

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste trabalho será disponibilizado somente a partir de 10/08/2019.

PAULO DURÃES PEREIRA PINHEIRO

**CONTRIBUIÇÕES AO ESTUDO DE
TAXONOMIA E SISTEMÁTICA DO GÊNERO
Boana Gray, 1825 (ANURA: HYLIDAE)**

**RIO CLARO - SP
Agosto - 2017**

PAULO DURÃES PEREIRA PINHEIRO

CONTRIBUIÇÕES AO ESTUDO DE TAXONOMIA E
SISTEMÁTICA DO GÊNERO *BOANA* GRAY, 1825
(ANURA: HYLIDAE)

**Tese apresentada ao Instituto de Biociências
do Campus de Rio Claro, Universidade
Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho,
como parte dos requisitos para obtenção do
título de Doutor em Ciências Biológicas
(Zoologia)**

Orientador: Julián Faivovich

Co-orientador: Célio F. B. Haddad

Rio Claro - SP

Agosto - 2017

591 Pinheiro, Paulo Durães Pereira
P654c Contribuições ao estudo de taxonomia e sistemática do
gênero Boana Gray, 1825 (Anura: Hylidae) / Paulo Durães
Pereira Pinheiro. - Rio Claro, 2017
322 f. : il., figs., tabs., fots., mapas

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

1. Animais - Classificação. 2. Pré-polex. 3. Boana -
Espécies. I. Título.

PAULO DURÃES PEREIRA PINHEIRO

CONTRIBUIÇÕES AO ESTUDO DE TAXONOMIA E
SISTEMÁTICA DO GÊNERO *BOANA* GRAY, 1825
(ANURA: HYLIDAE)

**Tese apresentada ao Instituto de Biociências
do Campus de Rio Claro, Universidade
Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho,
como parte dos requisitos para obtenção do
título de Doutor em Ciências Biológicas
(Zoologia)**

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Julián Faivovich – Orientador (MACN)

Prof. Dr. Célio Fernando Baptista Haddad – Co-orientador (UNESP)

Prof. Dr. Hélio Ricardo da Silva (UFRRJ)

Profa. Dra. Luciana Bolsoni Lourenço (UNICAMP)

Prof. Dr. Délio Baêta (UFSCar)

Dr. Marco Rada (USP)

Rio Claro, 10 de agosto de 2017

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.

AGRADECIMENTOS

Esta tese, como qualquer outra, não começaria sem um projeto. Por isto gostaria de agradecer ao meu orientador, Prof. Julián Faivovich, que foi quem me propôs o tema me convidando a trabalhá-lo sob sua orientação. Você abriu minha mente para a infinidade de informações contidas nestas pequenas criaturas, e me mostrou a importância e minúcia de um trabalho sistemático. Meu mais sincero obrigado!

Ao Prof. Célio F. B. Haddad, por abrir as portas do seu laboratório para mim, estar sempre disponível e de boa vontade, pela confiança depositada, e aceitar o meu convite para sua co-orientação. Muito obrigado!

Às agências financiadoras: CNPq, pela bolsa concedida, e à FAPESP e ao CONICET pelos diversos auxílios de projeto.

À Macrogen por todos os seqüenciamentos realizados.

Aos curadores das diversas coleções consultadas pela disponibilização de material.

Ao Centro de Estudos de Insetos Sociais (UNESP) e ao Laboratório de Herramientas Moleculares (MACN) por permitir a realização das várias reações de extração e PCR's.

À “Biodiversity Heritage Library” por disponibilizar uma infinidade de trabalhos clássicos. Ao Sci-Hub por realmente nos abrir as portas para o conhecimento científico! Obrigado Alexandra Elbakyan, você é uma gênio e muito corajosa! Como disse o Martín “Se o Sci-Hub parar, eu abandono a ciência!”. Viva o comunismo científico! Realmente sem estas duas ferramentas on-line, muita informação estaria defasada nesta tese, e também nos trabalhos de muitos outros colegas.

Aos autores dos vários softwares livres que necessitamos (T.N.T., Mesquite, Bioedit, FigTree, TchuCrut, Mr.Bayes, POY, MEGA, PAUP*, e vários outros...)! Ser cientista custa caro, e quase sempre o recurso é escasso. Ainda mais na atual conjuntura do Brasil. Gritemos: Fica MCTI! Fora Temer!

Aos vários colegas dos diversos laboratórios que frequentei ao longo destes últimos quatro anos, por toda a diversão, idéias trocadas, ajuda mútua... A seguir tentarei listar os colegas de laboratório de Rio Claro e Buenos Aires, que sem dúvidas foram dois lugares fundamentais nesta jornada (mas com certeza vou me esquecer de alguém na lista a seguir, não por displicência, mas por que nessa reta final de redação a memória nunca é muito benta):

Rio Claro: Francisco Brusquetti, Pedro Taucce, Marcus Thadeu, Thaís Condez, Lucas Nicioli, Fábio de Sá, Nadya Pupin, Juliane Monteiro, Leo Malagoli, Bianca Berneck, Magnum Segalla, Tereza Thomé, Bóris Blotto, Célio Haddad, Patricia Morellato, Daniel

Loebmann, Clarissa Canedo, Danilo Delgado, Barnagleison Lisboa, Ariadine Sabbagh, Délio Baêta, Ana Paula Motta, João Giovanelli, Priscila Lemes, Andréa Mesquita, Eli Garcia, Victor Dill, Carla Cassini, Anyelet Aguilar, Amanda Santiago, Natalia Salles, Vinícius Loredan, Olívia Araújo, Marília Borges, Luiza Cholak, Cynthia Prado, Carla Lopes, Ana Calijorne, Luciana Fusinato, Mariana Lyra, Renato Filogônio, Ayrton, Fernando, Foguinho e Fernandão.

Buenos Aires: Katyuscia Vieira, Martín Pereyra, Santiago Nenda, Fabrício Rugnone, Celeste Luna, Julián Faivovich, Carlos Taboada, Andrés Brunetti, Laura Nicoli, Paula Musoppapa, Sebastián Barrionuevo, Agustín Elias, Ivan Magalhães, Ricardo Botero, María Eugenia Gonzáles.

A alguns amigos em especial pela ajuda com análises, fornecimento de artigos e discussões: Martin Pereyra, Boris Blotto, Katyuscia Vieira, Ivan Magalhães, Guilherme Azevedo, Tiago Pezzuti, Pedro Taucce, Francisco Brusquetti, Danilo Neves, Rafael Félix e Marco Rada: valeu por todas as dicas, tempo e paciência!

E a outros, alguns repetidos, pelas ajudas no processo de extrações e PCRs: Mariana Lyra, Ariadne Sabbagh, Sérgio Miagui, Katyuscia Vieira, Martín Pereyra, Thais Condez e Francisco Brusquetti: obrigado outra vez!

À minha terapeuta, Vera Zavarize, por não me deixar endoidar de vez. E ao meu padrinho Evaldo, por me aplicar as agulhas da tranquilidade durante a reta final.

Aos meus pais, Beto e Bela, que sempre me educaram, apoiaram, seguraram a barra quando foi preciso (e quando não foi preciso, também), por todo amor e dedicação! Ao meu irmão, Bruno, pela pura irmandade!

À nova família que conheci nos últimos anos (e já me considero parte dela!): Helinho, Dolinha e Picolé, e todos os demais Heringer e Costa! Rapidinho vocês se tornaram muito importantes para mim. Obrigado por sempre me acolherem tão bem!

E, mais ainda, à Laila! Por todo o amor, companheirismo, carinho e apoio! Sua presença e ajuda foram e são imprescindíveis.

Muito obrigado a todos vocês!

Finalmente, um agradecimento especial à vida, que dentre outras milhares de formas, se manifestou nestes seres magníficos que não sabem se ficam na água, ou se vão para a terra. E vêm ao longo de nossa história nos intrigando com diversas perguntas e misticismos. Sem tudo isto, esta tese não faria sentido.

Obrigado.

“Quando você se aproxima do ponto onde ela está, o som pára. Mas fique quieto, e ele voltará em pouco tempo. Você descobrirá uma perereca em uma touceira de capim, em uma folha, ou na lama.”

(Emílio A. Goeldi, 1895)

“Admiranda tibi levium spectacula rerum”

(Virgílio, 29 a.C.)

RESUMO

A tribo Cophomantini inclui espécies de pererecas que dentre outras características, possuem um pré-polex ósseo e avantajado. Atualmente inclui cinco gêneros. Seu maior gênero em riqueza de espécies, e também um dos mais diversos da família Hylidae, o gênero *Boana* contém atualmente 92 táxons formalmente descritos. No entanto, até o presente aproximadamente 60% de sua diversidade taxonômica foi analisada em filogenias mais inclusivas. O gênero *Boana* é dividido em sete grupos de espécies. Muitas de suas espécies são associadas a estes grupos através de caracteres fenotípicos. Alguns destes grupos, todavia encontram-se pouco suportados molecularmente, e apesar de várias espécies agruparem-se por fenótipos, os agrupamentos filogenéticos carecem de sinapomorfias fenotípicas. Na presente tese, foram amostradas seqüências de 83 espécies de *Boana*, bem como de espécimes pertencentes ao gênero, porém de taxonomia indefinida, totalizando 256 terminais para o gênero. Inserimos seqüências de DNA representando fragmentos de até dez genes por terminal do nosso banco de dados. Recuperamos *Boana liliae* inserida em *Myersiohyla*, outro gênero de Cophomantini. A análise filogenética das 83 espécies de *Boana* resultou em uma melhoria para o suporte de muitos dos seus relacionamentos internos, mas curiosamente, apesar da densa amostragem taxonômica, muitos agrupamentos permanecem pouco suportados. Finalmente, fizemos um estudo comparativo do pré-polex na tribo Cophomantini. Investigamos o elemento e estruturas osteológicas e musculares associadas, estabelecemos hipóteses de homologia, e otimizamos os caracteres levantados na árvore mais parcimoniosa recuperada anteriormente. O pré-polex das espécies desta tribo possui considerável plasticidade evolutiva, e suas duas morfologias generalizadas evoluíram diversas vezes na tribo Cophomantini.

Palavras-chave: *Boana*, Hylidae, Sistemática, Pré-polex, Taxonomia.

ABSTRACT

The tribe Cophomantini includes treefrog species which, among other traits, have an osseous and enlarged prepollex. Currently it includes five genera. The genus *Boana* is the most diverse of the tribe, and also one of the richest genera of Hylidae, including 92 formally described taxa. However, approximately 60% of its taxonomic diversity was analyzed in more inclusive phylogenies. The genus *Boana* is divided into seven groups of species. Many of its species are assigned to their respective groups through phenotypical characters. Some of those groups are still poorly supported molecularly. Even being many species assigned to their respective groups through phenotypes, many groupings remain without phenotypical synapomorphies. On the present thesis, we sampled sequences of 83 species of *Boana*, as well specimens of undetermined taxonomy, totalizing 256 terminals for the genus. Each terminal have sequences of up to ten gene fragments. We recovered *Boana liliae* nested within the genus *Myersiophyla*, also from the tribe Cophomantini. The phylogenetic analysis of the 83 species of *Boana* resulted in better supports for many of its internal relationships. Curiously, besides the dense taxonomic sampling, many groupings remain poorly supported. Finally, we made a comparative study of the prepollex within the tribe Cophomantini. We surveyed this element and osteological and myological structures associated, established homology hypothesis, and optimize the resulted characters on the most parsimonious tree previously recovered. The prepollex of species of this tribe have a considerable evolutionary plasticity, and its two basic morphologies evolved many times on the tribe Cophomantini.

Key Words: *Boana*, Hylidae, Systematics, Prepollex, Taxonomy.

SUMÁRIO

	Página
INTRODUÇÃO GERAL.....	11
Seção 1: Considerações taxonômicas ao gênero <i>Boana</i>	20
The identity of <i>Hyla leucotaenia</i> Burmeister, 1861 (Anura: Hylidae).	21
A New Species of the <i>Hypsiboas pulchellus</i> Group from the Serra da Mantiqueira, Southeastern Brazil (Amphibia: Anura: Hylidae).....	35
A New Species of the <i>Boana albopunctata</i> Group (Anura: Hylidae) from the Cerrado of Brazil.....	85
Seção 2: Estudos de sistemática e evolução de Cophomantini.....	120
A new genus of Cophomantini, with comments on the taxonomic status of <i>Boana liliae</i> (Anura, Hylidae).....	121
Phylogenetic analysis of <i>Boana</i> Gray, 1825 (Anura: Hylidae: Hylineae).....	158
Prepollex diversity and evolution in Cophomantini (Anura: Hylidae: Hylineae).....	264
CONCLUSÕES GERAIS.....	321

INTRODUÇÃO GERAL

Já se passou pouco mais de uma década desde que o gênero *Hypsiboas* Wagler, 1830 foi recuperado da sinonímia de *Hyla* Laurenti, 1768. Naquele trabalho, Faivovich et al. (2005) fizeram uma extensa revisão da subfamília Hyalinae, e dentre as diversas modificações e proposições taxonômicas que surgiram de seus resultados, muitas foram relacionadas ao, até então, enorme gênero *Hyla*. Para o grupo que passou a ser identificado como *Hypsiboas*, outro nome que havia era *Boana* Gray, 1825, cujo uso já foi proposto por outros autores, sem discussões a respeito (Duellman, 2001; Savage, 2002; Wiens et al., 2005). Faivovich et al. (2005), no entanto, ao revisar o confuso trabalho de Gray (1825), concluíram que *Boana* seria um nome inválido, já que na prática nunca foi usado em uma combinação como nome específico, determinando-o como *nomen oblitum*.

Porém, bem recentemente, Dubois (2017) revisou Gray (1825) e concluiu que na verdade *Boana* é um nome genérico válido, e que, portanto, a interpretação de Faivovich et al. (2005) foi errônea. Sendo assim, os arranjos sistemáticos dentro do grupo seguem os mesmos, porém o gênero passa a ser identificado por *Boana* Gray, e não mais por *Hypsiboas* Wagler. É importante comentar, que quando este projeto iniciou-se, usava-se o nome *Hypsiboas*, e como se pode imaginar, até há pouco, este nome seguiu em uso. Por isso, alguns trabalhos que foram publicados no decorrer de nossas atividades, e que encontram-se no corpo desta tese, usaram o nome *Hypsiboas* em seu conteúdo.

Na revisão de Hyalinae, Faivovich et al. (2005) com uma amostragem que representava aproximadamente 62% da diversidade de *Boana* (naquele momento, mas que hoje representa 49% da mesma; como *Hypsiboas*), demonstraram não só a monofilia de *Boana*, como também propuseram uma série de rearranjos taxonômicos que permanecem seguidos até hoje. Apesar do grande déficit amostral para o gênero naquele momento, nos anos seguintes foram

poucas as alterações taxonômicas que se sucederam, e pouco se avançou sobre a sistemática do grupo.

Boana é um gênero pertencente à família Hylidae. Esta é atualmente uma das mais diversas famílias de anuros em número de espécies, representando cerca de 10-15% da ordem, dependendo do esquema classificatório sendo seguido (Frost, 2017; Faivovich et al., 2005; Duellman et al., 2016). Faivovich et al. (2005) ao fazer uma revisão molecular do grupo, definiram Hylidae como dividida em três subfamílias: Hylinae, Phyllomedusinae e Pelodriadinae. Estas, por sua vez, subdivididas em diversas tribos. Recentemente, Duellman et al., (2016) fizeram uma nova análise filogenética, incluindo a maioria das seqüências de hílideos publicadas subsequente ao trabalho de Faivovich et al. (2005). Apesar do incremento taxonômico, os resultados obtidos não trouxeram grandes novidades nas relações filogenéticas do grupo. Porém, mesmo assim, Duellman et al. (2016) elevaram as três subfamílias reconhecidas por Faivovich et al. (2005) ao nível de família; suas respectivas tribos ao nível de subfamília; além da descrição e revalidação de diversos gêneros. Os autores fizeram tais mudanças sem nenhum argumento sistemático, i.e., sem apresentar sinapomorfias, nem propor características diagnósticas para os novos agrupamentos. Portanto, optamos na presente tese, por manter o esquema classificatório de Faivovich et al. (2005).

O foco deste trabalho encontra-se na tribo Cophomantini, que por sua vez encontra-se inserida em Hylinae. A tribo é composta pelos cinco gêneros (Faivovich et al., 2005): *Aplastodiscus* Lutz, 1950; *Boana* Gray, 1825; *Bokermannohyla* Faivovich, Haddad, Garcia, Frost, Campbell, & Wheeler, 2005; *Hyloscirtus* Peters, 1882; e *Myersiohyla* Faivovich, Haddad, Garcia, Frost, Campbell, & Wheeler, 2005, relacionados da seguinte maneira: (*Myersiohyla* (*Hyloscirtus* (*Bokermannohyla* (*Aplastodiscus*; *Boana*))).

Até o ano de 2005 as espécies hoje alocadas em *Boana*, juntamente com várias outras pertencentes à tribo Cophomantini, eram agrupadas com base em evidências de distintas

naturezas. Em poucos casos os agrupamentos se basearam em possíveis sinapomorfias. Na maioria dos casos, porém, eram feitos por morfologia geral dos táxons sendo comparados. Muitos destes arranjos foram desfeitos por Faivovich et al. (2005), e novos agrupamentos foram propostos, embasados em uma hipótese filogenética. Para um breve histórico dos antigos arranjos taxonômicos, não só do que hoje se entende por *Boana*, mas também se estendendo a toda a família Hylidae, ver a introdução de Faivovich et al. (2005), pags. 14 à 43.

Faivovich et al. (2005), com base em seqüências de DNA, reconheceram sete principais grupos monofiléticos para o gênero. Os grupos de *Boana albopunctata*, *B. benitezi*, *B. faber*, *B. pellucens*, *B. pulchella*, *B. punctata*, e *B. semilineata*. As espécies que não foram testadas foram associadas aos seus respectivos grupos com base em sua morfologia e também em seus trabalhos taxonômicos originais. Além disto, naquele momento *Boana fuentei* (Goin & Goin, 1968) e *B. varelae* (Carrizo, 1992) não foram alocadas em nenhum grupo.

Diversos outros trabalhos com filogenia, utilizando diferentes critérios de otimização, surgiram desde então. De uma maneira geral, os resultados alcançados por Wiens et al. (2005, 2006, 2010), Pyron and Wiens (2011), Faivovich et al. (2013) e Duellman et al. (2016) encontram os mesmos agrupamentos de Faivovich et al. (2005), porém podendo variar o relacionamento entre os mesmos.

Além disso, várias novas espécies de *Boana* foram descritas nos últimos doze anos, e foram alocadas aos seus respectivos grupos tanto com seqüências de DNA (e.g., Antunes et al., 2008; Caminer & Ron, 2014; Fouquet et al., 2016), quanto através da taxonomia alfa clássica (e.g., Garcia et al. 2008; Kwet 2008; Carvalho et al., 2010). Ainda, alguns rearranjos taxonômicos foram feitos. Por exemplo, *Boana hutchinsi* (Pyburn and Hall, 1984) foi transferida de grupo devido a possíveis sinapomorfias morfológicas (Faivovich et al. 2006), e *B. ornatissimus* (Noble, 1923), devido à seqüências de DNA (Faivovich et al., 2013). Orrico

et al. (2017) com seqüências de DNA e características morfológicas retiraram *Boana xerophylla* (Duméril & Bibron, 1841) da sinonímia de *Boana crepitans* (Wied-Neuwied, 1824) e ainda incluíram *Boana fuentei* (Goin & Goin, 1968) na sinonímia de *B. xerophylla*, solucionando o problema taxonômico deste último nome.

Considerando todas as novidades taxonômicas dos últimos anos, hoje *Boana* compreende 92 espécies (Frost, 2017). Apesar de os agrupamentos propostos por Faivovich et al. (2005) se manterem, a relação de algumas espécies permanece pouco suportada—e.g., *Boana sibleszi* (Rivero, 1972), *B. picturata* (Boulenger, 1899)—assim como a posição dos grupos de *B. benitezi*, *B. punctata*, *B. semilineata* segue incerta. Para melhor compreensão destas relações, comparar os resultados obtidos por Faivovich et al. (2005, 2013), Wiens et al. (2005, 2006, 2010), Pyron and Wiens (2011), e Duellman et al. (2016).

Outro ponto importante é a carência de sinapomorfias morfológicas para *Boana*. Faivovich et al. (2005) discute uma série de sinapomorfias putativas para os agrupamentos infra-genéricos de *Boana*, porém, no que tange a definição do gênero, o único comentário feito é acerca do pré-polex desenvolvido em um espinho. Mas devido a este estado de caráter ser comum a *Bokermannohyla*, e a estes dois gêneros sequer serem irmãos, nada foi concluído. Seguindo as proposições de Duellman et al. (1997) os autores consideram ainda que o pré-polex bem desenvolvido poderia vir a constituir uma sinapomorfia da tribo Cophomantini, e chamam a atenção para a necessidade de um estudo profundo definindo caracteres envolvendo esta estrutura.

Considerando então, a necessidade de testar o posicionamento filogenético de diversas espécies de *Boana* até então relacionadas somente por fenética; a necessidade de estudos de natureza taxonômica para resolver problemas relacionados a alguns nomes; e a necessidade de estudos de evolução dentro do gênero, foi desenvolvida a presente tese. Nossos objetivos foram: (i) realizar uma análise filogenética molecular do gênero *Boana* contemplando o maior

número possível de espécies do gênero; (ii) aprimorar o conhecimento sobre o relacionamento entre e dentro dos grupos de *Boana*; (iii) resolver problemas de diferentes instâncias relacionados a taxonomia do grupo; (iv) aumentar o conhecimento sobre a diversidade do gênero; (v) estudar a diversidade morfológica e evolução do pré-pólex no contexto de Cophomantini.

Para tal, optamos por dividir esta tese em duas seções abrangendo diferentes propósitos. Em cada uma encontram-se distintos trabalhos que foram desenvolvidos no decorrer dos últimos quatro anos. Alguns se encontram já publicados, outros submetidos, e os demais em preparação para submissão a distintos periódicos acadêmicos. Portanto, devido às regras das diferentes revistas serem variadas, os trabalhos por nós aqui apresentados encontram-se com distintas formatações.

Na Seção 1, intitulada —Contribuições taxonômicas ao gênero *Boana*‖, encontram-se descrições de espécies do gênero, bem como avaliações sobre os status taxonômicos de alguns nomes. Na Seção 2, —Estudos de sistemática e evolução de Cophomantini‖, encontram-se estudos de cunho filogenético contemplando a sistemática e evolução do grupo, bem como da estrutura do pré-pólex.

LITERATURA CITADA

- ANTUNES, A.P., J. FAIVOVICH, & C.F.B. HADDAD. 2008. A new species of *Hypsiboas* from the Atlantic forest of Southeastern Brazil (Amphibia: Anura: Hylidae). *Copeia* 2008: 179–190.
- BOULENGER, G.A. 1899. Descriptions of new batrachians in the collection of the British Museum (Natural History). *Annals and Magazine of Natural History, Series 7*, 3: 273–277.
- CARRIZO, G.R. 1992. Cuatro especies nuevas de anuros (Bufonidae: *Bufo* e Hylidae: *Hyla*) del norte de la Argentina. *Cuadernos de Herpetología*: 14–23.

- CAMINER, M.A., & S. RON. 2014. Systematics of treefrogs of the *Hypsiboas calcaratus* and *Hypsiboas fasciatus* species complex (Anura, Hylidae) with the description of four new species. *ZooKeys* 370: 1–78.
- CARVALHO, T.R., A.A. GIARETTA, & K.G. FACURE. 2010. A new species of *Hypsiboas* Wagler (Anura: Hylidae) closely related to *H. multifasciatus* Günther from southeastern Brazil. *Zootaxa* 2521: 37–52.
- DUBOIS, A. 2017. The nomenclatural status of *Hysaplesia*, *Hylaplesia*, *Dendrobates* and related nomina (Amphibia, Anura), with general comments on zoological nomenclature and its governance, as well as on taxonomic databases and websites. *Bionomina* 11: 1–48.
- DUELLMAN, W.E. 2001. *Hylid Frogs of Middle America*. Ithaca, Estados Unidos: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- DUELLMAN, W.E., I. DE LA RIVA, & E.R. WILD. 1997. Frogs of the *Hyla armata* and *Hyla pulchella* group in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean group of *Hyla*. *Scientific Papers. Natural History Museum, University of Kansas* 3: 1–41.
- DUELLMAN, W.E., A.B. MARION, & S.B. HEDGES. 2016. Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). *Zootaxa* 4104: 1–109.
- DUMÉRIL, A.M.C., & G. BIBRON. 1841. *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles*. Volume 8. Paris, França: Librairie Encyclopedique de Roret.
- FAIVOVICH, J., C.F.B. HADDAD, P.C.A. GARCIA, D.R. FROST, J.A. CAMPBELL, & W.C. WHEELER 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: Phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294: 1–240.

- FAIVOVICH, J., J. MORAVEC, D.F. CISNEROS-HEREDIA, & J. KOHLER. 2006. A new species of the *Hypsiboas benitezi* group (Anura: Hylidae) from the western Amazon basin (Amphibia: Anura: Hylidae). *Herpetologica* 62: 96–108.
- FAIVOVICH, J., R.W. MCDIARMID, & C.W. MYERS. 2013. Two new species of *Myersiohyla* (Anura: Hylidae) from Cerro de la Neblina, Venezuela, with comments on other species of the genus. *American Museum Novitates* 3792: 1–63.
- FOUQUET, A., Q. MARTINEZ, L. ZEIDLER, E.A. COURTOIS, P. GAUCHER, M. BLANC, J.D. LIMA, S.M. SOUZA, M.T. RODRIGUES, & P.J.R. KOK. 2016. Cryptic diversity in the *Hypsiboas semilineatus* species group (Amphibia, Anura) with the description of a new species from the eastern Guiana Shield. *Zootaxa* 4084: 079–104.
- FROST, D.R. 2017. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (03 de abril 2017). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- GARCIA, P.C.A., O.L. PEIXOTO, & C.F.B. HADDAD. 2008. A new species of *Hypsiboas* (Anura: Hylidae) from the Atlantic Forest of Santa Catarina, southern Brazil, with comments on its conservation status. *South American Journal of Herpetology* 3: 27–35.
- GOIN, C.J., & O.B. GOIN. 1968. A new green tree frog from Suriname. *Copeia* 1968: 581–583.
- GRAY, J.E. 1825. A synopsis of the genera of Reptiles and Amphibia, with a description of some new species. *Annals of Philosophy* 10: 193–217.
- KWET, A. 2008. New species of *Hypsiboas* (Anura: Hylidae) in the *pulchellus* group from southern Brazil. *Salamandra* 44: 1–14.

- LAURENTI, J.N. 1768. Specimen Medicum, Exhibens Synopsin Reptilium Emendatum cum Experimentis Circa Venena et Antidota Reptilium Austriacorum. Viena, Áustria: Joan. Thom. Nob. de Trattnern.
- LUTZ, B. 1950. Anfíbios anuros da coleção Adolpho Lutz do Instituto Oswaldo Cruz. V. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 48: 599–637.
- NOBLE, G.K. 1923. New batrachians from the Tropical Research Station British Guiana. Zoologica, New York 3: 289–299.
- ORRICO, V.G.D., I. NUNES, C. MATTEDI, A. FOUQUET, A.W. LEMOS, M. RIVERA-CORREA, M.L. LYRA, D. LOEBMANN, B.V.S. PIMENTA, U. CARAMASCHI, M.T. RODRIGUES, & C.F.B. HADDAD. 2017. Integrative taxonomy supports the existence of two distinct species within *Hypsiboas crepitans* (Anura: Hylidae). Salamandra 53: 99–113.
- PETERS, W.C.H. 1882. Der namen der Batrachirgattung Hylonomus in Hyloscirtus zu Ändern und legte zuei neue Arten von Schlangen, *Microsoma notatum* und *Liophis Ygraecum*. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin 1882: 127–129.
- PYBURN, W.F., & D.H. HALL. 1984. A new stream inhabiting treefrog (Anura: Hylidae) from southeastern Colombia. Herpetologica 40: 366–372.
- PYRON, R.A., & J.J. WIENS. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of advanced frogs, salamanders, and caecilians. Molecular Phylogenetics and Evolution 61: 543–583.
- RIVERO, J.A. 1972 [1971]. Notas sobre los anfibios de Venezuela: 1. Sobre los hilidos de la Guayana Venezolana. Caribbean Journal of Science 11: 181–193.
- SAVAGE, J.M. 2002. The Hylid Frogs of Middle America [book review]. Copeia 2002: 545–552.

WAGLER, J. 1830. Natürliches System der Amphibien mit vorangehender Classification der Säugthiere und Vögel: Mit Kupfern und einer Verwandtschaftstafel. Monique, Alemanha: J.G. Cotta.

WIED-NEUWIED, M.A.P., PRINZ ZU. 1824. Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens. Heft 8. Veimar, Alemanha: Landes-Industrie-Comptoir.

WIENS J.J., J.W. FETZNER, C.L. PARKINSON, & T.W. REEDER. 2005. Hylid frog phylogeny and sampling strategies for speciose clades. *Systematic Biology* 54: 778–807.

WIENS, J.J., C.H. GRAHAM, D.S. MOEN, S.A. SMITH, & T.W. REEDER. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in Hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist* 168: 579-596.

WIENS, J.J., C.A. KUCZYNSKI, X. HUA, & D.S. MOEN. 2010. An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 871–882.

CONCLUSÕES GERAIS

- O nome *Hyla leucotaenia* Burmeister, 1860, que vinha sendo tratado como sinônimo júnior de *Hyla pulchella* Duméril & Bibrón, 1841, na verdade é um sinônimo de *Hyla squalirostris* Lutz, 1925. Caso esta espécie (atualmente alocada no gênero *Scinax*) se mostre na verdade constituir um complexo de espécies, e, as populações do Sul do Brasil, Uruguai e norte da Argentina se mostrem uma unidade taxonômica distinta, o nome *Hyla leucotaenia* se mostra disponível e perfeitamente aplicável para estas.
- *Boana cambui* (nova combinação entre a descrição original e a taxonomia vigente) corroborou-se pertencente ao grupo de *B. pulchella* nas análises moleculares. Apesar da morfologia extremamente similar à congênica *B. freicanecae*, as duas não são espécies irmãs, de acordo com nossas inferências moleculares. Mas por ser a espécie irmã de todas as demais espécies do grupo de *B. pulchella*, *B. cambui* dá suporte à hipótese de este grupo ter sido originado de uma linhagem evolutiva ocorrente na Mata Atlântica, no sudeste do Brasil.
- *Boana caiapo* corroborou-se pertencente ao grupo de *B. albopunctata* nas análises moleculares, como irmã de *B. raniceps*. Este resultado ajuda a demonstrar a importância do Cerrado no processo de radiação evolutiva do grupo de *B. albopunctata*.
- *Boana liliae* (Kok, 2006) trata-se na realidade de uma espécie de *Myersiohyla*, irmã de *M. chamaeleo*.
- Nós provemos aqui o maior data set molecular de *Boana* construído até o momento. Incluindo quase a total diversidade taxonômica do gênero (83 das 92 espécies descritas) com até 10 fragmentos genéticos por terminal. O suporte de muitos relacionamentos filogenéticos dentro do gênero melhorou em relação a publicações passadas. Porém, mesmo com tal data set, o suporte do grupo de *B. benitezi* permanece baixo, e o relacionamento deste grupo, e também dos grupos de *Boana punctata* e *B. semilineata*

com os demais grupos de *Boana* permanece incerto. O que é bastante curioso. Isso nos faz pensar que uma amostragem massiva de caracteres moleculares (NGS) e fenotípicos é crucial para entender as relações evolutivas de *Boana*.

- O pré-polex das espécies de Cophomantini apresenta uma plasticidade evolutiva extremamente interessante. Suas duas formas gerais, laminar e espinho, surgiram mais de uma vez ao longo da evolução da tribo. No caso do grupo de *Hyloscirtus armatus* o pré-polex laminar sofreu uma modificação única na tribo. As espécies de *Boana* apresentam um processo articular na região proximal do Metacarpo II que articula com o pré-polex. Esta estrutura aparenta ser sinapomórfica para o gênero. Junto à estrutura esquelética foram descobertas diversas modificações de musculatura que provavelmente desempenham diferentes funções de acordo com a morfologia do pré-polex. Apesar de o pré-polex em forma de espinho ser correntemente considerado como uma estrutura protrusível, tal mecanismo permanece desconhecido.