP 2017/08488-3, FAPESP (BEPE) 2018/10458-8, e FAPESP (BEPE) 2019/09537-3** (totalizando 41 meses).

À minha mãe, meu exemplo de luta. Obrigada pelo amor e apoio incondicionais.

Agradeço a todos que fizeram parte desta trajetória. Sou um pouco de cada canto que passei e de cada um que encontrei.

“Se procurar bem, você acaba encontrando
não a explicação (duvidosa) da vida,
mas a poesia (inexplicável) da vida.”

Carlos Drummond de Andrade

RESUMO

A subfamília Holoadeninae inclui gêneros em sua maioria distribuídos nos Andes (*Bryophryne*, *Lynchi*us, *Microkayla*, *Niceforonia*, *Noblella*, *Oreobates*, *Phrynop*us, *Psychrophrynella*, *Qosqophryne*), assim como representantes na Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica (*Barycholos*, *Euparkerella*, *Holoaden*, *Oreobates*). “*Eleutherodactylus*” *bilineatus* é incluída como *incertae sedis* nesta subfamília e seu estudo e comparação com os gêneros aos quais ela está relacionada ainda são necessários para resolver sua taxonomia. O gênero *Phrynop*us sofreu grandes mudanças na sua composição de espécies recentemente. Mesmo sendo um grupo com interessante variação em sua morfologia, caracteres morfológicos ainda não foram testados em um contexto filogenético e nenhuma sinapomorfia morfológica foi proposta para o gênero. Além disto, espécies do clado composto por *Phrynop*us, *Lynchi*us e *Oreobates* apresentam interessante diversidade de formas e estão presentes em diferentes habitats distribuídos na América do Sul, constituindo um grupo ideal para o teste de diversas hipóteses evolutivas. Assim, o presente trabalho apresenta análises filogenéticas de evidência total utilizando dados genotípicos e fenotípicos para inferir as relações filogenéticas das espécies de *Phrynop*us, assim como dos gêneros de Holoadeninae; elucida as relações filogenéticas e a taxonomia de “*Eleutherodactylus*” *bilineatus*, e descreve um novo gênero de Holoadeninae; e mostra que a ocupação independente de habitats semelhantes é responsável pela convergência no formato do corpo das espécies de *Lynchi*us, *Oreobates* e *Phrynop*us. Além disto, são feitas contribuições para a taxonomia dos gêneros *Lynchi*us e *Oreobates*, que incluem a revisão de *O. heterodactylus* e *O. crepitans* e a descrição de uma nova espécie de *Oreobates* da Bolívia; descrição de uma nova espécie de *Lynchi*us e uma nova espécie de *Oreobates* do Peru; e novos registros para a distribuição de *O. antrum*.

Palavras-chave: Convergência, Osteologia, Sistemática, Taxonomia, Terrarana.

ABSTRACT

The subfamily Holoadeninae includes genera mostly distributed in the Andes (*Bryophryne*, *Lynchi*us, *Microkayla*, *Niceforonia*, *Noblella*, *Oreobates*, *Phrynop*us, *Psychrophrynella*, and *Qosqophryne*), as well as representatives in the Amazon, Cerrado and Atlantic Forest (*Barycholos*, *Euparkerella*, *Holoaden*, and *Oreobates*). “*Eleutherodactylus*” *bilineatus* is included in the subfamily as *incertae sedis* and its study and comparison with its relative genera are still necessary to resolve its taxonomy. The *Phrynop*us genus has recently undergone major changes in its composition. Even though it is a group with interesting variation in its morphology, morphological characters have not yet been tested in a phylogenetic context and no morphological synapomorphy has been proposed for the genus. In addition, species from the clade composed of *Phrynop*us, *Lynchi*us and *Oreobates* have an interesting diversity of forms and are present in different habitats distributed in South America, constituting an ideal group for testing evolutionary hypotheses. This study includes total evidence phylogenetic analyses using genotypic and phenotypic data to infer the phylogenetic relationships of *Phrynop*us, as well as of the genera of Holoadeninae; elucidates the phylogenetic relationships and taxonomy of “*Eleutherodactylus*” *bilineatus*, describing a new genus of Holoadeninae; and shows that the independent occupation of similar habitats is responsible for the convergence in the body shape of species of *Lynchi*us, *Oreobates* and *Phrynop*us. It also includes contributions to the taxonomy of *Lynchi*us and *Oreobates*, which encompass the review of *O. heterodactylus* and *O. crepitans*, as well as the description of a new species of *Oreobates* from Bolivia; description of a new species of *Lynchi*us and a new species of *Oreobates* from Peru; and new records for the distribution of *O. antrum*.

Keywords: Convergence, Osteology, Systematics, Taxonomy, Terrarana.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	15
Referências	19
 Seção 1 - Sistemática e Evolução Morfológica	21
Unmasking convergence in the high Andes: total evidence phylogeny of <i>Phrynopus</i> and phenotypic evolution in Holoadeninae (Anura: Brachycephaloidea).....	22
Introduction	25
Materials and methods	30
Results	40
Discussion	43
Conclusions	56
References	57
Tables	70
Figure captions	88
Figures.....	90
Appendices	98
 A new terraranan genus from the Brazilian Atlantic Forest with comments on the systematics of Brachycephaloidea (Amphibia: Anura).....	119
Introduction	121
Materials and methods	123
Results	126
Discussion	130
References	134
Tables	143
Figure captions	146
Figures.....	148
List of supporting information	155
Appendix	163

Habitat rather than altitudinal shifts drive morphological evolution in a continental radiation of New World direct-developing frogs	164
Introduction	166
Materials and methods	168
Results	171
Discussion	172
References	176
Tables	182
Figure captions	184
Figures	186
Supplementary material	191

Seção 2 - Contribuições taxonômicas

On the identity of species of <i>Oreobates</i> (Anura: Craugastoridae) from central South America, with the description of a new species from Bolivia	204
Introduction	206
Materials and methods	210
Results	215
Discussion	234
References	241
Tables	250
Figure captions	259
Figures	262
Appendices	271

Two new species of terrestrial-breeding frogs (Anura: Brachycephaloidea) from Cordillera de Colán, Peru	275
Introduction	277
Materials and methods	279
Results	282
Discussion	295
References	299
Tables	305

Figure captions	307
Figures.....	309
Appendices	316
New distribution records of <i>Oreobates antrum</i> Vaz-Silva, Maciel, Andrade, and Amaro, 2018, a cave-associated species from the Seasonally Dry Tropical Forest in the Brazilian Cerrado (Anura: Brachycephaloidea: Craugastoridae).....	319
References	322
Figures.....	324
CONCLUSÕES GERAIS	326

1 INTRODUÇÃO GERAL

2 O clado dos anuros neotropicais com ovos terrestres e desenvolvimento direto,
3 superfamília Brachycephaloidea, é composto por mais de 1000 espécies e compreende em torno
4 de um terço de todas as espécies de anuros descritas para o novo mundo (Frost, 2020). As
5 espécies deste grupo, conhecido como terrarana, tem sido incluídas em diversas análises
6 filogenéticas com diferentes abrangências taxonômicas, diferentes conjuntos de dados e
7 diferentes métodos analíticos (Hedges et al. 2008; Pyron & Wiens, 2011; Padial et al. 2012;
8 Padial et al. 2014; Heinicke et al., 2018; Jetz and Pyron, 2018). Todavia, as filogenias existentes
9 são discordantes em diversos pontos, resultando em extensa instabilidade taxonômica em níveis
10 de famílias, subfamílias e gêneros.

11 Em uma revisão recente de Brachycephaloidea, Padial et al. (2014) propuseram uma
12 nova taxonomia para o grupo e reconheceram três famílias: Brachycephalidae, Craugastoridae
13 e Eleutherodactylidae. A família Craugastoridae compreende 857 espécies distribuídas em 3
14 subfamílias, incluindo a subfamília Holoadeninae. Gêneros de Holoadeninae estão em sua
15 maioria distribuídos nos Andes (*Bryophryne*, *Lynchi*, *Microkayla*, *Niceforonia*, *Noblella*,
16 *Oreobates*, *Phrynopus*, *Psychrophrynella*, *Qosqophryne*), mas também incluem representantes
17 na Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica (*Barycholos*, *Euparkerella*, *Holoaden*, *Oreobates*).

18 Análises filogenéticas utilizando caracteres moleculares recuperaram a espécie
19 *Ischnocnema bilineata* como pertencente a um clado incluindo os gêneros *Barycholos* e
20 *Noblella*. Esta espécie foi removida do gênero *Ischnocnema* e incluída na família Holoadeninae
21 como “*Eleutherodactylus*” *bilineatus* (Canedo & Haddad, 2012). A análise da morfologia desta
22 espécie e comparação com os gêneros aos quais ela está relacionada ainda são necessários para
23 resolver sua taxonomia.

24 *Phrynopus* é composto atualmente por 35 espécies com distribuição restrita aos Andes
25 centrais do Peru. Lynch (1975) classificou espécies como pertencentes a *Phrynopus* baseado

principalmente em caracteres dos dígitos. Porém, a monofilia de *Phrynopus* (*sensu* Lynch, 1975) foi enfaticamente rejeitada em todas as análises filogenéticas moleculares (Hedges et al. 2008; Pyron & Wiens, 2011; Padial et al. 2012; Padial et al. 2014; Heinicke et al., 2018; Jetz and Pyron, 2018). Nenhum trabalho até então teve como foco uma revisão sistemática do gênero considerando sua diversidade morfológica, e as mudanças na composição de espécies de *Phrynopus* tem sido feitas principalmente com base em evidências moleculares.

O gênero *Phrynopus* tem sido recuperado em diferentes análises filogenéticas como parte de um clado que inclui os gêneros *Lynchiuss* e *Oreobates* (Hedges et al., 2008; Padial et al., 2009; Pyron & Wiens, 2011; Padial et al., 2012; Padial et al., 2014). *Lynchiuss* foi proposto por Hedges et al. (2008) para um clado até então formado por três espécies: *Lynchiuss flavomaculatus* (Parker, 1938), *L. nebulanastes* (Cannatella, 1984) e *L. parkeri* (Lynch, 1975). Posteriormente, *Oreobates simmonsii* foi transferido para *Lynchiuss* (Padial et al. 2012) e três novas espécies foram descritas (Motta et al., 2016; Sánchez-Nivicela et al., 2019). Assim, o gênero é hoje composto por sete espécies distribuídas na Cordilheira Oriental no sul do Equador e Cordilheira de Huancabamba no norte do Peru, entre 1800m e 3100m de altitude.

Oreobates foi removido do sinônimo de *Ischnocnema* e revalidado por Caramaschi & Canedo (2006), que incluíram seis espécies no gênero. Após a revalidação, *Oreobates* teve um rápido aumento no número de espécies. Padial et al. (2008) apresentaram uma filogenia de *Oreobates* e classificaram 14 espécies de um clado como pertencentes ao gênero. Em uma revisão mais completa do gênero, Padial et al. (2012) apresentam evidências morfológicas e moleculares que suportam a existência de 22 espécies em *Oreobates*. O gênero é composto atualmente por 25 espécies distribuídas em diversos habitats, como Amazônia, Cerrado, além de florestas e vales nos Andes.

Apesar da suposta monofilia de *Lynchiuss*, *Oreobates* e *Phrynopus*, bem como a monofilia do clado formado por estes três gêneros, terem sido recuperados em diferentes

análises filogenéticas (Hedges et al., 2008; Padial et al., 2009; Pyron & Wiens, 2011; Padial et al., 2012; Padial et al., 2014), a relação entre estes gêneros não é bem estabelecida e varia dependendo do dataset e método de análise empregado. Desta forma, apesar de evidências moleculares em análises filogenéticas terem conduzido um rápido crescimento no entendimento das relações filogenéticas e diversidade de espécies neste clado, ainda é necessário reverter a falta de evidências morfológicas, já que caracteres morfológicos nunca foram testados em um contexto filogenético e, portanto, sinapomorfias ainda não foram encontradas para o grupo.

Além disso, a evolução independente de características semelhantes em espécies que ocupam o mesmo habitat suporta a ideia de que evolução convergente está por trás de vários dos padrões recorrentes observados na variação morfológica em espécies de *Lynchi*us, *Oreobates* e *Phrynop*us (Padial et al., 2012). Por exemplo, as duas espécies andinas do gênero *Oreobates* (*O. ayacucho* e *O. pereger*) se assemelham a *Lynchi*us e *Phrynop*us, gêneros que têm distribuições relativamente pequenas e ecologicamente restritas nos Andes. Espécies de habitats mais secos, como Cerrado (*O. crepitans* e *O. heterodactylus*) ou vales secos andinos (*O. ibischi* e *O. discoidalis*), que frequentemente se empoleiram em vegetação baixa, têm corpo esbelto e apresentam longas extremidades com falanges terminais em forma de T e discos grandes nos dedos das mãos e dos pés. A semelhança entre espécies de *Oreobates* de florestas montanas e planícies amazônicas com *Lynchi*us *simmons*i (ou seja, pele com tubérculos, extremidades longas, cabeça relativamente grande e tubérculos plantares cônicos) também indica a evolução convergente como resultado da adaptação a ambientes florestais (Motta et al., 2016).

Desta forma, os objetivos deste projeto incluem: (I) realizar uma análise filogenética de evidência total utilizando dados genotípicos (sequências de DNA) e fenotípicos (morfologia externa, interna e osteologia) para inferir as relações filogenéticas das espécies de *Phrynop*us e de gêneros da subfamília Holoadeninae, assim como a evolução de caracteres neste grupo, (II)

76 elucidar as relações filogenéticas e a taxonomia de “*Eleutherodactylus*” *bilineatus*, (III)
77 investigar se fatores ecológicos são os principais responsáveis pela morfologia convergente das
78 espécies de *Lynchi*us, *Oreobates* e *Phrynopus* ou se os padrões morfológicos são condicionados
79 pelas relações filogenéticas, além de (IV) realizar revisões taxonômicas e descrições de novas
80 espécies de *Lynchi*us e *Oreobates*.

81 A tese está dividida em duas seções e cada seção inclui três capítulos. A primeira seção
82 trata da sistemática e evolução morfológica em Holoadeninae, enquanto a segunda seção inclui
83 colaborações taxonômicas para o grupo. Os capítulos foram formatados segundo modelo dos
84 periódicos científicos aos quais os artigos foram ou serão submetidos.

Referências

- CANEDO, C.; HADDAD, C. F. B. Phylogenetic relationships within anuran clade Terrarana, with emphasis on the placement of Brazilian Atlantic rainforest frogs genus *Ischnocnema* (Anura: Brachycephalidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 65, n. 2, p. 610–620, 2012.
- CANNATELLA, D. C. Two new species of the leptodactylid frog genus *Phrynopus*, with comments on the phylogeny of the genus. **Occasional papers of the Museum of Natural History**, University of Kansas, v. 113, p. 1–16, 1984.
- CARAMASCHI, U.; CANEDO, C. Reassessment of the taxonomic status of the genera *Ischnocnema* Reinhard and Lütken, 1862 and *Oreobates* Jiménez-de-la-Espada, 1872, with notes on the synonymy of *Leiuperus verrucosus* Reinhardt and Lütken, 1862 (Anura: Leptodactylidae). **Zootaxa**, v. 1116, p. 43–54, 2006.
- HEDGES, S. B.; DUELLMAN, W. E.; HEINICKE, M. P. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. **Zootaxa**, v. 1737, p. 1–182, 2008.
- HEINICKE, M. P.; LEMMON, A. R.; LEMMON, E. M.; MCGRATH, K.; HEDGES, S. B. Phylogenomic support for evolutionary relationships of New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 118, p. 145–155, 2018.
- JETZ, W.; PYRON, R. A. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. **Nature Ecology & Evolution**, v. 2, p. 850–858, 2018.
- LYNCH, J. D. A review of the Andean leptodactylid frog genus *Phrynopus*. **Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas**, v. 35, p. 1–51, 1975.
- MOTTA, A. P.; CHAPARRO, J. C.; POMBAL JR., J. P.; GUAYASAMIN, J. M.; DE LA RIVA, I.; PADIAL, J. M. Molecular phylogenetics and taxonomy of the Andean genus *Lynchius* Hedges, Duellman, and Heinicke, 2008 (Anura: Craugastoridae). **Herpetological Monographs**, v. 30, p. 119–142, 2016.
- PADIAL, J. M.; CHAPARRO, J. C.; DE LA RIVA, I. Systematics of *Oreobates* and the *Eleutherodactylus discoidalis* species group (Amphibia, Anura), based on two mitochondrial DNA genes and external morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 152, p. 737–773, 2008.
- PADIAL, J. M.; CASTROVIEJO-FISHER, S.; DE LA RIVA, I. The phylogenetic relationships of *Yunganastes* revisited (Anura: Terrarana). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 52, p. 911–915, 2009.
- PADIAL, J. M.; CHAPARRO, J. C.; CASTROVIEJO-FISHER, S.; GUAYASAMIN, J. M.; LEHR, E.; DELGADO A. J.; VAIRA, M.; TEIXEIRA JR., M.; AGUAYO-VEDIA, C. R.; DE LA RIVA, I. A revision of species diversity in the Neotropical genus *Oreobates* (Anura: Strabomantidae), with the description of three new species from the Amazonian slopes of the Andes. **American Museum Novitates**, v. 3752, p. 1–55, 2012.
- PADIAL, J. M.; GRANT, T.; FROST, D. R. Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality. **Zootaxa**, v. 3825, p. 1–132, 2014.
- PARKER, H. W. The vertical distribution of some reptiles and amphibians in southern Ecuador. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 11, n. 2, p. 438–450, 1938.
- PYRON, R. A.; WIENS, J. J. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 61, p. 543–583, 2011.
- SÁNCHEZ-NIVICELA, J. C.; URGILÉS, V. L.; NAVARRETE, M. J.; YÁNEZ-MUÑOZ, M. H.; RON, S. R. A bizarre new species of *Lynchius* (Amphibia, Anura, Strabomantidae)

135 from the Andes of Ecuador and first report of *Lynchi* *parkeri* in Ecuador. **Zootaxa**, v. 4567,
136 p. 1–24, 2019.

5132 **Conclusões Gerais**

- 5133 • Apresentamos uma análise filogenética de evidência total sem precedentes em
5134 caracteres e táxons, combinando 15 genes e 101 caracteres fenotípicos para 79
5135 espécies de Holoadeninae. Nossas análises recuperaram o gênero *Phrynopus*
5136 monofilético, irmão do clado incluindo os gêneros *Lynchi* e *Oreobates*.
5137 Encontramos baixo suporte para *Phrynopus*. No entanto, mostramos que isso se deve
5138 ao comportamento “wildcard” de *P. thompsoni*, um terminal com dados faltantes.
5139 Com base na hipótese filogenética resultante, identificamos sinapomorfias para
5140 *Phrynopus* e gêneros relacionados. Discutimos a evolução da orelha média
5141 relacionada à comunicação acústica e da cintura pélvica relacionada à locomoção em
5142 Holoadeninae. Também discutimos a convergência de características nos gêneros que
5143 compartilham a morfologia “phrynopoid”. Mostramos que a evolução repetida de
5144 estados de caráter é um fenômeno comum em Holoadeninae e não se restringe a
5145 grupos andinos. Além disso, embora muito tenha sido discutido sobre convergência
5146 em Holoadeninae, os eventos envolvem o mesmo estado ancestral dando origem ao
5147 mesmo estado derivado, constituindo um exemplo de paralelismo. Nosso estudo
5148 fornece uma base sólida para uma maior exploração e compreensão da evolução
5149 morfológica em terrarana.
- 5150 • Análises filogenéticas incluindo caracteres moleculares, juntamente com dados de
5151 morfologia externa e osteologia de “*E.*” *bilineatus*, suportam a descrição de um novo
5152 gênero para acomodar esta espécie que nomeamos e diagnosticamos neste trabalho.
5153 Nossas análises recuperaram “*E.*” *bilineatus* como uma linhagem independente
5154 formando um clado altamente suportado com *Barycholos* e *Noblella*. Nossas análises
5155 também recuperam o gênero *Noblella* não monofilético e as espécies do gênero,
5156 embora morfológicamente semelhantes, fazem parte de diferentes clados: um

incluindo espécies dos Andes centrais e outro incluindo espécies dos Andes do norte. Além disso, os padrões de distribuição apontam conexões entre áreas biogeográficas distantes da América do Sul e uma distribuição generalizada de um ancestral para o clado incluindo *Barycholos*, “*E.*” *bilineatus* e *Noblella*. Também comparamos as relações entre os clados de Brachycephaloidea e, portanto, as classificações de família e subfamília em diferentes estudos. Mostramos que a classificação de famílias provavelmente está longe de se estabilizar, principalmente devido a seleções arbitrárias de hierarquia dos clados. No entanto, mostramos que a atribuição de uma família a cada um dos clados altamente sustentados e frequentemente recuperados tornaria a taxonomia de Brachycephaloidea mais estável.

- Investigamos se as mudanças altitudinais e de habitat conduzem à evolução morfológica em uma radiação continental de sapos de desenvolvimento direto da região Neotropical (*Lynchius*, *Oreobates* e *Phrynopus*). Descobrimos que a evolução do tamanho do corpo não suporta a regra de Bergmann. Nossos resultados sugerem, no entanto, que as mudanças de habitat conduzem a evolução morfológica neste grupo. Nossas análises indicam que mudanças de floresta para Puna nos Andes e para ambientes secos de baixada resultaram em semelhanças morfológicas entre espécies distantemente relacionadas. Especificamente, a ocupação do ambiente Puna envolveu mudança evolutiva em direção à diminuição do comprimento da cabeça e dos membros posteriores, enquanto a ocupação de ambientes secos de baixada envolveu mudança evolutiva em direção à expansão das pontas dos dedos. Nós hipotetizamos que os requisitos mecânicos podem ser responsáveis pela convergência neste grupo e sugerimos que futuras análises explorem a relação entre o formato do corpo e o uso de micro-habitat.

- 5181 • Avaliamos o status taxonômico e a área de distribuição de populações de *Oreobates*
5182 de 10 localidades na região central da América do Sul. Realizamos análises
5183 filogenéticas, análises de componentes principais e análises de funções
5184 discriminantes para avaliar o status taxonômico destas populações. Como resultado,
5185 redescrevemos *O. heterodactylus* com base em uma série de topótipos recém
5186 coletados e material adicional de outras localidades. Reavaliamos o status
5187 taxonômico de *O. crepitans*, considerado sinônimo júnior de *O. heterodactylus*.
5188 Também descrevemos as populações de *Oreobates* no leste da Bolívia como uma
5189 nova espécie.
- 5190 • Descrevemos duas novas espécies de Holodeninae da Cordillera de Colán, no
5191 nordeste do Peru. A primeira espécie pertence ao gênero *Lynchiuss* e ocorre em duas
5192 localidades de 1.977 a 2.006 m a.s.l., enquanto a segunda espécie pertence ao gênero
5193 *Oreobates* e só é conhecida em um local a 2.608 m a.s.l. *Lynchiuss. waynehollomona*
5194 é a primeira espécie de *Lynchiuss* encontrada ao sul da Depressão de Huancabamba e
5195 ocorrendo exclusivamente nas Yungas peruanas. *O. colanensis* representa a espécie
5196 de *Oreobates* no extremo norte dos Andes, estendendo em mais de 600 km ao norte
5197 a distribuição do gênero em altitudes acima de 2000 m nos Andes.
- 5198 • Foram encontrados e coletados espécimes na Gruta dos Revolucionários, Posse,
5199 Goiás e na Gruta das Rãs, Aurora do Tocantins, Tocantins. Análises morfológicas
5200 dos espécimes corroboram a identificação destas populações como *O. antrum* e os
5201 dois novos registros estendem a faixa de distribuição da espécie para
5202 aproximadamente 100 km ao norte e 75 km ao sul de sua localidade-tipo.