

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de **19/03/2022**.

MIOLOGIA COMPARADA DO GÊNERO *TRACHYCEPHALUS*
TSCHUDI, 1838 (ANURA: HYLIDAE: LOPHYOHYLINI) E SUA
CONTRIBUIÇÃO NAS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DA TRIBO
LOPHYOHYLINI

PEDRO HENRIQUE ARECO GOMES MOURA

SÃO VICENTE – SP

2020

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

CAMPUS DO LITORAL PAULISTA

MIOLOGIA COMPARADA DO GÊNERO *TRACHYCEPHALUS*
TSCHUDI, 1838 (ANURA: HYLIDAE: LOPHYOHYLINI) E SUA
CONTRIBUIÇÃO NAS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DA TRIBO
LOPHYOHYLINI

Nome do candidato: Pedro Henrique Areco Gomes Moura

Orientador: Prof. Dr. Ivan Sérgio Nunes Silva Filho

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências, Campus do Litoral Paulista,
UNESP, para obtenção do título de Mestre no
Programa de Pós-graduação em Biodiversidade
de Ambientes Costeiros.

SÃO VICENTE – SP

2020

FICHA CATALOGRÁFICA

M929m Moura, Pedro Henrique Areco Gomes
Miologia comparada do gênero *Trachycephalus* Tschudi, 1838
(Anura: Hylidae: Lophyohylini) e sua contribuição nas relações
filogenéticas da tribo Lophyohylini / Pedro Henrique Areco Gomes
Moura. -- São Vicente, 2020
142 p. : tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, São Vicente
Orientador: Ivan Sérgio Nunes Silva Filho

1. Anatomia comparada. 2. Análise cladística. 3. Miologia. 4.
Trachycephalus. 5. Lophyohylini. I. Título.

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

Essa ficha não pode ser modificada.

AVISO

Esta dissertação é parte dos requisitos necessários para obtenção do título de mestre do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade de Ambientes Costeiros do Instituto de Biociências, Campus do Litoral Paulista, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, e, apesar de disponível publicamente, as mudanças taxonômicas aqui apresentadas, incluindo novos táxons, combinações e sinonímias, são rejeitadas como atos nomenclaturais e não estão disponíveis, em conformidade com o Artigo 8.3 do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Sendo assim, pessoas interessadas devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo desse estudo, na sua presente forma, somente devem ser feitas com aprovação prévia do autor.

NOTICE

This dissertation is a partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science in “Biodiversity of Coastal Environments” of Instituto de Biociências, Campus do Litoral Paulista, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, and, although being available to the general public, 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. Therefore, interested people are advised that any public reference to this study, in its current form, should only be done after previous acceptance of the author.

AGRADECIMENTOS

É um grande desafio agradecer a tantas pessoas especiais que fazem parte da minha vida, portanto certamente cometerei a injustiça de esquecer alguns nomes! Assim, antecipo minha gratidão a todos!

A Deus, *Ipsum Esse Subsistens* - Pai, Filho e Espírito Santo – pelo grande privilégio de estudar e trabalhar diretamente com as obras da Criação.

Ao professor Dr. Ivan Sérgio Nunes Silva Filho, não só pela orientação deste trabalho e por me introduzir ao universo da Sistemática, mas pela grande amizade e incentivo ao longo destes dois anos! Sou muito grato por cada ensinamento transmitido e por cada cerveja compartilhada!

À professora Dra. Fabiana Rodrigues Costa Nunes, pela amizade, incentivo e por todas as oportunidades de contribuir em trabalhos, que vão de sapos a tatus!

Ao Dr. Boris L. Blotto Acuña, pela enorme contribuição na avaliação deste trabalho em sua fase preliminar, e pela disposição de me acolher em Rio Claro para transmitir sua *expertise* em anatomia muscular de mãos e pés de anuros! Sua ajuda foi fundamental!

Ao Dr. Agustín J. Elias-Costa, pela iniciativa em desenvolvermos uma parceria com nossos resultados sobre a anatomia dos sacos vocais, por sua gentileza e solicitude em compartilhar seus insights e observações!

Aos professores Dr. José Perez Pombal Jr., Dr. Ulisses Caramaschi e Dr. Carlos Alberto Gonçalves da Cruz, e aos gerentes de coleções Manoela Woitovicz e Pedro Pinna, por permitirem o exame e trabalho com os espécimes do Museu Nacional (UFRJ – RJ)!

Aos companheiros de LHERP, pela amizade e incentivo com o trabalho: Ana Beatriz Comelli, Bruna Lopes da Silva, Caroline Nunes Parreira, Guilherme Rey Sichieri, Karla Rossi Antonio e Ligia Modenesi.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento deste mestrado.

A todos os grandes amigos que tem me acompanhado ao longos dos anos, em especial: Bruno Manoel, Cíndila Bertolucci (Vale), Daniel Cataldi, Daniela Gonzales, Edilson Dantas (Eddie), Gesiel Borges, Juliana Navarrete, Josué Baftich, Lucas Franco, Matheus Kill, Marcelo

Cabral, Márcio Lima, Maythê Musa, Murilo Pratezi, Sérgio da Rocha e Werner de Moura. Obrigado a todos!

A todos os amigos e irmãos da 1ª Igreja Presbiteriana de Santos, uma verdadeira família que tem me acolhido já por alguns anos! Em especial, ao Rev. Me. Luiz Henrique Faria, pelos conselhos e incentivos concernentes aos desafios da vida acadêmica, pelas discussões e, sobretudo, pela grande amizade!

À toda minha família, em especial aos meus pais, Ricardo e Lúcia, irmã, Júlia, e avós, Carlos e Marilza, por todo amor, carinho e apoio incondicional durante toda a minha vida, sem os quais não seria possível ter chegado até aqui! Agradeço também à minha “família Sorocaba”, Flávio e Dagmar, por me acolherem em sua vida com grande carinho e amizade!

Por fim, à minha noiva e amor da minha vida, Marina Marconi dos Santos, por todo o apoio e incentivo em meio nos momentos difíceis, por todas as risadas e companheirismo nos momentos de alegria e, sobretudo, por estar sempre comigo! Te amo lindinha!

“Um calvinista que busca a Deus, nem por um momento pensa em limitar-se à Teologia e à contemplação, abandonando as outras ciências, como sendo de um caráter inferior [...]; mas pelo contrário, considerando *a ciência como sua tarefa*, a fim de conhecer a Deus em *todas as suas obras*, está consciente de ter sido chamado para sondar, com toda a energia de seu intelecto, as coisas *terrenas* bem como as coisas celestiais.” (Abraham Kuyper)

SUMÁRIO

RESUMO	10
ABSTRACT	11
INTRODUÇÃO.....	12
CAPÍTULO 1 – The musculature of the treefrog genus <i>Trachycephalus</i> (Linnaeus, 1758) (Anura, Hylidae, Lophyohylini)	17
ABSTRACT	18
1. INTRODUCTION	19
2. MATERIAL AND METHODS.....	20
3. RESULTS.....	21
3.1. Description of the musculature of <i>Trachycephalus typhoni</i>	21
3.2. Muscular anatomical variation in <i>Trachycephalus</i> and Lophyohylini.....	40
4. DISCUSSION.....	47
5. CONCLUSION	50
6. REFERENCES	50
FIGURES	55
APPENDIX S1. List of studied specimens.	64
CAPÍTULO 2 - Total evidence cladistic analysis of <i>Trachycephalus</i> treefrogs (Hylidae, Lophyohylini)	65
ABSTRACT	66
INTRODUCTION	67
MATERIAL AND METHODS.....	69
<i>Taxon sampling</i>	69
<i>Phenotypic character sampling</i>	70
<i>Laboratory protocols</i>	71
<i>Cladistic analyses</i>	72
RESULTS	73
<i>Cladistic analyses</i>	73

DISCUSSION.....	74
<i>The monophyly of Trachycephalus and comments on outgroup relations</i>	74
<i>Internal relations in Trachycephalus</i>	75
<i>Character Evolution</i>	78
CONCLUDING REMARKS	82
REFERENCES	84
FIGURES	92
APPENDIX S1. List of studied specimens.	97
APPENDIX S2. Literature references for character scoring.	99
APPENDIX S3. Phenotypic characters.	102
APPENDIX S4. Phenotypic character matrix.	127
APPENDIX S5. GenBank accession numbers.	130
APPENDIX S6. Taxonomic account of <i>Trachycephalus spilommus</i> comb. n.....	131
CONCLUSÕES	138
REFERÊNCIAS	139

RESUMO

O gênero *Trachycephalus* atualmente contém 18 espécies de pererecas e notabiliza-se por abrigar representantes com e sem co-ossificação dermal craniana e por ser o grupo natural de Lophyohylini de distribuição mais ampla, ocorrendo desde o México, América Central e Sul a leste dos Andes, até o norte da Argentina e leste do Brasil. O grupo possui diversas questões a serem resolvidas com relação à sua sistemática, e seu monofiletismo é baseado apenas em evidências moleculares. Tendo em vista a escassez de estudos relacionados à sua miologia, bem como a importância desta para a inferência filogenética, o presente trabalho teve como objetivo descrever a anatomia muscular e sua variação para o gênero *Trachycephalus* e, subsequentemente, apresentar uma análise cladística para esse gênero, seguindo uma abordagem de evidência total. O conjunto de dados para a inferência filogenética final incluiu sequências de sete genes mitocondriais e quatro nucleares e 127 caracteres fenotípicos para 16 das 18 espécies de *Trachycephalus*. Os resultados corroboraram a monofilia de *Trachycephalus*, sendo seu saco vocal conspícuo uma sinapomorfia, com uma reversão em *T. hadroceps*. A partir da hipótese de relacionamento obtida, o nome *Trachycephalus spilomus* foi revalidado e o atribuído a populações mexicanas de *T. "vermiculatus"*. Além disso, discutimos a evolução de uma série de caracteres. Verificou-se que os sacos vocais laterais estão associados à reprodução em poças, enquanto os sacos vocais reduzidos e menos conspícuos estão associados à reprodução nos fitotelmos. Também descobrimos que a fragmose é a condição plesiomórfica e associada a espécies com cabeça hiperossificada que usam bromélias como refúgios. Uma reversão teria ocorrido nas espécies restantes, juntamente com uma redução na hiperossificação do crânio. Por fim, observamos que os músculos extensores distais do pé atingem seu desenvolvimento máximo entre em *Phyllodytes*, sugerindo uma possível associação entre redução da SVL e aumento no desenvolvimento desses músculos. Contribui-se, assim, para uma compreensão mais detalhada da história evolutiva do gênero *Trachycephalus*, bem como da tribo Lophyohylini como um todo.

Palavras-chave: Anatomia comparada, Análise cladística, Miologia, *Trachycephalus*, Lophyohylini.

ABSTRACT

The genus *Trachycephalus* currently contains 18 species of treefrogs and is notable for harbouring representatives with and without cranial dermal co-ossification and for being the most widely distributed natural group of Lophyohylini, occurring from Mexico, Central and South America to the east of the Andes, to the north of Argentina and eastern Brazil. The group has several issues to be resolved regarding its systematics, and its monophyly is based solely on molecular evidence. In view of the scarcity of studies related to its myology, as well as its importance for phylogenetic inference, the present study aimed to describe the muscular anatomy and its variation for the genus *Trachycephalus* and, subsequently, to present a cladistic analysis for that genus following a total evidence approach. The final dataset for phylogenetic inference included sequences of seven mitochondrial and four nuclear genes and 127 phenotypic characters for 16 of the 18 species of *Trachycephalus*. The results corroborated the monophyly of *Trachycephalus*, with its conspicuous vocal sacs being a synapomorphy, occurring a reversal in *T. hadroceps*. From the relationship hypothesis obtained, the name *Trachycephalus spilommus* was resurrected and attributed to Mexican populations of *T. "vermiculatus"*. Furthermore, we discussed the evolution of a series of characters. Paired lateral vocal sacs were found to be associated with reproduction in ponds, while reduced and less conspicuous vocal sacs are associated with reproduction in phytotelms. We also found that phragmosis is the plesiomorphic condition and associated with species with a hyperossified head that use bromeliads as refuges. A reversal would have occurred in the remaining species, along with a reduction in skull hyperossification. Finally, we observed that the distal extensor muscles of the foot reach their maximum development among lophyohylini in *Phyllodytes*, suggesting a possible association between reduction in SVL and increase in the development of these muscles. Thus, this study contributes to a more detailed understanding of the evolutionary history of the genus *Trachycephalus*, as well as of the tribe Lophyohylini as a whole.

Keywords: Comparative anatomy, Cladistic analysis, Myology, *Trachycephalus*, Lophyohylini.

INTRODUÇÃO

A família Hylidae, a maior da Ordem Anura, é composta por indivíduos conhecidos popularmente como “pererecas”. Os hílideos apresentam uma grande variedade de tamanhos e geralmente possuem discos adesivos em suas falanges terminais que podem auxiliar na escalada, visto que estes animais geralmente habitam em árvores (Vitt & Caldwell, 2013). Atualmente, essa família é constituída por 724 espécies distribuídas pelo continente Americano, região Australo-Papuana, regiões temperadas da Eurásia e extremo Norte da África e no arquipélago japonês (Frost, 2020). Na classificação atual, Hylidae está subdividida em sete tribos (Faivovich *et al.*, 2018; Frost, 2020): Cophomantini, Dendropsophini, Hylini, Lophyohylini, Pseudini, Scinaxini e Sphaenorhynchini. Adicionalmente, o nome “*Hyla*” *imitator* (Barbour & Dunn, 1921) é o único táxon classificado como *incertae sedis*.

Dentre as tribos de Hylidae, as espécies de Lophyohylini se destacam pela grande diversidade de estados de caracteres relacionados à variação das formas ósseas e grau de ossificação craniana, mesmo em uma curta distância filogenética (ver Faivovich *et al.*, 2005 para revisão). Os espécimes de Lophyohylini possuem distribuição endêmica na região neotropical e estão alocados em 10 gêneros (Frost, 2020; Blotto *et al.*, *in press*), sendo estes *Corythomantis* Boulenger, 1896, *Dryaderces* Jungfer, Faivovich, Padial, Castroviejo-Fisher, Lyra, Berneck, Iglesias, Kok, MacCulloch, Rodrigues, Verdade, Torres-Gastello, Chaparro, Valdujo, Reichle, Moravec, Gvoždík, Gagliardi-Urrutia, Ernst, De la Riva, Means, Lima, Señaris, Wheeler, & Haddad, 2013, *Itapotihyla* Faivovich, Haddad, Garcia, Frost, Campbell, & Wheeler, 2005, *Nyctimantis* Boulenger, 1882, *Osteocephalus* Steindachner, 1862, *Osteopilus* Fitzinger, 1843, *Phyllodytes* Wagler, 1830, *Phytotriades* Jowers, Downie, & Cohen, 2009, *Tepuihyla* Ayarzagüena, Señaris, & Gorzula, 1993 e *Trachycephalus* Tschudi, 1838.

O gênero *Trachycephalus* notabiliza-se por abrigar espécies com e sem co-ossificação dermal craniana e por ser o grupo natural de Lophyohylini de distribuição mais ampla, ocorrendo desde o México, América Central e Sul a leste dos Andes, até o norte da Argentina e leste do Brasil (Frost, 2020). Seus representantes são principalmente arbóreos ou estão associadas à corpos de água, podendo ser encontrados em florestas tropicais e subtropicais, savanas e restingas (IUCN, 2017). Atualmente, somam-se 18 táxons contidos neste gênero, discriminados a seguir (Frost, 2020; Blotto *et al.*, *in press*): *Trachycephalus* “*vermiculatus*” (Cope, 1877), *T. atlas* Bokermann, 1966, *T. coriaceus* (Peters, 1867), *T. cunauaru* Gordo, Toledo, Suárez, Kawashita-Ribeiro, Ávila, Morais, & Nunes, 2013, *T. dibernardoi* Kwet & Solé, 2008, *T. hadrocephus* (Duellman & Hoogmoed, 1992), *T. helioi* Nunes, Suárez, Gordo, &

Pombal, 2013, *T. imitatrix* (Miranda-Ribeiro, 1926), *T. jordani* (Stejneger & Test, 1891), *T. lepidus* (Pombal, Haddad, & Cruz, 2003), *T. macrotis* (Eersson, 1945), *T. mambaiensis* Cintra, Silva, Silva, Garcia, & Zaher, 2009, *T. mesophaeus* (Hensel, 1867), *T. nigromaculatus* Tschudi, 1838, *T. quadrangulum* (Boulenger, 1882), *T. resinificatrix* (Goeldi, 1907), *T. typhonius* (Linnaeus, 1758) e *T. venezolanus* (Mertens, 1950).

A primeira proposta de relacionamento filogenético entre os táxons outrora chamados como “pererecas-de-capacete” foi feita por Trueb (1970). À época, *Trachycephalus* incluía os táxons *T. atlas*, *T. jordani*, *T. nigromaculatus*, *T. marmoratus* Duméril & Dibron, 1841 (= *Osteopilus septentrionalis*) e *T. siemersi* (Mertens, 1937) (= *Argenteohyla siemersi*), enquanto *Phrynohyas* Fitzinger, 1843, incluía *P. venulosa* (Laurenti, 1768), *P. ingens* Duellman, 1956, *P. latifasciata* Duellman, 1956, *P. hebes* (Cope, 1862), *P. modesta* Taylor & Smith, 1945 e *P. zonata* (Spix, 1824). A autora concluiu que, dentre o clado dos hilídeos com sacos vocais laterais pareados, *Trachycephalus* e *Osteocephalus* formavam um grupo monofilético que se distinguia de *Phrynohyas* por apresentarem o desenvolvimento de co-ossificação craniana.

Recentemente, ao desenvolver a mais representativa análise filogenética até aquele momento, Faivovich *et al.* (2005) sinonimizaram *Phrynohyas* a *Trachycephalus* para evitar a parafilia deste último, com base em uma filogenia de caracteres moleculares. Assim, *Trachycephalus* passou a ser diagnosticado por 37 transformações de proteínas nucleares e ribossomais, com uma possível sinapomorfia morfológica sendo a presença de sacos vocais pareados que se projetam em ângulo posterior à mandíbula quando inflado (Faivovich *et al.*, 2005). Neste contexto, Smith *et al.* (2007) mapearam os caracteres cranianos considerados por Trueb (1970) em um cladograma também resultante da análise de dados moleculares e propuseram que estes representariam homoplasias com forte sinal filogenético. As hipóteses de relacionamento resultantes das análises de Wiens *et al.* (2010) e Pyron & Wiens (2011) também concordam com o que foi proposto por Faivovich *et al.* (2005), haja visto o uso de muitas das sequências produzidas originalmente neste trabalho. Da mesma forma, *Trachycephalus* foi recuperado como monofilético nos estudos moleculares de Pyron (2014), Ron *et al.* (2016), Duellman *et al.* (2016) e Jetz & Pyron (2018). Além disso, Blotto *et al.* (*in press*) recuperou *Trachycephalus* parafilético em relação a *Aparasphenodon venezolanus*. Para remediar essa situação, eles transferiram *A. venezolanus* para *Trachycephalus* e observaram que o primeiro também apresentava sacos vocais laterais pareados, destacando esse caractere como uma sinapomorfia putativa desse gênero.

Dentre as fontes de dados fenotípicos disponíveis para análises filogenéticas, destaca-se o sistema muscular esquelético devido à sua utilidade (Diogo *et al.*, 2012). Por exemplo, Diogo (2004), ao comparar a contribuição relativa de caracteres miológicos e osteológicos na reconstrução filogenética, demonstrou que, apesar de as estruturas osteológicas apresentarem mais variação, os caracteres miológicos providenciam uma maior proporção de caracteres informativos para a resolução de filogenias.

Em anfíbios, o sistema musculoesquelético pode ser dividido em três unidades convenientes: o crânio, estrutura composta formada pelo esplancnocrânio, condrocrânio e dermatocrânio, e o aparato hiobranquial; o componente axial; e, por fim, o sistema musculoesquelético apendicular (Duellman & Trueb, 1994). O crânio e o aparato hiobranquial formam uma unidade arquitetural complexa e inclui o sistema mecânico que permite a ventilação assim como a captura, manipulação e ingestão do alimento, além da vocalização em anuros (Duellman & Trueb, 1994). O sistema axial provê suporte longitudinal rígido, mas flexível, para a cabeça, as vísceras e o sistema apendicular que, por sua vez, é responsável pela movimentação, tendo os membros anteriores a função primária de elevar e estabilizar o corpo, além de controlar o movimento e a velocidade, enquanto os membros posteriores fornecem a força para a locomoção (Duellman & Trueb, 1994).

Um caractere distinto nos anuros é a presença dos sacos vocais nos machos da maioria das espécies (Tyler, 1971). O saco vocal é uma associação de três estruturas diferentes. Há o revestimento interno do saco, uma mucosa que se origina como uma evaginação do assoalho bucal, formando um divertículo que se comunica com a cavidade bucal através de uma ou duas pequenas aberturas (fendas vocais) laterais à língua. A musculatura submandibular que envolve a mucosa ventralmente e posteriormente com os músculos *mm. intermandibularis* e *interhyoideus*, e dorsalmente com *mm. geniohyoidei* e *m. sternohyoideus*; e o saco gular, uma modificação da pele que é pregueada ou forma bolsas laterais em algumas espécies (Tyler, 1971; Elias-Costa *et al.*, 2017).

Nos anuros, a musculatura em geral é adaptada para o seu modo saltatório de locomoção (Duellman & Trueb, 1994) e o conhecimento mais aprofundado de sua anatomia iniciou-se com os trabalhos de Dugès (1834), Ecker (1889) e Gaupp (1896) que realizaram descrições anatômicas detalhadas de poucas espécies, principalmente do gênero *Rana* Linnaeus, 1758. Além dos estudos de Grobbelaar (1924), sobre a anatomia de *Xenopus laevis*, e Trewavas (1933), acerca da variação do hióideo e da laringe e sua musculatura associada, os artigos

seguintes a estudarem a miologia de anuros se deram a partir da segunda metade do século XX (Ritland, 1955; Dunlap, 1960; Liem, 1970; Tyler, 1971, 1972; Andersen, 1978).

Destacam-se também as importantes contribuições de Davies & Burton (1982) e Burton (1983) acerca da miologia de *Rheobatrachus silus* Liem, 1973 e *Phrynomantis stictogaster* Zweifel, 1973 (= *Callulops stictogaster*), respectivamente. Mais recentemente, Faivovich (2002) utilizou alguns caracteres da musculatura dos pés em um estudo cladístico do gênero *Scinax* (Hylidae), Burton (2004) realizou um estudo aprofundado da musculatura dos pés de Hylidae (que então incluía Hemiphractidae), também realizando uma análise cladística combinando os caracteres obtidos com os utilizados por Duellman (2001). Em sua monografia sobre as relações filogenéticas em Hylidae, Faivovich *et al.* (2005) incluíram os caracteres miológicos de Burton (2004) como o único conjunto de caracteres morfológicos em sua análise. De semelhante modo, o seminal trabalho acerca da “Árvore da Vida dos Anfíbios” (Frost *et al.*, 2006), os únicos dados fenotípicos implementados foram os de Haas (2003), que incluíam grande número de caracteres miológicos de larvas e adultos de anuros. Além disso, diversos estudos também utilizaram caracteres miológicos como parte da base de dados fenotípicos para análises filogenéticas (e.g. Grant *et al.*, 2006; González-Duran *et al.*, 2017). Outros exploraram a variação de um conjunto restrito de caracteres miológicos contexto filogenético amplo, como Blotto *et al.* (2017), com caracteres miológicos dos pés de Odontophrynidae, Targino *et al.* (2019), com caracteres dos sacos vocais de Microhylidae, e Elias-Costa & Faivovich (2019), com caracteres dos sacos vocais de Ranidae.

Com relação a *Trachycephalus*, uma possível sinapomorfia morfológica para este gênero pode ser a presença de sacos vocais pareados (Faivovich *et al.*, 2005). Entretanto, estudos recentes têm notado que este termo nada diz acerca da estrutura interna dos sacos em si, resultado na possibilidade de que uma grande quantidade de variação neste caractere tenha sido negligenciada (Elias-Costa *et al.*, 2017; Elias-Costa & Faivovich, 2019). A monografia de Duellman (1956), acerca de *Phrynohyas*, e o trabalho de Tyler (1971) apresentam as únicas descrições miológicas disponíveis dos sacos vocais de *Trachycephalus*, baseada no exame de espécimes machos de *Phrynohyas spilomma* (= *T. “vermiculatus”*) (Duellman, 1956) e *Trachycephalus jordani* e *T. nigromaculatus* (Tyler, 1971).

Assim sendo, para avaliar a contribuição da miologia comparada de *Trachycephalus* nas relações filogenéticas da tribo Lophyohylini, a presente dissertação foi dividida em dois capítulos. No capítulo 1 nós apresentamos a descrição da miologia de *T. typhonius* e, então, estudamos a variação deste sistema para o gênero *Trachycephalus*, oferecendo comparações

com outros grupos de Lophyohylini. No capítulo 2, nós partimos destes dados relativos à anatomia muscular e definimos séries de transformação. Por conseguinte, esses caracteres foram combinados aos de osteologia, biologia reprodutiva, morfologia larval e moleculares (DNA mitocondrial e nuclear), a fim de se realizar a análise cladística de *Trachycephalus* sob o paradigma de evidência total. Com isso, tivemos por objetivos testar o monofiletismo de *Trachycephalus* e as relações entre as espécies do gênero. A partir da hipótese filogenética resultante, nós discutimos a evolução de caracteres de interesse como: os sacos vocais e sua relação com o sítio de reprodução; hiperossificação do crânio e comportamento de fragmose; e os músculos extensores distais do pé. Dessa forma, os resultados obtidos nesta dissertação contribuem para uma compreensão mais detalhada da anatomia e da história evolutiva da tribo Lophyohylini.

CONCLUSÕES

- A descrição da anatomia muscular de *Trachycephalus typhonius* é apresentada pela primeira vez. A partir da variação deste sistema em *Trachycephalus* e no grupo externo, foi possível definir 59 séries de transformação (caracteres), incluídos em uma análise cladística de evidência total;
- A hipótese filogenética resultante corroborou o monofiletismo de *Trachycephalus*, com alto valor de suporte;
- A análise filogenética mostrou que *Trachycephalus* apresenta duas sinapomorfias morfológicas relacionadas aos sacos vocais laterais e pareados: o *m. interhyoideus* e a mucosa dos sacos vocais que exibem extenso desenvolvimento lateral, ultrapassando a dobra pós-timpânica (caracteres 5.3 e 7.3);
- A análise filogenética mostrou que há uma reversão nestes caracteres em *Trachycephalus hadroceps*;
- A análise filogenética subsidiou a revalidação de um táxon: *Trachycephalus spilommus*;
- Com base na hipótese filogenética, foi possível estudar a evolução dos sacos vocais e sua relação com o sítio de reprodução, de modo que sacos vocais laterais e pareados estão associados à reprodução em poças, enquanto sacos vocais reduzidos e menos conspícuos estão associados à reprodução em fitotelmos;
- Com base na hipótese filogenética, foi possível estudar a evolução da hiperossificação craniana e sua relação com o comportamento de fragmose em *Trachycephalus*, propondo-se um cenário mais parcimonioso com relação a hipóteses anteriores, no qual a fragmose é a condição plesiomórfica e associada a espécies com cabeça hiperossificada e que utilizam bromélias como refúgios. Uma reversão teria ocorrido nas espécies restantes, juntamente com a redução da hiperossificação do crânio;
- Com base na hipótese filogenética, foi possível estudar a evolução dos músculos extensores distais dos pés, de forma que estes atingem seu desenvolvimento máximo observado em *Phyllodytes*, sugerindo-se uma possível associação entre redução no comprimento rostro-cloacal e aumento no desenvolvimento destes músculos.

REFERÊNCIAS

- Andersen, M.L. (1978) *The comparative myology and osteology of the carpus and tarsus of selected anurans*. Tese de Doutorado, Departamernt of Systematics and Ecology, University of Kansas, 602
- Blotto, B.L., Pereyra, M.O., Faivovich, J., Dias, P.H.S. & Grant, T. (2017). Concentrated evolutionary novelties in the foot musculature of Odontophrynidae (Anura: Neobatrachia), with comments on adaptions for burrowing. *Zootaxa*, 4258: 425–442.
- Blotto, B.L., Lyra, M.L., Cardoso, M.C.S., Rodrigues, M.T.R., Ribeiro Dias, I., Marciano, E., Dal Vechio, F., Orrico, G.D., Brandão, R.A., Lopes de Assis, C., Lantyer-Silva, A.S.F., Rutherford, M.G., Gagliardi-Urrutia, G., Solé, M., Baldo, D., Nunes, I., Cajade, R., Torres, A., Grant, T., Jungfer, K.H., da Silva, H.R., Haddad, C.F.B. & Faivovich, J. (*in press*). The phylogeny of the Casque-headed Treefrogs (Hylidae: Hyalinae: Lophyohylini). *Cladistics*: 1–37.
- Burton, T.C. (1983). The musculature of the papuan frog *Phrynomantis stictogaster* (Anura, Microhylidae). *Journal of Morphology*, 175: 307–324.
- Burton, T.C. (2001). Variation in the foot muscles of frogs of the family Myobatrachidae. *Australian Journal of Zoology*, 49: 539–559.
- Burton, T.C. (2004). Muscles of the pes of hylid frogs. *Journal of Morphology*, 260: 209–223.
- Davies, M. & Burton, T.C. (1982). Osteology and myology of the gastric brooding frog *Rheobatrachus silus* Liem (Anura: Leptodactylidae). *Australian Journal of Zoology*, 30: 503–521.
- Diogo, R. (2004). Muscles versus bones: catfishes as a case study for a discussion on the relative contribution of myological and osteological structures in phylogenetic reconstructions. *Animal Biology*, 54: 373–391.
- Diogo, R., Matthews, L.J. & Wood, B. (2012). A major reason to study muscle anatomy: myology as a tool for evolutionary, developmental and systematic biology. *Biological Systems: Open Access*, 1: 1–7
- Duellman, W.E. (1956). The frogs of the hylid frog genus *Phrynohyas* Fitzinger, 1843. *Miscellaneous Publication, Museum of Zoology, University of Michigan*, 96: 1–47.
- Duellman, W.E. (2001). *Hylid Frogs of Middle America*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, 1158.
- Duellman, W.E., Marion, A.B. & Hedges, S.B. (2016). Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). *Zootaxa*, 4104: 109 pp.

- Duellman, W.E. & Trueb, L. *Biology of amphibians*. (1994). The Johns Hopkins University Press: Baltimore, MD, EUA, 670 pp.
- Dugès, A. (1834). *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différents âges*. J.B. Baillière, Paris, 216 pp.
- Dunlap, D.G. (1960). The comparative myology of the pelvic appendage in the Salientia. *Journal of Morphology*, 106: 1–76.
- Ecker, A. (1889). *The anatomy of the frog*. Clarendon Press, Oxford, 449 pp.
- Elias-Costa, A.J., Montesinos, R., Grant, T. & Faivovich, J. (2017). The vocal sac of Hylodidae (Amphibia, Anura): phylogenetic and functional implications of a unique morphology. *Journal of Morphology*, 278: 1506–1516.
- Elias-Costa, A.J. & Faivovich, J. (2019). Convergence to the tiniest detail: vocal sac structure in torrent-dwelling frogs. *Biological Journal of the Linnean Society*, blz068: 1–13.
- Faivovich, J. (2002). A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Cladistics*, 18: 367–393.
- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Garcia, P.C.A, Frost, D.R., Campbell, J.A. & Wheeler, W.C. (2005). Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylineae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 294: 1–240.
- Faivovich, J., Pereyra, M.O., Celeste Luna, M., Andreas, H., Blotto, B.L., Vasquez-Almazan, C.R., McCranie, J.R., Sanchez, D.A., Baeta, D., Araujo-Vieira, K., Koehler, G., Kubicki, B., Campbell, J.A., Frost, D.R., Wheeler, W.C., Haddad, C.F.B. (2018). On the Monophyly and Relationships of Several Genera of Hyline (Anura: Hylidae: Hylineae), with Comments on Recent Taxonomic Changes in Hylids. *South American Journal of Herpetology*, 13: 1–32.
- Frost, D.R. (2020). *Amphibian Species of the World: an online reference*. Version 6 (6 de Março de 2020). American Museum of Natural History, New York, USA. Acessível em: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., de Sá, R.O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A., Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M. & Wheeler, W.C. The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297: 370 pp.
- Gaupp, E. (1896). *Ecker's und Wiedersheim: Anatomie des frosches*. Vol. 2. Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig, xiii + 227 pp.

- González-Durán, G.A., Targino, M., Rada, M. & Grant, T. (2017). Phylogenetic relationships and morphology of the *Pristimantis leptolophus* species group (Amphibia: Anura: Brachycephaloidea), with the recognition of a new species group in *Pristimantis* Jiménez de la Espada, 1870. *Zootaxa*, 4243: 42–74.
- Gordo, M., Toledo, L.F., Suárez, P., Kawashita-Ribeiro, R.A., Ávila, R.W., Morais, D.H. & Nunes, I. (2013). A new species of milk frog of the genus *Trachycephalus* Tschudi (Anura, Hylidae) from the Amazonian Rainforest. *Herpetologica*, 69: 466–479.
- Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J.P., Gagliardo, R., Haddad, C.F.B., Kok, P.J.R., Means, B.D., Noonan, B.P., Schargel, W. & Wheeler, W.C. (2006). Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Anura: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299: 1–262.
- Grobbelaar, C.S. (1924). Beiträge zu einer anatomischen Monographie von *Xenopus laevis* (Daud.). *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgesch.*, 72: 131–168.
- Haas, A. (2003). Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 19: 23–89.
- IUCN. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Versão 2017-3, 2017. Acessível em <http://www.iucnredlist.org>.
- Jetz, W. & Pyron, R.A. (2018). The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature Ecology & Evolution* 2: 850–858.
- Lavilla, E.O., Langone, J.A., Padial, J.M. & de Sá, R.O. (2010). The identity of the crackling, luminescent frog of Suriname (*Rana typhonia* Linnaeus, 1758) (Amphibia, Anura). *Zootaxa*, 2671: 17–30.
- Liem, S.S. (1970). The morphology, systematics, and evolution of the Old World Treefrogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Fieldiana: Zoology*, 57: 1–145.
- Moen, D.S. & Wiens J.J. (2009). Phylogenetic evidence for competitively driven divergence: body size evolution in Caribbean treefrogs (Hylidae: *Osteopilus*). *Evolution*, 63: 195–214.
- Pyron, R.A. & Wiens, J.J. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 543–583.
- Ritland, R.M. (1955). Studies on the post-cranial morphology of *Ascaphus truei*. II. Myology. *Journal of Morphology*, 97: 215–282.

- Ron, S.R., Venegas, P.J., Ortega-Andrade, H.M., Gagliardi-Urrutia, G. & Salerno, P.E. (2016). Systematics of *Ecnomiohyla tuberculosa* with the description of a new species and comments on the taxonomy of *Trachycephalus typhonius* (Anura, Hylidae). *ZooKeys*, 630: 115–154.
- Smith, S.A., Arif, S., Nieto Montes de Oca, A. & Wiens, J.J. (2007). A phylogenetic hotspot for evolutionary novelty in Middle American treefrogs. *Evolution*, 61: 2075–2085.
- Targino, M., Elias-Costa, A.J., Taboada, C. & Faivovich, J. (2019). Novel morphological structures in frogs: vocal sac diversity and evolution in Microhylidae (Amphibia: Anura). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 187: 479–493.
- Trewavas, E. (1933). The hyoid and larynx of the Anura. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B*, 222: 401–527.
- Trueb, L. (1970). Evolutionary relationships of the casque-headed tree frogs with coossified skulls (Family Hylidae). *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 18: 547–716.
- Tyler, M.J. (1971). The phylogenetic significance of the vocal sac structure in hylid frogs. *University of Kansas Publications: Museum of Natural History*, 19: 319–360.
- Tyler, M.J. (1972). Superficial mandibular musculature, vocal sac and the phylogeny of Australo-Papuan leptodactylid frogs. *Records of the South Australian Museum*, 16: 1–20.
- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (2013). *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press: Cambridge, MA, EUA, 757 pp.
- Wiens, J.J., Kuczynski, C.A., Hua, X. & Moen, D.S. (2010). An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 871–882.