

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 30/06/2022.

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)**

**SISTEMÁTICA E DIVERSIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES DA SUBFAMÍLIA
PARATELMATOBIINAE (ANURA: LEPTODACTYLIDAE)**

MARCUS THADEU TEIXEIRA SANTOS

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 Ciências Biológicas (Zoologia)

Junho - 2020

MARCUS THADEU TEIXEIRA SANTOS

**SISTEMÁTICA E DIVERSIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES DA SUBFAMÍLIA
PARATELMATOBIINAE (ANURA: LEPTODACTYLIDAE)**



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
Ciências Biológicas (Zoologia)

Orientador: Prof. Dr. Célio Fernando Baptista Haddad

Coorientador: Prof. Dr. Paulo Christiano Anchieta Garcia

Rio Claro, SP

Junho - 2020

S237s

Santos, Marcus Thadeu Teixeira

Sistemática e diversificação das espécies da subfamília
Paratelmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) / Marcus Thadeu Teixeira
Santos. -- Rio Claro, 2020

126 f. : tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad

Coorientador: Paulo Christiano Anchietta Garcia

1. Anuros. 2. Filogenia. 3. Taxonomia. 4. Evolução. 5.
Biogeografia. 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 DIVERSIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES DA SUBFAMÍLIA
PARATELMATOBIINAE (ANURA: LEPTODACTYLIDAE)

AUTOR: MARCUS THADEU TEIXEIRA SANTOS

ORIENTADOR: CELIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD

COORIENTADOR: PAULO CHRISTIANO DE ANCHIETTA GARCIA

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



Prof. Dr. CELIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD
Departamento de Zoologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. JOSE PEREZ POMBAL JUNIOR
Museu Nacional-UFRJ /Rio de Janeiro-RJ



Prof. Dr. FABIO RAPOSO DO AMARAL
Biologia Evolutiva e Filogeografia / Universidade Federal de São Paulo- Campus Diadema



Profa. Dra. MARIA TEREZA CHIARIONI THOMÉ
Departamento de Biologia e Ecologia Evolutiva / UFSCAR - Centro de Ciências Biológicas e da Saúde



Prof. Dr. BORIS LEONARDO BLOTTO ACUÑA
Departamento de Zoologia / Universidade de São Paulo - Instituto de Biociências

Rio Claro, 30 de junho de 2020

Dedico esta tese aos cientistas brasileiros e às universidades públicas pela luta constante e aos amantes da biodiversidade pela inspiração.

AGRADECIMENTOS

Certamente várias pessoas e instituições contribuíram enormemente para a realização desta tese. Sou especialmente grato ao meu orientador, Prof. Célio Haddad por acreditar no projeto, pela oportunidade de fazer parte do seu grupo de pesquisa, pelos ensinamentos e pelo apoio em momentos difíceis. Obrigado também por sua eficiência, por incentivar minhas escolhas e por estar sempre disposto a ajudar. Tudo isso foi crucial para a conclusão do projeto.

A meu coorientador, Prof. Paulo Garcia, pelos ensinamentos, pela ajuda e dicas nos trabalhos de campo, que foram fundamentais. Sou muito grato também pela ideia de trabalhar com os Paratelmatoibiinae, que se iniciou lá atrás (em 2012), e que desde então tem sido o principal foco de meus estudos.

À Profa. Ana Carolina Carnaval, por me receber de portas abertas em seu laboratório no *City College of New York* durante o período de doutorado sanduíche. Obrigado também pela disposição em ajudar, empolgação, e pelas ótimas dicas. O período em Nova York foi muito importante para o desenvolvimento do estudo e proporcionou um amplo crescimento acadêmico.

Agradeço imensamente ao amigo, Prof. Rafael F. Magalhães, por toda ajuda, desde as conversas iniciais, que contribuíram para a elaboração do projeto, até às ideias, ajudas com análises de dados e indicações de bibliografia. Obrigado também por toda a disponibilidade, paciência e amizade.

À Mariana Lyra, por toda ajuda no laboratório de biologia molecular, pela serenidade e ótimas conversas. Muitas vezes eu achava que, após diversas tentativas, não havia mais alternativa para conseguir amplificar um determinado fragmento e a Mari, na maior calma e otimismo, chegava com novas ideias, que quase sempre funcionavam.

Aos demais colaboradores, Thiago de Carvalho, Rodrigo Ferreira, Fabrício Santos, Luciana Lourenço, Felipe Leite, Iuri Dias, Stenio Vittorazzi, Hussam Zaher, Luís Giasson, Sílvia Oliveira, Bárbara Zaidan, Nelson da Silva e Bianca Berneck, pelas contribuições.

À Maria Tereza Thomé, pelas valiosas dicas ao longo de várias etapas do doutorado, como durante as avaliações de projeto, progresso e qualificação. Suas ideias e incentivos foram muito importantes. Também agradeço à Priscila Lemes, Délio Baêta e Cinthia Brasileiro, pelas contribuições em uma ou mais dessas etapas.

Um agradecimento especial a todos que me ajudaram em campo, Juliane Monteiro, Thaís Condez, Thiago de Carvalho, Nadya Pupin, Elicarlos Nardin, Paulo Garcia, Bárbara Zaidan, Bianca Berneck, Izabela Barata, Sofia Martins, Fabiana Dallacorte e Javier Toso. Também agradeço a todos os colegas que me enviaram amostras de tecido, Miguel Rodrigues, Sabrina Baroni, Rodrigo Ferreira, Ricardo Sawaya, Luiz Ugioni, Paulo Costa, Milena Wacklevski e Iuri Dias.

À Sofia Lamerato Costa, por toda a ajuda com a organização dos dados e com a morfometria e aos colegas João Giovanelli e Maurício Vancine pelas ajudas com mapas.

Aos amigos do Laboratório de Herpetologia da UNESP, Pedro Taucce, Paulo Pinheiro, Thiago de Carvalho, Thaís Condez, Leo Malagoli, Juliane Monteiro, Ana Paula Motta, Mariana Lyra, Nadya Pupin, Tulipa da Costa, Francisco Brusquetti, Kaleb Pretto Gatto, Tereza Thomé, Boris Blotto, Fábio de Sá, João Giovanelli, Anyelet Aguilar, Amanda Silva, Délio Baêta, Ariadne Sabbag, Carla Lopes, Priscila Lemes, Bianca Berneck, Ana Carolina Lourenço, Danilo Delgado, Lucas Nicioli, Natalia Salles, Aline Aguiar e José Ribeiro Júnior. A ótima convivência, conversas e momentos de descontração e lazer foram muito importantes para a conclusão da tese e para suportar as angústias em tempos tão difíceis.

Aos colegas do Departamento de Biologia da *City College of New York*, Mariana Vasconcellos, Kathryn Mercier, Patrick Shea, Karin Seger, Andrea Paz, Connor French, Laura Bertola. Obrigado pelas dicas, conversas e pelos *Lab Meetings* e *Happy Hours*. Foram muito importantes para a adaptação. Agradeço especialmente à Kathryn, Patrick e Connor pela ajuda com o inglês nos trabalhos que compõem a tese.

Aos colegas do Laboratório de Herpetologia da UFMG, Tiago Pezzuti, Rafael Magalhães, Caroline Oswald, Bárbara Zaidan, Igor Rodrigues, João Víctor Lacerda, Henrique Costa, Emanuel da Silva, Samuel Gomides, Fernando Leal, Brenda Silva, Daniela Fonseca, Sofia Martins, Isabel Marques, Rachel Montesinos e Hans Thomassen, pela convivência, amizade e momentos de lazer, especialmente durante os congressos de Herpeto.

Também agradeço aos demais amigos espalhados por esse mundão afora, em especial ao João, Bárbara, Fernando, Isabelle, Lucas, Ana Carolina, Guilherme, Amanda, Klever, Tereza, Flávio e Marina pela amizade de tantos anos.

Aos curadores e técnicos das coleções herpetológicas consultadas, José Pombal Jr., Manoela Woitovicz e Pedro Pinna (MNRJ), Hussam Zaher, Taran Grant e Aline Benetti (MZUSP), Helio Fernandes, Thiago Soares e Juliana Silva (MBML), Oswaldo Peixoto (EI),

Sérgio Carvalho e Silva (ZUFRJ), Victor Orrico (MZUESC), Selvino Oliveira (CHUFSC), Ariovaldo Giaretta (AAG-UFU), Júlio Moura Leite (MHNCI), Célio Haddad e Nadya Pupin (CFBH), Paulo Garcia e Camila Almeida (UFMG), Ronald Heyer e Kevin de Queiroz (USNM), José Rosado e Jonathan Woodward (MCZ). As amostras e espécimes depositados nas diversas coleções foram fundamentais para a elaboração dessa tese.

Aos docentes e discentes do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) por contribuírem para minha formação. Também sou muito grato a todos os funcionários da UNESP de Rio Claro.

Às agências de fomento pelas bolsas e auxílios concedidos, sem as quais eu não conseguiria realizar o doutorado. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. À Pró-Reitoria de Pós-Graduação da UNESP por recursos disponibilizados para visitas a coleções zoológicas. Também agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) por auxílios proporcionados por projetos coordenados pelo Prof. Célio Haddad (2013/50741-7 e 2014/50342).

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), Instituto Estadual de Meio Ambiente e Recursos Hídricos (IEMA-ES), Instituto Estadual de Florestas (IEF-MG), Instituto Estadual do Ambiente (INEA-RJ), Comissão Técnico-Científica do Instituto Florestal (COTEC-SP), Instituto Ambiental do Paraná (IAP-PR), Fundação do Meio Ambiente (FATMA-SC), e Comissão de Ética no Uso de Animal do Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro (CEUA-IB) pelas licenças concedidas.

Ao Centro de Estudos de Insetos Sociais (CEIS, UNESP) por permitir o uso do Laboratório de Biologia Molecular. Ao CIPRES Science Gateway e ao Núcleo de Computação Científica (NCC/GridUNESP) da UNESP pelos recursos computacionais disponibilizados para análises de dados. Ao Sci-Hub pela disseminação gratuita de conhecimento científico, sem o qual ficaria inviável acessar boa parte da literatura consultada.

Aos meus pais, Mirtes e Flávio por todo amor, apoio, reconhecimento, cuidado e incentivo ao longo desses anos. Obrigado também pela educação e por incentivarem o pensamento crítico sobre os mais variados temas. Aos meus irmãos Melissa, João e Pedro pelo apoio e incentivo. Aos meus queridos sobrinhos Henrique e Gustavo pelos bons momentos compartilhados e pelas risadas. A meu cunhado Reinaldo e minha cunhada Rafaella pelo apoio.

A minha companheira Thaís, por todo seu amor, carinho, paciência e pelos ótimos momentos compartilhados ao longo de todos esses anos. Obrigado também por apoiar minhas escolhas, pelos valiosos conselhos e por tanto me ajudar nos momentos mais difíceis.

Por fim, agradeço aos *Crossodactylodes*, *Paratelmatoebius*, *Scythrophrys* e *Rupirana*, esses pequenos anuros que tanto me intrigam. A empolgação gerada a cada encontro em campo e a cada dado analisado foi fundamental para eu conseguir chegar ao final dessa etapa.

“It seems to me that the natural world is the greatest source of excitement; the greatest source of visual beauty; the greatest source of intellectual interest. It is the greatest source of so much in life that makes life worth living”

(Sir David F. Attenborough)

RESUMO GERAL

A subfamília Paratelmatoibiinae é um grupo de anuros pouco estudado constituído por 14 espécies de distribuição geográfica restrita alocadas nos gêneros *Crossodactylodes*, *Paratelmatoibius*, *Scythrophrys* e *Rupirana*. Até o momento, estudos filogenéticos focados na subfamília foram baseados em amostragens gênicas e/ou taxonômicas limitadas. No primeiro capítulo desse trabalho, propusemos uma hipótese filogenética para o gênero *Crossodactylodes*, avaliamos a evolução de alguns caracteres fenotípicos e de história natural e realizamos uma revisão taxonômica para o grupo. Recuperamos *Crossodactylodes* como monofilético e diagnosticado por sete sinapomorfias putativas em caracteres morfológicos e de história natural. Evidências suportam algumas sinapomorfias morfológicas como adaptações ao hábito bromelígena. No segundo capítulo, propusemos uma nova hipótese filogenética para Paratelmatoibiinae, baseada em ampla amostragem genética e taxonômica. Além disso, delimitamos linhagens evolutivamente independentes e estimamos os tempos dos eventos de diversificação. Recuperamos Paratelmatoibiinae e cada um de seus quatro gêneros como monofiléticos e bem suportados. Cinco espécies potencialmente novas incluídas em nosso estudo foram suportadas como linhagens evolutivamente independentes nas árvores filogenéticas e nas análises de delimitação. Também recuperamos outras linhagens profundamente divergentes e geograficamente estruturadas nos quatro gêneros de Paratelmatoibiinae. Nossa estimativa dos tempos de divergência indica que a diversificação na subfamília se iniciou no Eoceno e continuou durante o Oligoceno, Neógeno e Pleistoceno. Mudanças climáticas passadas, eventos neotectônicos e características relacionadas à história natural possivelmente influenciaram a diversificação de Paratelmatoibiinae. Por fim, no terceiro capítulo formalizamos a descrição de uma nova espécie de *Paratelmatoibius*, que ocorre na Mata Atlântica do estado do Paraná, sul do Brasil. Descrevemos adultos, girinos e vocalizações. A nova espécie é facilmente diagnosticável de outras espécies do gênero por seu canto de anúncio, que é composto por dois tipos de notas e compreende uma série de duas a quatro notas. Uma análise filogenética e caracteres morfológicos suportam que a nova espécie pertence ao grupo de espécies de *P. cardosoi*.

Palavras-chave: Campo rupestre; *Crossodactylodes*; Filogenia; Mata Atlântica; *Paratelmatoibius*; *Rupirana*; *Scythrophrys*; Taxonomia.

GENERAL ABSTRACT

The subfamily Paratelmatobiinae is a poorly studied group of frogs consisting of 14 species with restricted geographical distribution allocated to the genera *Crossodactylodes*, *Paratelmatobius*, *Scythrophrys* and *Rupirana*. To date, phylogenetic studies focused on this subfamily have been based on limited taxon and/or character sampling. In the first chapter of this work, we proposed a phylogenetic hypothesis for the genus *Crossodactylodes*, evaluated the evolution of some phenotypical and natural history traits and performed a taxonomic revision for the group. We recovered *Crossodactylodes* as monophyletic and diagnosed by seven putative synapomorphies in morphological and natural history characters. Evidence supports some morphological synapomorphies as adaptations to the bromeligenous habit. In the second chapter, we proposed a new phylogenetic hypothesis for Paratelmatobiinae, based on extensive taxon and character sampling. In addition, we delimited independently evolving lineages within the group and estimated the timing of diversification events. We recovered Paratelmatobiinae and each of its four genera as monophyletic and robustly supported. Five potentially new species included in our study were supported as independently evolving lineages in the phylogenetic trees and in the delimitation analyses. We also recovered other deeply divergent and geographically structured lineages within the four genera of Paratelmatobiinae. Our estimation of divergence times indicates that diversification in the subfamily began in the Eocene and continued during the Oligocene, Neogene and Pleistocene. Past climate changes, neotectonic events, and life history traits likely influenced the diversification of Paratelmatobiinae. Finally, in the third chapter, we formalized the description of a new species of *Paratelmatobius*, which occurs in the Atlantic Forest of the state of Paraná, southern Brazil. We described adults, tadpoles, and vocalizations. The new species can be readily distinguished from its congeners by its advertisement call being composed of two note types and comprised of a series of two to four notes. Morphological traits and phylogenetic analysis place the new species within the *P. cardosoi* species group.

Keywords: Atlantic Forest; Campo rupestre; *Crossodactylodes*; *Paratelmatobius*; Phylogeny; *Rupirana*; *Scythrophrys*; Taxonomy.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	14
Referências Bibliográficas.....	17
 CAPÍTULO I	
Systematic Revision of the Rare Bromeligenous Genus <i>Crossodactylodes</i> Cochran, 1938 (Anura: Leptodactylidae: Paratelmatobiinae).....	21
 CAPÍTULO II	
Multilocus phylogeny of Paratelmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) reveals strong spatial structure and previously unknown diversity in the Atlantic Forest hotspot	64
 CAPÍTULO III	
A new species of <i>Paratelmatobius</i> (Anura: Leptodactylidae: Paratelmatobiinae) from the Atlantic Forest of southern Brazil	103
 CONCLUSÕES GERAIS	125
 PERSPECTIVAS.....	126

INTRODUÇÃO GERAL

A família Leptodactylidae Werner, 1896 é atualmente composta por 214 espécies alocadas em três subfamílias: Leiuperinae Bonaparte, 1850, Leptodactylinae Werner, 1896 e Paratelmatoibiinae Ohler & Dubois, 2012 (Frost, 2020). Tanto Leiuperinae, quanto Leptodactylinae compreendem aproximadamente 100 espécies e são amplamente distribuídas na América do Sul, sendo também registradas em pequenas porções da América Central e América do Norte (Frost, 2020). Em contrapartida, Paratelmatoibiinae é composta por apenas 14 espécies e apresenta distribuição mais restrita, que se estende da região central do estado da Bahia ao centro-leste de Santa Catarina, Brasil (Frost, 2020). A subfamília é composta pelos gêneros *Crossodactylodes* Cochran, 1938, *Paratelmatoibius* Lutz & Carvalho, 1958, *Rupirana* Heyer, 1999 e *Scythrophrys* Lynch, 1971 (Frost, 2020).

Os quatro gêneros estão distribuídos ao longo de um gradiente norte-sul e são associados a regiões serranas (Fouquet et al., 2013). O gênero *Rupirana* é endêmico dos campos rupestres da porção setentrional da Serra do Espinhaço, na região central do estado da Bahia (Juncá & Lugli, 2009). *Crossodactylodes* ocorre no domínio da Mata Atlântica desde o sul do estado da Bahia até o Rio de Janeiro e em uma área de campo rupestre no estado de Minas Gerais (Barata et al., 2013; Teixeira et al., 2013). *Paratelmatoibius* é endêmico da Mata Atlântica e distribuído na Serra da Mantiqueira e na Serra do Mar, desde a fronteira entre os estados de Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo até o norte do estado do Paraná (Frost, 2020). Por fim, o gênero *Scythrophrys*, também endêmico da Mata Atlântica, é distribuído na porção sul da Serra do Mar e nas Serras do Leste Catarinense, nos estados do Paraná e Santa Catarina. A maioria das espécies de Paratelmatoibiinae tem distribuição restrita a uma ou poucas localidades (Frost, 2020). A ocorrência em ambientes específicos em áreas remotas e os encontros recentes de novas espécies (Barata et al., 2013; Teixeira et al., 2013) sugerem que o número de espécies de Paratelmatoibiinae pode estar subestimado.

As hipóteses sobre as relações dos gêneros atualmente incluídos em Paratelmatoibiinae com outros grupos de anuros sofreram amplas modificações ao longo dos anos. Cochran (1955) sugeriu afinidade de *Crossodactylodes* com o gênero *Crossodactylus* Duméril & Bibron, 1841. Lynch (1971) investigou as relações entre os Leptodactylidae (*sensu lato*) e alocou *Crossodactylodes* na subfamília Telmatobiinae, tribo Grypiscini, juntamente com os gêneros *Cycloramphus* Tschudi, 1838 e *Zachaenus* Cope, 1866. Por outro lado, *Paratelmatoibius* foi alocado na subfamília Leptodactylinae, juntamente com *Barycholos*

Heyer, 1969, *Edalorhina* Jiménez de la Espada, 1870, *Hydrolaetare* Gallardo, 1963, *Leptodactylus* Fitzinger, 1826, *Limnomedusa* Fitzinger, 1843, *Lithodytes*, Fitzinger, 1843, *Physalaemus*, Fitzinger, 1826, *Pleurodema* Tschudi, 1838 e *Pseudopaludicola* Miranda-Ribeiro, 1926. Já o gênero *Scythrophrys* foi classificado como *incertae sedis* dentro da subfamília Telmatobiinae.

Heyer (1975) foi o primeiro autor a relatar um relacionamento próximo entre os gêneros *Crossodactylodes*, *Paratelmatobius* e *Scythrophrys*, ao incluí-los em um agrupamento denominado “gripiscíneos”, juntamente com os gêneros *Cycloramphus*, *Zachaeus*, *Craspedoglossa* (posteriormente sinonimizado à *Cycloramphus*), *Crossodactylus*, *Hylodes* Fitzinger, 1826, *Megaelosia* Miranda-Ribeiro, 1923 e *Thoropa* Cope, 1865. O gênero *Rupirana* foi descrito somente em 1999. Na descrição original, Heyer (1999) incluiu o gênero em Leptodactylidae (*sensu lato*), mas não conseguiu estabelecer com quais gêneros *Rupirana* é proximamente relacionado. Posteriormente, Dubois (2005) propôs uma classificação baseada no agrupamento de Heyer (1975), incluindo *Crossodactylodes*, *Paratelmatobius*, *Scythrophrys* e *Rupirana* na família Leptodactylidae, subfamília Cycloramphinae, juntamente com os gêneros *Cycloramphus*, *Zachaeus* e *Thoropa*.

O uso de sequências de DNA e o aumento na capacidade de processamento computacional possibilitaram o desenvolvimento de estudos com grande amostragem taxonômica (e.g., Frost et al., 2006; Pyron & Wiens, 2011). Frost et al. (2006) recuperaram os gêneros *Paratelmatobius* e *Scythrophrys* como irmãos e proximamente relacionados aos gêneros *Adenomera* Steindachner, 1867, *Lithodytes*, *Leptodactylus*, *Vanzolinius* Heyer, 1974 (posteriormente sinonimizado a *Leptodactylus*), *Edalorhina*, *Engystomops* Jiménez de la Espada, 1872, *Eupemphix* Steindachner, 1863 (posteriormente sinonimizado a *Physalaemus*), *Pleurodema*, *Physalaemus*, *Somuncuria* Lynch, 1978 (posteriormente sinonimizado a *Pleurodema*) e *Pseudopaludicola*, compondo a família Leptodactylidae, que passou a ser menos abrangente a partir desse estudo. Lourenço et al. (2008), utilizando um maior número de terminais de *Paratelmatobius* e *Scythrophrys*, também recuperaram os gêneros como irmãos.

Pyron & Wiens (2011), em análise com maior abrangência taxonômica, também recuperaram *Paratelmatobius* como táxon irmão de *Scythrophrys* e propuseram a subfamília Paratelmatobiinae para alocá-los. No entanto, os autores não apresentaram uma diagnose para o novo táxon proposto, tornando Paratelmatobiinae *nomen nudum*. Essa diagnose foi posteriormente apresentada por Ohler & Dubois (2012), que validaram assim

Paratelmatoibiinae. Em seguida, Fouquet et al. (2013) incluíram pela primeira vez os gêneros *Crossodactylodes* e *Rupirana* em uma análise filogenética baseada em sequências de DNA. Os autores recuperaram os dois gêneros como proximamente relacionados a *Paratelmatoibius* e *Scythrophrys*. Desconhecendo a validação de Paratelmatoibiinae feita por Ohler & Dubois (2012), Fouquet et al. (2013) propuseram a subfamília Crossodactylodinae para alocar os quatro gêneros. Dessa forma, o nome proposto é um sinônimo júnior de Paratelmatoibiinae (Dubois, 2013).

Apesar do avanço recente sobre o conhecimento das relações filogenéticas em Paratelmatoibiinae, todos os estudos filogenéticos focados na subfamília até o momento foram baseados em amostragens gênicas e/ou taxonômica limitadas (Lourenço et al., 2008; Fouquet et al., 2013; Teixeira et al., 2013), dificultando o entendimento da história evolutiva do grupo. Diante do padrão de distribuição geográfica dos gêneros e espécies de Paratelmatoibiinae, uma hipótese filogenética mais completa para o grupo pode ter implicações para um melhor entendimento de eventos de diversificação que ocorreram na Mata Atlântica em diferentes escalas temporais, assim como da relação entre a biota da Mata Atlântica e a biota dos campos rupestres. Além disso, hipóteses filogenéticas abrangentes são importantes para o reconhecimento de espécies ainda não descritas e, dessa forma, constituem uma etapa importante para a descrição de novos táxons (Wiens, 2007; Caminer et al., 2017; Grabowski et al., 2017). Isso é especialmente relevante diante das taxas alarmantes de perda de hábitat na Mata Atlântica e nos campos rupestres nas últimas décadas (Ribeiro et al., 2009; Silveira et al., 2016), fazendo com que algumas espécies possam ter sido extintas antes mesmo de serem descobertas (Lees & Pimm, 2015).

Assim, o objetivo geral deste trabalho foi aprimorar o conhecimento sobre as relações evolutivas em Paratelmatoibiinae e os fatores associados à sua diversificação e contribuir para o refinamento da taxonomia do grupo. Esta tese está organizada em três capítulos. O primeiro capítulo é focado no gênero *Crossodactylodes*. Nesse capítulo, propusemos uma hipótese filogenética para o gênero, avaliamos a evolução de alguns caracteres fenotípicos e de história natural e realizamos uma revisão taxonômica, abordando ainda a distribuição geográfica, a história natural e a conservação das espécies. Esse capítulo foi publicado no periódico *Herpetological Monographs*. No segundo capítulo, aumentamos a amostragem gênica e taxonômica, incluindo diversos terminais dos quatro gêneros de Paratelmatoibiinae e propusemos uma nova hipótese filogenética para a subfamília. Além disso, delimitamos linhagens evolutivamente independentes e estimamos os tempos dos eventos de diversificação

dentro da subfamília. Esse capítulo foi publicado no periódico *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Por fim, no terceiro capítulo, publicado no periódico *Zootaxa*, formalizamos a descrição de uma nova espécie de *Paratelmatobius*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barata, I.M., Santos, M.T.T., Leite, F.S.F., Garcia, P.C.A. 2013. A new species of *Crossodactylodes* (Anura: Leptodactylidae) from Minas Gerais, Brazil: first record of genus within the Espinhaço Mountain Range. *Zootaxa*, 3731, 552–560.
- Bonaparte, C.L.J.L. 1850. *Conspectus Systematum. Herpetologiae et Amphibiologiae*. Editio altera reformata. Lugdini Batavorum: E. J. Brill.
- Caminer, M.A., Milá, B., Jansen, M., Fouquet, A., Venegas, P.J., Chávez, G., Loughheed, S.C., Ron, S.R. 2017. Systematics of the *Dendropsophus leucophyllatus* species complex (Anura: Hylidae): Cryptic diversity and the description of two new species. *PLoS ONE*, 12, e0171785.
- Cochran, D.M. 1938. Diagnoses of new frogs from Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 51, 41–42.
- Cochran, D.M. 1955. Frogs of Southeastern Brazil. *United States National Museum Bulletin*, 206, 1–423.
- Cope, E.D. 1865. Sketch of the primary groups of Batrachia s. Salientia. *Natural History Review. New Series*, 5, 97–120.
- Cope, E.D. 1866. On the structures and distribution of the genera of the arciferous Anura. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Series 2*, 6, 67–112.
- Dubois, A. 2005. Amphibia Mundi. 1.1. An ergotaxonomy of recent amphibians. *Alytes*, 23, 1–24.
- Dubois, A. 2013. Crossodactylodinae Fouquet, Blotto, Maronna, Verdade, Juncá, de Sá & Trefaut Rodrigues, 2013 is an invalid junior synonym of Paratelmatobiinae Ohler & Dubois, 2012 (Amphibia, Anura). *Zootaxa*, 3700, 499–500.
- Duméril, A.M.C., Bibron, G. 1841. *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles*. Volume 8. Paris: Librairie Encyclopedique de Roret.
- Fitzinger, L.J.F.J. 1826. *Neue Classification der Reptilien nach ihren Natürlichen Verwandtschaften nebst einer Verwandtschafts-Tafel und einem Verzeichnisse der Reptilien-Sammlung des K.K. Zoologisch Museum's zu Wien*. Wien: J. G. Heubner.
- Fitzinger, L.J.F.J. 1843. *Systema Reptilium. Fasciculus Primus*. Wien: Braumüller et Seidel.

- Fouquet, A., Blotto, B.L., Maronna, M.M., Verdade, V.K., Juncá, F.A., de Sá, R., Rodrigues, M.T. 2013. Unexpected phylogenetic positions of the genera *Rupirana* and *Crossodactylodes* reveal insights into the biogeography and reproductive evolution of leptodactylid frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 67, 445–457.
- Frost, D.R. 2020. Amphibian Species of the World: an online reference. Version 6.0. Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA. (acessado em 04 de março de 2020).
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R., Haas, A., Haddad, C.F.B, de Sá, R.O., Donnellan, S. C., Raxworthy, C.J., Wilkinson, M., Channing, A., Campbell, J.A., Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D., Wheeler, W.C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297, 1–370.
- Gallardo, J.M. 1963. *Hydrolaetare*, nuevo genero de Leptodactylidae (Amphibia) neotropical. *Neotropica. La Plata*, 9, 42–48.
- Grabowski, M., Wysocka, A., Mamos, T. 2017. Molecular species delimitation methods provide an insight in taxonomy of the endemic gammarid species flock from the ancient Lake Ohrid. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 181, 272–285.
- Heyer, W.R. 1969. Studies on the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) III. A redefinition of the genus *Leptodactylus* and a description of a new genus of leptodactylid frogs. *Contributions in Science. Natural History Museum of Los Angeles County*, 155, 1–14.
- Heyer, W.R. 1974. *Vanzolinius*, a new genus proposed for *Leptodactylus discodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 87, 81–90.
- Heyer, W.R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 199, 1–55.
- Heyer, W.R. 1999. A new genus and species of frog from Bahia, Brazil (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) with comments on the zoogeography of the Brazilian campos rupestres. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 112, 19–30.
- Jiménez de la Espada, M. 1870. Fauna neotropalis species quaedam nondum cognitae. *Jornal de Ciências, Matemáticas, Physicas e Naturaes. Lisboa*, 3, 57–65.

- Jiménez de la Espada, M. 1872. Nuevos batráquios Americanos. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural. Madrid*, 1, 84–88.
- Juncá, F.A., Lugli, L. 2009. Reproductive biology, vocalizations, and tadpole morphology of *Rupirana cardosoi*, an anuran with uncertain affinities. *South American Journal of Herpetology*, 4, 173–178.
- Lees, A.C., Pimm, S.L. 2015. Species, extinct before we know them? *Current Biology*, 25, R177–R180.
- Lourenço, L.B., Bacci-Junior, M., Martins, V.G., Recco-Pimentel, S.M., Haddad, C.F. 2008. Molecular phylogeny and karyotype differentiation in *Paratelmatobius* and *Scythrophrys* (Anura, Leptodactylidae). *Genetica*, 132, 255–266.
- Lutz, B., Carvalho, A.L. 1958. Novos anfíbios anuros das Serras Costeiras do Brasil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz. Rio de Janeiro*, 56, 239–249.
- Lynch, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Miscellaneous Publication. Museum of Natural History, University of Kansas*, 53, 1–238.
- Lynch, J.D. 1978. A re-assessment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagônia. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 72, 1–57.
- Miranda-Ribeiro, A. 1923. *Elosia*, Tsch. e os generos correlatos. *Revista do Museu Paulista. São Paulo*, 13, 813–821.
- Miranda-Ribeiro, A. 1926. Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios (Anura) Brasileiros. *Arquivos do Museu Nacional. Rio de Janeiro*, 27, 1–227.
- Ohler, A., Dubois, A. 2012. Validation of two familial nomina nuda of Amphibia Anura. *Alytes*, 28, 162–167.
- Pyron, R.A., Wiens, J.J. 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.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142, 1141–1153.
- Silveira, F.A.O., Negreiros, D., Barbosa, N.P.U., Buisson, E., Carmo, F.F., Carstensen, D.W., Conceição, A.A., Cornelissen, T.G., Echternacht, L., Fernandes, G.W., Garcia, Q.S., Guerra, T.J., Jacobi, C.M., Lemos-Filho, J.P., Le Stradic, S., Morellato, L.P.C., Neves, F.S., Oliveira, R.S., Schaefer, C.E., Viana, P.L., Lambers, H. 2016. Ecology and

evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil*, 403, 129–152.

Steindachner, F. 1863. Über einige neue Batrachier aus den Sammlungen des Wiener Museums. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, 48, 186–192.

Steindachner, F. 1867. Reise der österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. Zoologischer Theil. 1. Amphibien. Wien: K. K. Hof- und Staatsdruckerei.

Teixeira, M. Jr., Recoder, R.S, Amaro, R.C, Damasceno, R.P, Cassimiro, J., Rodrigues, M.T. 2013. A new *Crossodactylodes* Cochran, 1938 (Anura: Leptodactylidae: Paratelmatobiinae) from the highlands of the Atlantic Forests of southern Bahia, Brazil. *Zootaxa*, 3702, 459–472.

Tschudi, J.J. von. 1838. Classification der Batrachier mit Berücksichtigung der fossilen Thiere dieser Abtheilung der Reptilien. Neuchâtel: Petitpierre.

Werner, F. 1896. Beiträge zur Kenntniss der Reptilien und Batrachier von Centralamerika und Chile, sowie einiger seltenerer Schlangenarten. *Verhandlungen des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien*, 46, 344–365.

Wiens, J.J. 2007. Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology*, 56: 875–878.

CONCLUSÕES GERAIS

A partir de expedições de campo e dados obtidos em coleções herpetológicas, obtivemos uma matriz com ampla amostragem de linhagens da subfamília Paratelmatoibiinae, que nos permitiu melhorar o entendimento da taxonomia e da história evolutiva do grupo. As principais conclusões são comentadas abaixo:

- O gênero *Crossodactylodes*, até então pouco estudado, foi recuperado como monofilético e bem suportado. A taxonomia de *Crossodactylodes* foi aprimorada a partir de novas diagnoses para o gênero e cada uma de suas espécies. O gênero pode ser diagnosticado por sete sinapomorfias putativas em caracteres morfológicos e de história natural, sendo que alguns desses caracteres parecem ter relação com o hábito bromelígena. Além disso, dados sobre distribuição geográfica, história natural e conservação foram atualizados. Dessa forma, nosso estudo contribuiu para o aumento do conhecimento sobre o gênero e poderá beneficiar futuras descrições de espécies.
- A subfamília Paratelmatoibiinae e os gêneros nela contidos foram recuperados como monofiléticos, com altos valores de suporte em análise filogenética multigênica que incluiu 11 das 14 espécies conhecidas. Além disso, outras linhagens evolutivamente independentes, incluindo cinco espécies potencialmente novas, foram delimitadas. Os tempos de divergência estimados sugerem um cenário complexo para a diversificação de Paratelmatoibiinae, que se iniciou no Eoceno e Oligoceno com as divergências intergenéricas e continuou principalmente no Mioceno, com as divergências intragenéricas. Mudanças climáticas passadas, eventos neotectônicos e características associadas à história natural das espécies de Paratelmatoibiinae possivelmente influenciaram a diversificação.
- A nova espécie de *Paratelmatoibius* descrita (*P. segallai*) pertence ao grupo de espécies de *P. cardosoi*. A espécie é diagnosticável de seus táxons congêneros por apresentar canto de anúncio composto por dois tipos de notas, emitidos em séries de duas a quatro notas, além de outras diferenças acústicas e morfológicas. *Paratelmatoibius segallai* apresenta reprodução explosiva, associada a períodos de fortes chuvas. A descrição de *P. segallai* sugere que o conhecimento sobre a diversidade da Mata Atlântica ainda se encontra subestimado, enfatizando a importância de novos inventários faunísticos e estudos taxonômicos.