



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

ANFÍBIOS DA SERRA DO MAR: DIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA

LEO RAMOS MALAGOLI

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).

Agosto - 2018

Leo Ramos Malagoli

ANFÍBIOS DA SERRA DO MAR: DIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA

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
Co-orientador: Prof. Dr. Ricardo Jannini Sawaya

Rio Claro
2018

574.9 Malagoli, Leo Ramos
M236a Anfíbios da Serra do Mar : diversidade e biogeografia /
 Leo Ramos Malagoli. - Rio Claro, 2018
 207 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots., mapas

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

 1. Biogeografia. 2. Anuros. 3. Conservação. 4.
 Diversidade funcional. 5. Elementos bióticos. 6. Mata
 Atlântica. 7. Regionalização. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

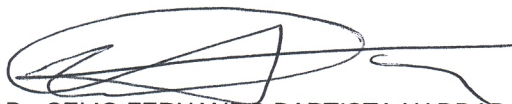
TÍTULO DA TESE: Contribuições para o conhecimento e conservação dos anuros (amphibia) da serra do mar

AUTOR: LEO RAMOS MALAGOLI

ORIENTADOR: CELIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD

COORDENADOR: RICARDO JANNINI SAWAYA

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

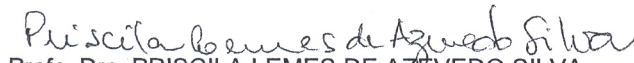


Prof. Dr. JOSE PEREZ POMBAL JUNIOR
Departamento de Vertebrados / Museu Nacional-UFRJ /Rio de Janeiro-RJ

Prof. Dr. CRISTIANO DE CAMPOS NOGUEIRA
Museu de Zoologia-Seção de Herpetologia / Universidade de São Paulo



Prof. Dr. DÉLIO PONTES BAÊTA DA COSTA
Departamento de Zoologia / Unesp/ Câmpus de Rio Claro



Profa. Dra. PRISCILA LEMES DE AZEVEDO SILVA
Departamento de Zoologia / UNESP

Rio Claro, 13 de agosto de 2018

TÍTULO ALTERADO PARA:

ANFÍBIOS DA SERRA DO MAR: DIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA



“To do science is to search for repeated patterns, not simply to accumulate facts, and to do the science of geographical ecology is to search for patterns of plant and animal life that can be put on a map. The person best equipped to do this is the naturalist.”

Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species

Robert H. MacArthur, 1972

À Muralha, por todo o seu esplendor e sempre lembrar aos
“Homens Sábios” quão pequenos e insignificantes são,
frente à imponente natureza.

AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas e instituições foram responsáveis por eu ter chegado até aqui. Espero que nas linhas tão importantes que seguirão abaixo, eu não esqueça de ninguém. Ainda assim, se alguém não se sentir devidamente agradecido, peço as mais sinceras desculpas. Sou especialmente grato:

Ao meu orientador, Célio F. B. Haddad por toda a confiança, amizade, apoio, paciência e ensinamentos. Por estar sempre disponível e com a porta de sua sala sempre aberta. Célio, foi uma honra ter a oportunidade de conviver e aprender com você, obrigado por tudo!

Ao Ricardo J. Sawaya, pela co-orientação, amizade, apoio, paciência e ensinamentos. Lica, você sabe o quanto foi importante durante este processo. Obrigado por toda a disponibilidade e longas conversas, inclusive pelo WhatsApp!

Este foi um trabalho baseado principalmente em dados coletados em coleções científicas. Aliás, eu transitei, frequentei, fiquei enfurnado, mexi e remexi algumas das principais coleções zoológicas do sudeste brasileiro nestes últimos anos. Este fato contribuiu muito para que eu me aperfeiçoasse profissionalmente, mas também pessoalmente. Assim, expresso abaixo meus sinceros agradecimentos aos museus e coleções visitadas e às pessoas que trabalham e fazem parte destes grandes e imprescindíveis tesouros biológicos, agradeço muito:

À Coleção Célio F. B. Haddad (CFBH) e ao Laboratório de Herpetologia da UNESP de Rio Claro, pela facilidade de acesso ao material consultado e também por todo o apoio estrutural e logístico sem o qual este trabalho não poderia ser realizado. Agradeço ao Célio F. B. Haddad, Nadya C. Pupin e Danilo B. Delgado, pelo apoio durante os trabalhos na coleção e na utilização dos demais equipamentos. A convivência de muitos anos neste laboratório, em especial durante o último ano da tese, foi fundamental para minha formação. Também agradeço pela convivência e amizade a todos os colegas e amigos do laboratório e do Departamento de Zoologia da UNESP de Rio Claro: Ana Paula Motta, Anyelet Valencia-Aguilar, Amanda S. F. Lantyer-Silva, Ana Carolina Calijorne Lourenço, Carla Lopes, João Gabriel Ribeiro Giovanelli, Maurício H. Vancine, Francisco A. Brusquetti, Priscila Lemes, Nadya Pupin, Natália M. E. Salles, Juliane P. C. Monteiro, Fábio P. de Sá (Quase), Thais H. Condez, Danilo Barêa Delgado (Jesus), Bianca Berneck, Ariadne F. Sabbagh, Délio P. Baêta, Marcus Thadeu T. Santos (Empada), Boris L. Blotto, Maria Tereza C. Thomé (TT), Guilherme Becker, Eliziane Garcia de Oliveria (Eli),

Andréa F. C. Mesquita, Julián Faivovich, Mariana L. Lyra, Pedro G. Taucce, Paulo D. P. Pinheiro, Thiago Ribeiro de Carvalho, Olívia Araújo e Thiago Gazoni.

Ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Seção de Herpetologia, Hussam Zaher, Taran Grant, Francisco de Assis Brum da Silva (Chico), André Braga, Alberto B. Carvalho (Beto), Aline Staskowian Benetti e Gabriela Sanches. Foram mais de dois anos e meio de acolhida pelo MZUSP (entre idas e vindas, de dezembro de 2014 a dezembro de 2017), com todo o apoio fundamental para a produção desta tese. Foi um momento inesquecível e de muito aprendizado. Também agradeço a todos os colegas e amigos da Seção de Herpetologia do MZUSP, Dani Genari, Bruno Rocha, Bruno Navarro, Ana Paula Brandão, Roberta Grabboski Mendes (Beta), Juan Camilo Arredondo, Ricardo Arturo Guerra-Fuentes (Gringo), Paola María Sánchez Martínez, Vivian C. Trevine, Gabriela Sobral, Ernesto Aranda, Flavio de Barros Molina, Wellton Araujo, Bruno Gonçalves Augusta, Daniella França, Paulo Roberto Machado-Filho, Felipe Grazziotin, Fausto E. Barbo, Leonardo Oliveira, Natalia R. Friol e Ana Bottallo. Deixo aqui um agradecimento especial à Dione Seripierri, chefe técnica da biblioteca do MZUSP, que muito me ajudou a encontrar diversas referências e me apresentou um pouco dos tesouros “escondidos” (publicações e catálogos geográficos) de Paulo E. Vanzolini.

Ao Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Setor de Herpetologia, José P. Pombal Jr., Paulo Gustavo Homem Passos, Manoela Woitovicz Cardoso, Pedro H. Pinna, Ulisses Caramaschi, Carlos Alberto Gonçalves da Cruz e Ronaldo Fernandes, além de Marcelo Ribeiro de Britto e Cristiano Moreira (Ictiologia), pelos mais de cinco meses de total apoio e fraterna acolhida (maio a setembro de 2016 e março a abril de 2017). Este foi um período de imenso aprendizado e compartilhamento de ideias. Sou grato aos colegas e amigos que pude fazer no MNRJ durante este período, agradeço em especial a José P. Pombal Jr., Paulo Passos, Fábio Hepp, Pedro Pinna, Clarissa Canedo, Daniel Fernandes, Pedro H. Cabral, Manoela Woitovicz Cardoso, Daniel Bastos Maciel, Rodrigo Castellari Gonzales, Roberta Azeredo Murta da Fonseca (Beta), Camila Mattedi, Rodrigo de Oliveira Lula Salles, Rafael Cunha Pontes, Barbara Francisco, Luiz Fernando Freitas do Carmo, Karen Silva, Pedro Cardoso Prado, Natascha Radsak, Luciana Ramos, Patrícia Dias, Renan Manoel de Oliveira e Paulo Roberto Melo-Sampaio.

Ao Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas “Adão José Cardoso” (ZUEC), Luís Felipe Toledo e Karina Rebelo Elisário Gomes.

Ao Laboratório de Anfíbios do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (ZUFRJ), Sergio Potsch de Carvalho-e-Silva, Marcia dos Reis Gomes e Manuella Folly.

Ao Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), seus gestores e funcionários, que tanto auxiliaram este trabalho. Sou especialmente grato a Marcelo José Gonçalves, Alexandre Vecchi e Wesley Pereira Soares (Núcleo Curucutu), Joaquim do Marco Neto (Núcleo Itariru), Ricardo Laerte Romero (Núcleo São Sebastião), Luane Mattos Fenille (Núcleo Cunha), Patrícia Cristiane Camargo Rodrigues e Nilton de Oliveira Peres (Núcleo Itutinga Pilões/Caminho do Mar), Miguel Nema Neto (Núcleo Caraguatatuba) e João Paulo Villani (Núcleo Santa Virgínia).

Ao amigo Ricardo L. Romero (Alemão) por toda ajuda logística e estrutural durante os trabalhos desenvolvidos no Núcleo São Sebastião do PESM, nos acolhendo em sua aconchegante residência e nos acompanhando sempre que possível no campo.

À Gabo Morales, Pedro G. Taucce, Paulo D. P. Pinheiro, Fausto E. Barbo, Lucas N. Bandeira, Délio Baêta, Bruno Rocha, João Bosco de Freitas, Fabio Schunck, Thais H. Condez, Fábio Perin de Sá, Alba Navarro Lozano, Juliane P. C. Monteiro, Wesley P. Soares, Ricardo L. Romero, Pedro Zaia Soares, Eliziane Garcia de Oliveira, Thiago A. L. Oliveira, pela imensa ajuda no campo.

À Comissão Técnico-Científica (COTEC/IF) pela concessão de licença de pesquisa para as Unidades de Conservação Estaduais, em São Paulo (Processos 260108-003.523/2014 e 260108 –/ 040.574/2006).

Ao ICMBio pelas licenças de captura e coleta de espécimes nos municípios e respectivas Unidades de Conservação (45665-1 a 5 e 54085-1).

Ao Centro de Estudos de Insetos Sociais (CEIS) por facilitar o acesso aos equipamentos e insumos para extrações de DNA utilizados para a realização de parte de dois capítulos desta tese.

À Comissão de Ética no Uso de Animal (CEUA) da UNESP de Rio Claro pela licença concedida (017/2016).

A todos os colegas e amigos que forneceram dados inéditos, em estudo e/ou material ainda não tombado, e também me auxiliaram com informações sobre a distribuição de espécies, Juliane P. C. Monteiro, Thais H. Condez, José P. Pombal Jr., Manoela Woitovicz Cardoso, Marcus Thadeu T. Santos, Thiago Ribeiro de Carvalho, Julián Faivovich, Clarissa Canedo, Fábio P. de Sá, Rafael C. Pontes, Pedro G. Taucce, Paulo D. P. Pinheiro (Callithrix), Marina Walker, Ariadne F. Sabbag, Délio Baêta e João Victor Lacerda.

Aos amigos e colegas Fábio P. de Sá (Quase), Thais H. Condez, Nadya C. Pupin, João G. R. Giovanelli, Maurício H. Vancine, Fausto E. Barbo, Priscila Lemes, Délio Baêta, Maria

Tereza C. Thomé (TT), Juliane P. C. Monteiro, Mariana L. Lyra, Pedro G. Taucce, Boris L. Blotto, Thiago Ribeiro de Carvalho, Vanessa Ellen Wendt Campos e Danilo B. Delgado, por diversas ajudas técnicas, ensinamentos e conversas (relacionadas à tese ou às pressões originadas por ela hehe).

Aos amigos da UNESP-SJRP, UNIFESP e Universidade Federal do ABC (Laboratório de Evolução e Diversidade I – “LED 1”), Ricardo J. Sawaya, Fausto E. Barbo, Thaís B. Guedes, Marcela Brasil Godinho, José Thales Portillo, Thiago A. L. Oliveira, Thiago Leão-Pires, Maria Carolina Rodella Manzano, Bruna Bolochio, Leonardo Matheus Servino, Matheus Pontes Nogueira, Felipe Theocharides Oricchio e Alba Navarro Lozano, pela convivência e oportunidade de aprendizado.

Aos amigos do Herbário Municipal da Divisão Técnica de Proteção da Biodiversidade (DEPAVE-8), pelo auxílio na identificação de algumas espécies de bromélias para a produção do Capítulo 4 desta tese. Sou especialmente grato ao botânico Ricardo José Francischetti Garcia.

Ao amigo Ricardo Lourenço-de-Moraes, por diversas conversas e auxílios ao longo desta jornada.

À Mônica Cardoso por sua amizade e apoio durante o tempo que passei no Rio de Janeiro.

Aos meus “bródis” de jornada da nossa casinha em Rio Claro, Thais H. Condez e Fábio P. de Sá, por toda a amizade, paciência e por compartilharem seus sonhos, alegrias e tristezas comigo. Obrigado sempre meus queridos!

Aos amigos do lab e de Rio Claro por toda a convivência, baladinhas, churrascos, festinhas e comidinhas, e à galerinha da segunda-alternativa e agregados. Esses eventos deixaram a minha passagem pela Cidade Azul muito mais bacana e já deixam muitas saudades. Agradeço em especial: Thais H. Condez, Juliane P. C. Monteiro, Eli Carlos de Nardin, Fábio P. de Sá (Quase), Francisco A. Brusquetti, Paulo D. P. Pinheiro (Callithrix), Nália Salles, Pedro G. Taucce, Marcus Thadeu Santos (Empada), Priscila Lemes, Boris L. Blotto, Anyelet Valencia-Aguilar, Maria Tereza C. Thomé (TT), Danilo B. Delgado (Jesus), Nadya C. Pupin,

Thiago Ribeiro de Carvalho, Mariana L. Lyra, Ana Paula Motta, Marcos Heringer (Marquim), Ariadne F. Sabbag, Délio Baêta e Carla Lopes.

À minha família, sem a qual eu não teria tido forças para chegar até o final desta empreitada. Minha mãe Regina por sempre estar ao meu lado me apoiando e ser grande incentivadora do meu trabalho e dos meus sonhos, sempre! Ao meu pai Caio (*in memoriam*), por todo o seu amor e carinho, que contribuíram muito para que eu me tornasse uma pessoa melhor. À minha irmã Juliana e minha amada sobrinha Helena (que nasceu logo no início desta tese), que mesmo de longe e com toda saudade, sempre torceram pelo meu sucesso pessoal e profissional. Aos meus sogros, José Arnaldo e Maria Elisa, que mesmo sem entender muito bem porque o genro deles se enfiou em mais esta “louca aventura”, sempre me apoiaram e me incentivaram.

À minha companheira de vida, Januária, por todo o seu amor, paciência e apoio incondicional para que eu conseguisse chegar ao final desta etapa. Sem você amor, eu certamente não teria chegado até aqui. Obrigado por sempre apoiar e respeitar os meus sonhos!

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado concedida (Processo 141259/2014-0).

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio complementar aos trabalhos de campo e também às visitas realizadas nas coleções, a partir dos projetos: “Diversidade e conservação dos anfíbios brasileiros” (Processo 2013/50741-7) e “Novas abordagens de ecologia e conservação: diversidade filogenética e funcional de anfíbios e serpentes da Mata Atlântica brasileira” (Processo 2014/23677-9).

Aos funcionários da Seção Técnica de Pós-graduação da UNESP de Rio Claro, nas figuras de Ivana T. Brandt e Rosangela M. Ribeiro Nogueira, por toda atenção e profissionalismo sempre dispensados às minhas solicitações e demandas.

À minha banca examinadora do doutorado, Cristiano de Campos Nogueira, José Perez Pombal Junior, Priscila Lemes e Délio P. Baêta, pelas excelentes críticas e contribuições.

Por fim, agradeço imensamente à Serra do Mar, pela oportunidade de conhecer e compreender um pouco sobre a sua história e a dos sapos que nela vivem.

RESUMO GERAL

Dentre as serras existentes no leste do Brasil, uma em especial se destaca por ser a primeira grande barreira observada a partir do litoral de partes do sul e sudeste: a Serra do Mar (SM). Com extensão de cerca de 1.500 km, a SM se estende do norte do estado de Santa Catarina ao norte do estado do Rio de Janeiro. A SM possui grande variação altitudinal e diferentes tipos de ambientes, fatores que contribuem para a alta riqueza de espécies endêmicas de diversos grupos taxonômicos, mas principalmente de anfíbios anuros. De fato, um grande número de novas espécies de anuros tem sido descrita para a SM nos últimos anos. Além disso, é crescente a quantidade de estudos sobre a composição de espécies em diversas localidades. No entanto, são praticamente inexistentes pesquisas que explorem a SM como um todo, utilizando abordagens biogeográficas e ecológicas. Para alcançar estes objetivos, a obtenção de dados em coleções científicas é um passo importante, além da complementação de informações com trabalhos de campo e bibliografia. Aqui, utilizando diferentes métodos, exploramos e analisamos aspectos da composição de espécies, padrões de distribuição, endemismo, conservação e diversidade dos anuros da Serra do Mar. A partir de amostragens em coleções científicas, trabalhos de campo e com complementação de dados na literatura científica, obtivemos mais de 28.000 registros de anuros, dos quais mais de 22.000 somente para a SM. Além disso, com o uso de dados geológicos foi possível delimitar a SM com maior detalhamento, melhorando o refinamento das análises e resultados. A SM é, até o momento, a cadeia de montanhas com a maior riqueza de espécies e endemismos de anuros da região Neotropical, com mais de 350 espécies e um nível de endemismo elevado, com mais de 170 espécies restritas à esta formação. Diversas unidades biogeográficas (Elementos bióticos - EBs) foram recuperadas para os anuros da SM, congruentes com os padrões de distribuição para outros táxons. Em geral, os EBs apresentam porcentagem significativa de cobertura florestal, mas possuem menor porcentagem de proteção por unidades de conservação. Adicionalmente, verificamos que algumas áreas com valores elevados de diversidade funcional, estão dentro dos EBs recuperados, embora não em todos. Apesar desta ser uma região de extrema relevância para a biodiversidade, a SM é intensamente pressionada pelo crescimento desordenado de grandes metrópoles, como São Paulo, Rio de Janeiro e Curitiba. Utilizando diferentes abordagens, nosso estudo fornece subsídios novos e relevantes para a conservação desta cadeia de montanhas de importância fundamental para a conservação da biodiversidade global.

Palavras-chave. Anuros, Conservação, Diversidade funcional, Elementos bióticos, Mata Atlântica, Regionalização.

GENERAL ABSTRACT

Among the mountains in the east of Brazil, one is particularly remarkable for being the first major barrier observed from the coast of parts of the south and southeast: the Serra do Mar (SM). With an extension of about 1,500 km, the SM extends from the north of the state of Santa Catarina to the north of the state of Rio de Janeiro. The SM has great altitudinal variation and different types of environments, factors that contribute to the richness of endemic species of several taxonomic groups, but mainly of anuran amphibians. Indeed, a large number of new species of anurans have been described for SM in recent years. Moreover, the number of studies on species composition in several localities of it is increasing. However, there is practically no research that explores SM as a whole, using biogeographical and ecological approaches. To achieve these objectives, obtaining data in scientific collections is an important step, in addition to complementing information with fieldwork and bibliography. Here, using different methods, we explore and analyze aspects of species composition, distribution patterns, endemism, conservation and diversity of SM anurans. By sampling in scientific collections, field work and additional data acquire in the scientific literature, we obtained more than 28,000 records of anurans, of which more than 22,000 only for SM. In addition, with the use of geological data it was possible to delimit SM with greater detail, improving the refinement of the analyzes and results. Serra do Mar is, to date, the mountain chain with the greatest species richness and anuran endemism of the Neotropical region, with more than 350 species and a high level of endemism, with 171 anuran species restricted to this formation. Several biogeographic units (Biotic elements - BEs) were recovered for endemic SM anurans, congruent with distribution patterns for other taxa. In general, BEs present a significant percentage of forest cover, but have a lower percentage of cover by protected areas. In addition, we verified that some areas with high values of functional diversity are within the BEs recovered, but not in all. Although this is a region of extreme relevance for biodiversity, SM is strongly pressured by the disorderly growth of large metropolises such as São Paulo, Rio de Janeiro and Curitiba. Using different approaches, our study provides novel and relevant subsidies for the conservation of this mountain chain of crucial relevance for global biodiversity.

Key-words. Anurans, Atlantic Forest, Biotic elements, Conservation, Functional diversity, Regionalization.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	14
REFERÊNCIAS	19
Capítulo 1	23
Anurans of Serra do Mar, South and Southwest Brazil: Species composition and distribution patterns.....	23
Abstract.....	25
Resumo	26
Introduction	27
Materials and Methods	29
Results	32
Discussion.....	34
Acknowledgments	39
References	40
Table	48
Figures	48
Table S1.....	53
Capítulo 2	66
Endemismo, vicariância e conservação dos anuros (Amphibia) da Serra do Mar.....	66
Resumo	68
Abstract.....	69
Introdução	70
Materiais e Métodos	72
Resultados.....	78
Discussão	84
Agradecimentos	91
Referências	91
Tabelas.....	99
Figuras	103
Capítulo 3	111
Riqueza e diversidade funcional de anfíbios anuros da Serra do Mar.....	111
Resumo	113
Abstract.....	114
Introdução	115
Materiais e Métodos	117
Resultados.....	122
Discussão	123

Agradecimentos	128
Referências	128
Tabelas.....	136
Figuras	139
Apêndice.....	147
Capítulo 4	148
A new reproductive mode in anurans: Natural history of <i>Bokermannohyla astartea</i>	
(Bokermann, 1967) (Anura: Hylidae) and the description of its tadpole	148
Abstract.....	150
Resumo	151
Introduction	152
Materials and Methods	153
Results	157
Discussion.....	164
Acknowledgments	169
References	170
Tables	176
Figures	178
Appendix	190
Table S1.....	191
Capítulo 5	193
A New Species of <i>Hylodes</i> (Anura, Hylodidae) from Serra do Mar, Southeastern Brazil:	
The Fourth with Nuptial Thumb Tubercles	193
CONCLUSÃO GERAL	206

INTRODUÇÃO GERAL

Cerca de um décimo da superfície terrestre é coberta por montanhas, serras e cordilheiras, excetuando-se a Antártida (KÖRNER et al., 2017; HOORN et al., 2018) (Figura 1). Estas formações geológicas que se elevam a partir do nível do mar até mais de 8.000 m de altitude, são responsáveis por abrigar mais de um terço da biodiversidade do planeta (ANTONELLI, 2015; HOORN et al., 2018; ZIZKA; ANTONELLI, 2018). Estas barreiras naturais influenciam desde processos climáticos até biológicos como a diversificação de espécies. Além disso, o relevo acidentado provoca alterações nas biotas em diferentes escalas em consequência de gradientes ambientais, altitudinais e climáticos (HOORN et al., 2018). Cadeias de montanhas também são importantes fontes de recursos para os seres humanos. Proporcionam desde água potável, madeira e áreas para exploração de minérios, até atrativos paisagísticos, culturais e de biodiversidade (EGAN; PRICE, 2016; KÖRNER et al., 2017).

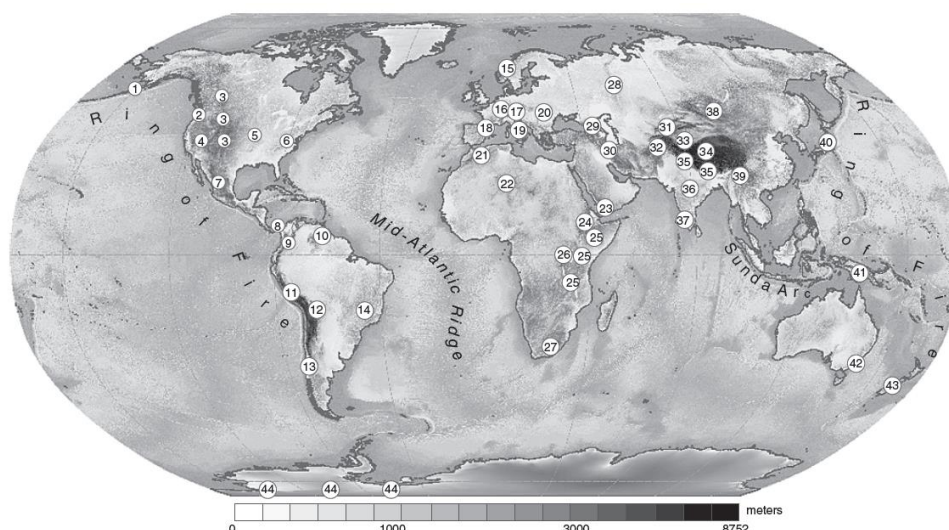


Figura 1. Representação dos principais sistemas de montanhas da Terra. Os números correspondem à distribuição dos diferentes conjuntos de montanhas ao redor do globo. Adaptado de HOORN et al. (2018).

No entanto, hoje quase 400 milhões de pessoas vivem nas bases, encostas ou topos das montanhas em todo o mundo (KÖRNER et al., 2017). Como este significativo volume de ocupação não é distribuído uniformemente, ocasiona impactos onde é maior, pressionando os recursos e a biodiversidade mantidos por estas formações montanhosas. Tais impactos poderão se intensificar com o avanço das mudanças climáticas (KÖRNER et al., 2017; HOORN et al., 2018). Portanto, estudos relacionados à biodiversidade em montanhas são fundamentais para

aumentar o conhecimento destas formações, e serem aplicados na proteção e manejo sustentável destes patrimônios geológicos e biológicos (EGAN; PRICE, 2016; KÖRNER et al., 2017).

Na América do Sul, os principais conjuntos de montanhas estão localizados no norte, centro e sul dos Andes, no Altiplano Boliviano, nas Terras Altas das Guianas e nas Terras Altas Brasileiras (HOORN et al., 2018). Este último conjunto engloba uma série de regiões montanhosas no sul, sudeste, nordeste e centro-oeste do Brasil. As serras do leste do Brasil, localizadas em porções das regiões sul, sudeste e nordeste, registram uma rica biodiversidade, resultado de grandes variações na topografia e vegetação, com endemismos elevados para os mais variados grupos de plantas e animais (SAFFORD, 1999; RIBEIRO, 2006; CRUZ; FEIO, 2007; RAPINI et al., 2008; GUEDES et al., 2014; CHAVES et al., 2015; AZEVEDO et al., 2016; DASILVA et al., 2016).

A Serra do Mar (SM) é uma das maiores cadeias de montanhas do leste brasileiro. Abrangendo porções do sul e sudeste, se estende por cerca de 1.500 km entre o norte do estado de Santa Catarina e o norte do estado do Rio de Janeiro (ALMEIDA; CARNEIRO, 1998; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). Inserida completamente no Domínio Morfoclimático da Mata Atlântica (*sensu* AB'SABER, 1977) com altitudes que variam desde o nível do mar a mais de 2.000 m, apresenta padrões climáticos variados, grande diversidade de ambientes úmidos e diferentes fisionomias vegetais (KLEIN, 1984). Esta heterogeneidade ambiental contribui para a presença de espécies endêmicas de diversos grupos taxonômicos como plantas (GARCIA; PIRANI, 2005), opiliões (BRAGAGNOLO et al., 2015) e serpentes (BARBO, 2012). Estes atributos também resultam em uma gigantesca diversidade de anfíbios anuros endêmicos (CRUZ; FEIO, 2007), que estão entre os vertebrados mais ameaçados do mundo (IUCN, 2017), com a maior parte de seus endemismos associados a montanhas e conjuntos serranos (DUELLMAN, 1999; WELLS, 2007).

De fato, há um número constante e crescente de novas espécies de anuros sendo descritas para a SM há décadas (*e.g.*, POMBAL; GORDO, 1991; HADDAD et al., 1996; CASTANHO; HADDAD, 2000; NAPOLI; CARAMASCHI, 2004; CANEDO; POMBAL, 2007; CLEMENTE-DE-CARVALHO et al., 2012; CONDEZ et al., 2014; MALAGOLI et al., 2017; FOLLY et al., 2018), aumentando a importância biológica desta formação, que é pressionada por grandes cidades como Curitiba, São Paulo e Rio de Janeiro. Da mesma forma, o número crescente de estudos que abordam a composição e diversidade de espécies em várias localidades da SM, tem contribuído muito para a melhora do conhecimento sobre a distribuição e composição de espécies, principalmente em escalas locais (*e.g.*, HEYER et al., 1990; POMBAL; HADDAD, 2005; MALAGOLI, 2008, 2013; FORLANI et al., 2010; GAREY et

al., 2014; TREVINE et al., 2014). No entanto, são praticamente inexistentes abordagens mais amplas (*e.g.*, CRUZ; FEIO, 2007), envolvendo a SM como um todo e de forma exclusiva, principalmente na busca por padrões de distribuição, endemismos e diversidade.

Ainda hoje a procura por bancos de dados que permitam estudos com os objetivos citados acima, e que tenham boa resolução geográfica e taxonômica, não é tarefa fácil ou trivial. Algumas das melhores fontes de dados sobre a composição e distribuição geográfica (tanto histórica quanto atual) de espécies, para regiões ou áreas extensas, são as coleções científicas e os museus de história natural (GRAHAM et al., 2004). Tais instituições permitem o acesso a uma ampla variedade de dados, em grande quantidade (GRAHAM et al., 2004) e em um espaço relativamente curto de tempo. Contudo, embora exista uma grande gama de dados disponíveis on-line, muitos deles relacionados a coleções científicas (*e.g.*, GBIF, <https://www.gbif.org/>; IUCN, <http://www.iucnredlist.org/>; Species Link, <http://splink.cria.org.br/>), estes podem não ser totalmente apropriados, pois podem apresentar imprecisões taxonômicas e geográficas que não podem ser corrigidas adequadamente somente pelos dados digitais (GRAHAM et al., 2004). No entanto, mesmo sem a acurácia ideal, estas informações permitem análises que seriam inviáveis há poucas décadas (veja discussão em HEYER, 1988), sobretudo quando utilizadas em escalas mais amplas como biomas e continentes, recuperando padrões e resultados bastante relevantes (*e.g.*, DINIZ-FILHO et al., 2008; LEMES et al., 2013; GUEDES et al., 2018).

Entretanto, para estudos em escalas mais refinadas, como por exemplo uma cadeia de montanhas ou regiões específicas, é necessária uma resolução espacial e taxonômica que a maioria das bases de dados on-line ainda não são capazes de oferecer (veja LEITE, 2012; RIBEIRO et al., 2012; VALDUJO et al., 2012). Portanto, um bom nível de acurácia pode ser atingido mais facilmente a partir da checagem de exemplares nas coleções científicas e museus de história natural, eliminando ou minimizando os principais erros (GRAHAM et al., 2004). Além dos dados obtidos diretamente em coleções, a complementação da base de dados com informações extraídas diretamente de trabalhos de campo e adicionalmente em referências bibliográficas, são igualmente importantes para que a base de dados alcance a maior completude possível (LEITE, 2012; NOGUEIRA et al., 2011; VALDUJO et al., 2012).

Além da escassez de abordagens biogeográficas na SM, também não são comuns estudos focados na diversidade em cadeias de montanhas por completo. Ainda mais incomuns são pesquisas relacionadas à diversidade em unidades biogeográficas naturais (ROY et al., 2004; VIOLLE et al., 2014). As métricas usuais de diversidade que consideram somente o número de espécies e suas contribuições relativas se mostram pouco eficientes em prever os

processos responsáveis pela estruturação e funcionamento das comunidades (CIANCIARUSO et al., 2009). Métodos de análise que utilizam conjuntamente informações filogenéticas, atributos funcionais das espécies e biogeografia têm sido empregados resultando em abordagens mais objetivas sobre os fatores estruturadores das comunidades (*e.g.*, GRAHAM et al., 2009; MOUQUET et al., 2012). A diversidade filogenética incorpora a história evolutiva das espécies (FAITH, 1992; MAGURRAN, 2004), sendo que uma comunidade que apresenta táxons filogeneticamente distantes possui maior diversidade filogenética (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012). Já a diversidade funcional é o valor e a variação das características das espécies que influenciam o funcionamento das comunidades e ecossistemas (TILMAN, 2001; PETCHEY; GASTON, 2002, 2006). As características funcionais podem ser morfológicas ou de histórias de vida, e, ao serem mensuradas, podem ser associadas ao funcionamento de um determinado ecossistema (CIANCIARUSO, 2009; SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012). Assim, ambas as medidas de diversidade (filogenética e funcional) podem ser utilizadas para inferir processos que influenciam a estrutura de comunidades em diferentes escalas. Estes processos podem ser contemporâneos, como competição e filtros ambientais, mas também históricos e evolutivos, como a atuação de barreiras geográficas (GRAHAM et al., 2009; LEIBOLD et al., 2004, 2010; WEBB, 2000; WEBB et al., 2002). Portanto, ao invés de utilizar somente as medidas mais comuns de diversidade, o uso de métricas mais informativas podem fornecer pistas e evidências mais significativas sobre a dinâmica de padrões biogeográficos e macroecológicos (ROY et al., 2004).

Um dos principais benefícios de se realizar um estudo com uma abordagem mais ampla e integrativa na SM, é a possibilidade de contribuir para uma melhor compreensão dos componentes históricos e biogeográficos desta cadeia de montanhas, além da produção de subsídios inéditos e relevantes para sua conservação.

Assim, o objetivo geral deste trabalho foi explorar e analisar aspectos da composição de espécies, padrões de distribuição, endemismo, conservação e diversidade dos anfíbios anuros da Serra do Mar, uma região de extrema relevância para a conservação da biodiversidade (MORELLATO; HADDAD, 2000; MYERS et al., 2000). O ponto de partida para a realização deste estudo foi a produção de uma base de dados refinada a partir de três fontes: (1) conferência física de exemplares tombados em coleções científicas, (2) trabalhos de campo em localidades pouco amostradas, e (3) complementação com informações obtidas na literatura científica. Esta compilação de informações resultou em 28.804 registros de ocorrência de anuros (Figura 2). Adicionalmente obtivemos 12 medidas morfológicas de mais de 8.500 exemplares adultos de

anuros, de mais de 400 espécies, a fim de acessarmos informações relevantes tanto para uso na taxonomia, como em abordagens relacionadas a atributos funcionais das espécies.

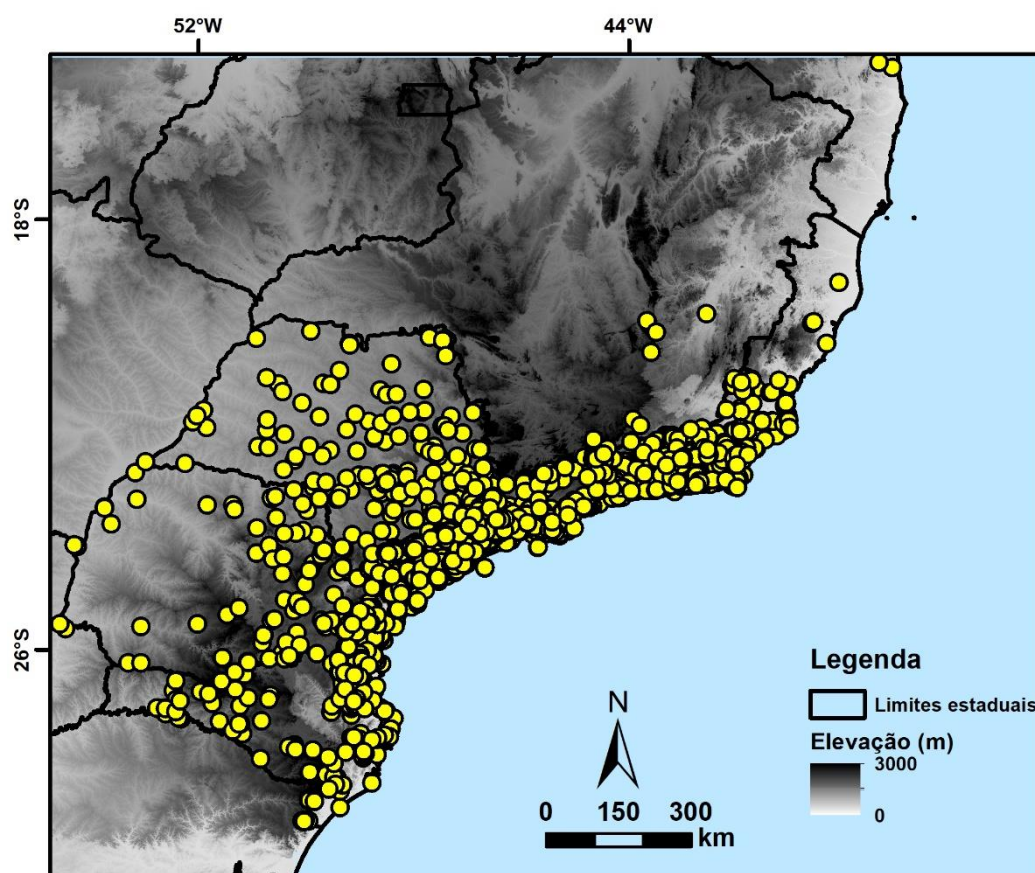


Figura 2. Pontos de ocorrência de anuros obtidos para a realização deste estudo.

Esta tese está organizada em cinco capítulos que se encontram em diferentes fases de desenvolvimento e abrangem diferentes tópicos. Considerando que a área de estudo é a mesma, alguns trechos e abordagens metodológicas podem se repetir ao longo dos diferentes capítulos. O primeiro capítulo, detalha cuidadosamente a área de estudo e trata sobre a composição e padrões de distribuição dos anuros da SM. Apresentamos uma listagem atualizada de todas as espécies (endêmicas e não endêmicas) que ocorrem na SM e descrevemos detalhadamente os seus padrões de distribuição e endemismo. No segundo capítulo, testamos pela primeira vez o modelo de diversificação por vicariância para os anuros endêmicos da SM e propomos unidades biogeográficas naturais para esta formação. Adicionalmente, analisamos o quanto das unidades biogeográficas recuperadas possuem de áreas florestadas e estão protegidas pelas unidades de conservação de proteção integral da SM. No terceiro capítulo, exploramos a riqueza e a diversidade funcional existente na SM como um todo e também nas unidades biogeográficas recuperadas no capítulo 2. Nos capítulos seguintes (4 e 5), abordamos com maior profundidade

duas espécies endêmicas da SM. No quarto capítulo, descrevemos o girino e a história natural de *Bokermannohyla astarteae*, uma espécie restrita à porção central da SM, que apresenta um modo reprodutivo ainda não descrito. Finalmente, no quinto e último capítulo, já publicado, descrevemos uma nova espécie do gênero *Hylodes*, pertencente ao grupo de *Hylodes phyllodes*, restrita à porção central da SM.

REFERÊNCIAS

- AB'SABER, A. N. Os domínios morfoclimáticos na América do sul. Primeira aproximação. **Geomorfologia**, v. 53, p. 1-23, 1977.
- ALMEIDA, F. F. M.; CARNEIRO, C. D. R. Origem e evolução da Serra do Mar. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 28, p. 135-150, 1998.
- ANTONELLI, A. Multiple origins of mountain life. **Nature**, v. 524, p. 300-301, 2015.
- AZEVEDO, J. A. R.; VALDUJO, P. H.; NOGUEIRA, C. C. Biogeography of anurans and squamates in the Cerrado hotspot: coincident endemism patterns in the richest and most impacted savanna on the globe. **Journal of Biogeography**, v. 43, p. 2454-2464, 2016.
- BARBO, F. E. **Biogeografia histórica e conservação das serpentes da floresta pluvial atlântica costeira do Brasil**. 2012. 173 f. Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, 2012.
- BRAGAGNOLO, C.; PINTO-DA-ROCHA, R.; ANTUNES JR., M.; CLOUSE, R. M. Phylogenetics and phylogeography of a long-legged harvestman (Arachnida: Opiliones) in the Brazilian Atlantic Rain Forest reveals poor dispersal, low diversity and extensive mitochondrial introgression. **Invertebrate Systematics**, v. 29, n. 4, p. 386-404, 2015.
- CASTANHO, L. M.; HADDAD, C. F. B. New species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) from Guaraqueçaba, Atlantic forest of Brazil. **Copeia**, 2000, p. 777-781, 2000.
- CANEDO, C.; POMBAL JR., J. P. Two new species of torrent frog of the genus *Hylodes* (Anura, Hylodidae) with nuptial thumb tubercles. **Herpetologica**, v. 63, p. 224-235, 2007.
- CHAVES, A. V.; FREITAS, G. H. S.; VASCONCELOS, M. F.; SANTOS, F. R. Biogeographic patterns, origin and speciation of the endemic birds from eastern Brazilian mountaintops: a review. **Systematics and Biodiversity**, 2014, p. 1-16, 2015.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, p. 1-11, 2009.
- CLEMENTE-CARVALHO, R. B. G.; GIARETTA, A. A.; CONDEZ, T. H.; HADDAD, C. F. B.; REIS, S. F. A new species of miniaturized toadlet, genus *Brachycephalus* (Anura: Brachycephalidae), from the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. **Herpetologica**, v. 68, p. 365-374, 2012.
- CONDEZ, T. H.; CLEMENTE-CARVALHO, R. B. G.; HADDAD, C. F. B.; REIS, S. F. A new species of *Brachycephalus* (Anura: Brachycephalidae) from the highlands of the Atlantic Forest, southeastern Brazil. **Herpetologica**, v. 70, p. 89-99, 2014.
- CRUZ, C. A. G.; FEIO, R. N. Endemismos em anfíbios em áreas de altitude na Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. In: NASCIMENTO, L. B.; OLIVEIRA, M. E. (Ed.). **Herpetologia no Brasil II**. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, 2007. p. 117-126.
- DASILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; DESOUSA, A. M. História biogeográfica da Mata Atlântica: opiliões (Arachnida) como modelo para sua inferência. In: CARVALHO

- C. J. B., ALMEIDA, E. A. B. (Ed.). **Biogeografia da América do Sul: Análise de Tempo, Espaço e Forma**. 2ª ed. São Paulo: Editora Roca, 2016. p. 227-244.
- DUELLMAN, W. E. Distribution patterns of amphibians in South America. In: DUELLMAN, W.E. (Ed.). **Patterns of distribution of amphibians: a global perspective**. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 1999. p. 255-328.
- DINIZ-FILHO, J. A. F.; BINI, L. M.; VIEIRA, C. M.; BLAMIRE, D.; TERRIBILE, L. C.; BASTOS, R. P.; OLIVEIRA, G.; BARRETO, B. S. Spatial patterns of terrestrial vertebrate species richness in the Brazilian Cerrado. **Zoological Studies**, v. 47, n. 2, p. 146-157, 2008.
- EGAN, P.; PRICE, M. F. **Mountain ecosystem services and climate change - a global overview of potential threats and strategies for adaptation**. UNESCO, Paris, p. 1-33, 2016.
- FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, v. 61, p. 1-10, 1992.
- FORLANI, M. C.; BERNARDO, P. H.; HADDAD, C. B. F.; ZAHER, H. Herpetofauna do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 265-309, 2010.
- FOLLY, M.; HEPP, F.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. A new bromeligenous species of *Fritziana* Mello-Leitão, 1937 (Amphibia: Anura: Hemiphractidae) from High Elevations in the Serra Dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brazil. **Herpetologica**, v. 74, 58–72, 2018.
- GARCIA, R. J. F.; PIRANI, J. R. Análise florística, ecológica e fitogeográfica do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar (São Paulo, SP), com ênfase nos campos junto à crista da Serra do Mar. **Hoehnea**, v. 32, n. 1, 1-48, 2005.
- GAREY, M. V.; PROVETE, D. B.; MARTINS, I. A.; HADDAD, C. F. B.; ROSSA-FERES, D. C. Anurans from the Serra da Bocaina National Park and surrounding buffer area, southeastern Brazil. **Check List**, v. 10, n. 2, p. 308-316, 2014.
- GONTIJO-PASCUTTI, A. H. F.; HASUI, Y.; SANTOS, M., SOARES JÚNIOR, A. V.; SOUZA, I. A. As Serras do Mar e da Mantiqueira. In: HASUI, Y.; CARNEIRO, C. D. R.; ALMEIDA, F. F. M.; BARTORELLI, A. (Org.) **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca, 2012. p. 549-571.
- GRAHAM, C. H.; FERRIER, S.; HUETTMAN, F.; MORITZ, C.; PETERSON, A. T. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. **Trends in ecology and evolution**, v. 19, p. 497-503, 2004.
- GRAHAM, C. H.; PARRA, J. L.; RAHBK, C.; MCGUIRE, J. A. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, p. 513-513, 2009.
- GUEDES, T. B.; SAWAYA, R. J.; ZIZKA, A.; LAFFAN, S.; FAURBY, S.; PYRON, R. A.; BERNILS, R. S.; JANSEN, M.; PASSOS, P.; PRUDENTE, A. L. C.; CISNEROS-HEREDIA, D. F.; BRAZ, H. B.; NOGUEIRA, C. C.; ANTONELLI, A. Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, p. 14-21, 2018.
- HADDAD, C. F. B., POMBAL, JR., J. P.; BASTOS, R. P. New species of *Hylodes* from the Atlantic forest of Brazil (Amphibia: Leptodactylidae). **Copeia**, 1996, p. 965-969, 1996.
- HEYER, W.R. On Frog Distribution Patterns East of the Andes. In: VANZOLINI, P.E.; HEYER W.R. (eds). **Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns**, Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 1988. p. 245-273.
- HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L. M.; NELSON, C. E. Frogs of Boracéia. **Arquivos de Zoologia**, v. 31, n. 4, p. 231-410, 1990.

- HOORN, C.; PERRIGO, A.; ANTONELLI, A. Mountains, climate and biodiversity: an introduction. In: HOORN, C.; PERRIGO, A.; ANTONELLI, A. (eds.). **Mountains, climate and biodiversity**. Wiley-Blackwell Press, First Edition, 2018. p. 1-13.
- IUCN. 2017. **The IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2017-3. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 08 June 2018.
- KLEIN, R.M. Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. **Sellowia**, v. 36, p. 5-54, 1984.
- KÖRNER, C.; JETZ, W.; PAULSEN, J.; PAYNE, D.; RUDMANN-MAURER, K.; SPEHN, E.M. A global inventory of mountains for bio-geographical applications. **Alpine Botany**, v. 127, p. 1-15, 2017.
- LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPES, M. F.; HOLT, R. D. SHURIN J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, p. 601-613, 2004.
- LEIBOLD, M. A.; ECONOMO, E. P.; PEREZ-NETO, P. Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. **Ecology Letters**, v. 13, p. 1290-1299, 2010.
- LEITE, F. S. F. **Taxonomia, biogeografia e conservação dos anfíbios da Serra do Espinhaço**. 2012. 123 f. Tese (Doutorado em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre) - Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2012.
- LEMES, P.; MELO, A. S.; LOYOLA, R. D. Climate change threatens protected areas of the Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 23, p. 357-368, 2013.
- MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. Oxford: Blackwell Science Ltd, 2004. p. 256.
- MALAGOLI, L. R. Anfíbios do município de São Paulo: histórico, conhecimento atual e desafios para a conservação. In: MALAGOLI, L. R.; BAJESTEIRO, F. B.; WHATELY, M. (orgs). **Além do concreto: contribuições para a proteção da biodiversidade paulistana**. São Paulo: Instituto Socioambiental, 2008. p. 204-231.
- MALAGOLI, L. R. **Diversidade e distribuição dos anfíbios anuros do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar, SP**. 2013. 223 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências de Rio Claro, Rio Claro, 2013.
- MALAGOLI, L. R., DE SÁ, F. P., CANEDO, C., HADDAD, C. F. B. A new species of *Hylodes* (Anura, Hylodidae) from Serra do Mar, southeastern Brazil: The fourth with nuptial thumb tubercles. **Herpetologica**, v. 73, p. 136-147, 2017.
- MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 786-792, 2000.
- MOUQUET, N.; DEVICTOR, V.; MEYNARD, C. N.; MUNOZ, F.; BERSIER, L. F.; CHAVE, J.; COUTERON, P.; DALECKY, A.; FONTAINE, C.; GRAVEL, D.; HARDY, O. J.; JABOT, F.; LAVERGNE, S.; LEIBOLD, M.; MOUILLOT, D.; MÜNKEMÜLLER, T.; PAVOINE, S.; PRINZING, A.; RODRIGUES, A. S. L.; ROHR, R. P.; THÉBAULT, E.; THUILLER, W. Ecophylogenetics: advances and perspectives. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 87, p. 769-785, 2012.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.
- NAPOLI, M. F.; CARAMASCHI, U. Two new species of the *Hyla circumdata* group from Serra do Mar and Serra da Mantiqueira, southeastern Brazil, with description of the advertisement call of *Hyla ibitipoca* (Anura, Hylidae). **Copeia**, 2004, p. 534-545, 2004.

- NOGUEIRA, C. C.; RIBEIRO, S.; COSTA, G. C.; COLLI, G. R. Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. **Journal of Biogeography**, v. 38, p. 1907-1922, 2011.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional Diversity (FD), species richness, and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, n. 3, p. 402-411, 2002.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.
- POMBAL JR., J. P.; GORDO, M. Duas novas espécies de *Hyla* da Mata Atlântica no estado de São Paulo (Amphibia, Anura). **Memórias do Instituto Butantan**, v. 53, p. 135-144, 1991.
- POMBAL JR., J. P.; HADDAD, C.F.B. Estratégias e modos reprodutivos de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 45, p. 201-213, 2005.
- RAPINI, A.; RIBEIRO, P. L.; LAMBERT, S.; PIRANI, J. R. A flora dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. **Megadiversidade**, v. 4, p. 15-23, 2008.
- RIBEIRO, A. C. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. **Neotropical Ichthyology**, v. 4, p. 225-246, 2006.
- RIBEIRO, P. L.; RAPINI, A.; SOARES-E-SILVA, U. C.; KONNO, T. U. P.; DAMASCENA, L. S.; VAN DEN BERG, C. Spatial analyses of the phylogenetic diversity of *Minaria* (Apocynaceae): assessing priority areas for conservation in the Espinhaço Range, Brazil. **Systematics and Biodiversity**, v. 10, p. 317-331, 2012.
- ROY, K.; JABLONSKI, D.; VALENTINE, J. W. Beyond species richness: biogeographic patterns and biodiversity dynamics using other metrics of diversity. In: LOMOLINO, M. V.; HEANEY, L. R. (eds.). **Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature**. Sunderland, MA: Sinauer, 2004. p. 151-170.
- SAFFORD, H. D. Brazilian Páramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. **Journal of Biogeography**, v. 26, p. 693-712, 1999.
- SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, v. 28, p. 617-631, 2012.
- TILMAN, D. Functional diversity. In: LEVIN, S. A. (ed.). **Encyclopedia of biodiversity**. Academic Press, San Diego, 2001. p. 109-120.
- TREVINE, V.; FORLANI, M. C.; HADDAD, C. F. B.; ZAHER, H. Herpetofauna of Paranapiacaba: Expanding our knowledge on a historical region in the Atlantic forest of southeastern Brazil. **Zoologia**, v. 31, p. 126-146, 2014.
- VALDUJO, P. H.; SILVANO, D. L.; COLLI, G.; MARTINS, M. Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a Neotropical hotspot. **South American Journal of Herpetology**, v. 7, p. 63-78, 2012.
- VIOLE, C.; REICH, P. B.; PACALA, S. W.; ENQUIST, B. J.; KATTGE, J. The emergence and promise of functional biogeography. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, p. 13690-13696, 2014.
- WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, v. 156, p. 145-155, 2000.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 33, p. 475-505, 2002.
- WELLS, K. **The ecology and behavior of amphibians**. The University of Chicago Press, Chicago, 2007.
- ZIZKA, A.; ANTONELLI, A. Mountains of diversity. **Nature**, v. 555, p. 173-174, 2018.

Capítulo 1

Anurans of Serra do Mar, South and Southwest Brazil: Species composition and distribution patterns



Ischnocnema aff. *spanios*



Cycloramphus *dubius*



Megaelosia *bocainensis*

Anurans of Serra do Mar, South and Southwest Brazil: Species composition and distribution patterns

Leo R. Malagoli^{1*}, João G. R. Giovanelli¹, Ricardo J. Sawaya², Célio F. B. Haddad³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia e Centro de Aquicultura (CAUNESP), Rio Claro, SP 13506-900, Brazil

² Universidade Federal do ABC (UFABC), Centro de Ciências Naturais e Humanas, São Bernardo do Campo, SP 09606-070, Brazil

³ Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia e Centro de Aquicultura (CAUNESP), Rio Claro, SP 13506-900, Brazil

*Corresponding author. Email: lrmalagoli@gmail.com

Abstract

The mountain chains of eastern Brazil exhibit great variation in relief, climate, and vegetation, which have contributed to the isolation of populations of organisms, and thus a great diversity of plants and animals endemic to these formations. Serra do Mar (SM) is a 1,500-km long coastal mountain range, extending from northern Santa Catarina State to northern Rio de Janeiro State. Anuran amphibians are among the most endangered vertebrates in the world and most species have restricted geographic distributions, especially in mountainous regions. Here we update the list of species recorded in SM and characterize their patterns of geographic distribution. We used geomorphological data to delimit and subdivide SM into three different portions: south, center, and north. We then assembled an extensive database based on careful analyses of specimens deposited in zoological collections and from field surveys of the least known areas of SM, complemented with data from the scientific literature. We recorded 358 species of anurans for SM, including two exotics (*Eleutherodactylus johnstonei* and *Lithobates catesbeianus*). Among native species, 171 (48%) are endemic to this formation. Of these, 38 species (22.2%) are distributed only in the central portion of SM, 15 species (8.7%) only in the northern portion, and six species (3.5%) only in the southern portion. In addition, 89 endemic species (52%) are known only from restricted areas (areas of 300 km² or less). Furthermore, 11 species (6.4%) occur in both the southern and central portions of SM, 10 species (5.8%) in the central and northern portions, and two (1.16%) widely distributed but only within SM. At least 29 endemic species (16.9%) have not been formally described. Although some restricted endemism may reflect poor sampling or anthropogenic environmental changes, it is clear that Serra do Mar has one of the highest levels of anuran endemism in the Neotropical region.

Key-words. Amphibians; Atlantic Forest; Biogeography; Diversity; Endemism; Geological faults; Mountain chains; Neotropical Region.

Resumo

As serras do leste do Brasil apresentam grandes variações de relevo, clima e vegetação, fatores que contribuem para o isolamento das populações e resultam em uma grande diversidade de plantas e animais, endêmica destas formações. A Serra do Mar (SM) é uma cadeia de montanhas costeiras com 1.500 km de extensão que se estende do norte do estado de Santa Catarina ao norte do estado do Rio de Janeiro. Os anuros estão entre os vertebrados mais ameaçados do mundo, e a maioria das espécies tem uma distribuição geográfica restrita, especialmente nas regiões montanhosas. Atualizamos a lista de espécies registradas para a região e caracterizamos os padrões de distribuição geográfica dos anuros endêmicos da SM. Utilizamos dados geomorfológicos para delimitar e subdividir a SM em três diferentes porções: sul, central e norte. Em seguida, trabalhamos em um extenso banco de dados, construído a partir de uma análise cuidadosa de material tombado em coleções zoológicas, trabalhos de campo em locais pouco conhecidos e dados adicionais obtidos da literatura científica. Registramos 358 espécies de anuros para a SM, incluindo duas exóticas (*Eleutherodactylus johnstonei* e *Lithobates catesbeianus*). Entre as espécies nativas, 171 (48%) são endêmicas dessa formação. Destas, 38 espécies (22,2%) se distribuem unicamente na porção central da SM, 15 espécies (8,7%) são exclusivas da porção norte e seis espécies (3,5%) estão restritas à porção sul. Além disso, 89 espécies endêmicas (52%) são conhecidas apenas para áreas restritas da SM (áreas até 300 km²). Outras 11 espécies (6,4%) ocorrem nas porções sul e central da SM, 10 espécies (5,8%) ocorrem nas porções central e norte, e duas espécies (1,16%) são amplamente distribuídas apenas na SM. Pelo menos 29 espécies endêmicas (16,9%) ainda não foram formalmente descritas. Embora alguns dos endemismos relacionados a áreas restritas possam refletir problemas de amostragem ou mudanças ambientais de origem antropogênicas, é evidente que a Serra do Mar possui um dos maiores níveis de anuros na região Neotropical.

Palavras-chave. Anfíbios; Biogeografia; Cadeias de montanhas; Diversidade; Endemismo; Falhas geológicas; Mata Atlântica; Região Neotropical.

Introduction

One of the major goals of biogeography is to understand and describe the distribution patterns of species (LOMOLINO et al., 2010). Knowledge of these patterns is an important step in recognizing areas or regions that are relevant to conservation (WHITTAKER et al., 2005; WHITTAKER; LADLE, 2011).

Mountain chains harbor a large number of endemic species throughout the world (HOORN et al., 2018). The high level of endemism associated with mountainous regions is generally a result of biotic interactions (*e.g.*, intra- or interspecific interactions such as competition and predation) and abiotic factors (*e.g.*, climate, topography, and geology) (BENTON, 2009) that contribute to speciation (*e.g.*, BADGLEY, 2010; ANTONELLI; SANMARTÍN, 2011; VALDUJO et al., 2012; MERCKX et al., 2013; ANTONELLI, 2015; FAVRE et al., 2015; BRAMBACH et al., 2017;).

Although some global patterns of species distributions are well known (*e.g.*, HOLT et al., 2013), the description of patterns at refined scales, such as specific regions or mountain ranges, are scarce (*e.g.*, SZUMIK et al., 2012). In this sense, it is crucial that such efforts be made in mountainous areas of the Atlantic Forest, one of the richest and most threatened biomes in the world (MORELLATO; HADDAD, 2000; MYERS et al., 2000).

The mountains of eastern Brazil, inserted in the morphoclimatic domain of the Atlantic Forest (*sensu* AB'SABER, 1977), vary widely in eco-physiographical features, such as topography, climate, and vegetation, which contribute to the isolation of populations resulting in a wide variety of plants and animals exclusive to these formations (*e.g.*, CUNHA, 1966; GARCIA; PIRANI, 2005; LEITE et al., 2008; ARZOLLA et al., 2009; DIAS et al. 2014). For instance, the geographic distribution of many Brazilian species of anurans are strongly associated with, or even restricted by, mountainous regions (DUELLMAN, 1988, 1999; LEITE et al., 2008). Moreover, anurans are among the most endangered terrestrial vertebrates of the world (WELLS, 2007; IUCN, 2017). In the Atlantic Forest alone, more than 30 species of anurans are threatened with extinction, and dozens of other species may become threatened in the near future (ROSA-FERES et al., 2017).

Serra do Mar (SM) is a coastal mountain chain extending for 1,500 km from northern Santa Catarina State to northern Rio de Janeiro State (ALMEIDA; CARNEIRO, 1998; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). Some of the largest metropolitan regions of the world, such as São Paulo, Rio de Janeiro, and Curitiba, lie within the limits of the mountains of SM. Historically, SM is recognized to have been a natural barrier that made it difficult for humans to progress inland from the coast during the colonization of Brazil that began in the 1500s.

Because of these difficulties, the colonists referred to SM as the “A Muralha” (The Wall) (SANTOS, 2004; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). This rugged barrier also caused the isolation of populations of several other organisms, including anurans, thus contributing to repeated processes of speciation and vicariance (HADDAD, 1998; POMBAL; HADDAD, 1999).

Anurans of some localities of SM have been studied for decades (*e.g.*, COCHRAN, 1955; LUTZ, 1958, 1973; HEYER et al., 1990), but only recently has there been a large increase in the number of well-sampled areas, particularly over the last ten years (*e.g.*, CONDEZ et al., 2009; SALLES et al., 2009; ARAUJO et al., 2010; FORLANI et al., 2010; GARCIA et al., 2012; GAREY; HARTMANN, 2012; MALAGOLI, 2013; GAREY et al., 2014; MARTINS et al., 2014; TREVINE et al., 2014; FOLLY et al., 2016). These studies have not only contributed to improving the knowledge of the anurans of SM, but also served to increase the amount of material deposited in the main zoological collections in South and Southeast Brazil.

Despite the importance of these studies, they have mostly address only local scales, with few attempting to examine patterns of distribution and endemism in SM. Some hypotheses regarding patterns of endemism at broader scales have been presented, mainly by Heyer and Maxson (1983), and more recently by Cruz and Feio (2007). The latter study also discussed endemic species of SM and indicated possible factors responsible for some of the identified patterns (*e.g.*, geological factors). Nonetheless, Cruz and Feio (2007) did not represent their observed patterns on maps, and the full extent of SM, mainly the southern portion, was not considered. Furthermore, in the last ten years there have been many advances in the systematics and taxonomy of anurans, with a significant increase in the description of new species for SM (*e.g.*, POMBAL et al., 2008; GARCIA et al., 2009; CARVALHO-E-SILVA et al., 2010; WEBER et al., 2011; SILVA; OUVERNAY, 2012; DIAS et al., 2013; CONDEZ et al., 2014; BALDO et al., 2015; BAÊTA et al., 2016; MALAGOLI et al., 2017; FOLLY et al., 2018).

The SM uplift from sea level, and its advance throughout the Atlantic Plateau, does not represent an exact pattern of a ridge, particularly in its southern and central portions (ALMEIDA; CARNEIRO, 1998), which makes delimiting it as a unit for biogeographical study difficult. Recent research has contributed to the geomorphological knowledge of SM, thus facilitating the recognition and understanding of its boundaries and associated geological faults (*e.g.*, ZALÁN; OLIVEIRA, 2005; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012).

The issues raised above, and their related advances, warrant an update of the anuran species composition of SM, as well as a detailed description of their patterns of distribution and endemism.

Herein, we update the species composition of anurans of SM and described their patterns of distribution and endemism based on an extensive dataset obtained from zoological collections complemented with fieldwork and the scientific literature. We also discuss the observed patterns from the perspectives of historical biogeography and conservation, and present some hypotheses for testing by future research.

Materials and Methods

Study Area

Serra do Mar encompasses the states of Santa Catarina, Paraná, São Paulo, and Rio de Janeiro, in South and Southeast Brazil (ALMEIDA; CARNEIRO, 1998; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). To geomorphologically delimitate SM, we used relief units available from the Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, 2006). We then united the relief units of Serra do Mar, Paranapiacaba Plateau, Coastal Massifs, eastern Santa Catarina mountains (partially), Islands, and Marine Plains (*sensu* IBGE, 2006). The last two units include mountains and hills that have the same geological origin as SM. We then subdivide SM into three portions (south, center, and north) based on the Cenozoic Rifts System of Southeast Brazil (ZÁLAN; OLIVEIRA, 2005). This system comprises geological faults parallel to the coast that emerged in the Cenozoic Era, from 58 to 20 Million of years ago (My; Figure 1) (ZALÁN, 2012; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012).

We divided the southern portion of SM between the Itajaí river in the state of Santa Catarina and the continental rifts of Alto Ribeira, Sete Barras, and Ribeira de Iguape, coincident with the Ribeira de Iguape river, in the states of Paraná and São Paulo (see Figure 2). This portion covers northern Santa Catarina State, east of the state of Paraná, and southern São Paulo State (GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). The central portion of SM was divided between the Ribeira de Iguape river and the continental rift of Volta Redonda, coincident with the Guandu river, in the state of Rio de Janeiro (ZALÁN; OLIVEIRA, 2005; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). This portion covers most of eastern São Paulo State and southern Rio de Janeiro State. Finally, we divided the northern region of SM between the Guandu river and the Paraíba do Sul river (GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). The northern portion of SM is inserted entirely in the state of Rio de Janeiro (Figure 2). We produced hypsometry maps, for the identification of geological faults and relief units, using the EarthEnv-DEM90 digital elevation model (ROBINSON et al., 2014, available at <http://www.earthenv.org/DEM>).

Data collection

We built an extensive database of anuran records for SM obtained from three sources: (1) careful analysis of specimens housed in scientific collections; (2) fieldwork carried out in areas with information gaps; and (3) data available in the scientific literature. We analyzed 26,026 specimens deposited in the following collections: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), including part of the Adolpho Lutz collection (AL-MN); Coleção de Anfíbios "Célio F. B. Haddad" (CFBH), Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP; Coleção de Anfíbios da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC-AMP); and Coleção de Anfíbios da Universidade Federal do Rio de Janeiro (ZUFRJ).

To cover some information gaps, we conducted 136 days of field sampling at 52 locations in the states of São Paulo and Rio de Janeiro, between May 2013 and January 2017, visual encounters surveys (CRUMP; SCOTT JR., 1994) and auditory surveys (ZIMMERMANN, 1994). These samplings resulted in 1,883 records. Some specimens were collected and euthanized via anesthetic overdose (5% lidocaine). Collection permits were authorized by Comissão Técnico Científica from Instituto Florestal (COTEC/IF) for several localities of Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) (process number 40.574/2006; 260108–003.523/2014) and Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio-IBAMA; permit numbers 019/07; 16350-1; 45665-1; 45665-2). Collected specimens were fixed in 10% formalin and preserved in 70% ethyl alcohol. These procedures followed protocols approved by the ethics committee on animal use of the Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, São Paulo, Brazil (license number 017/2016). We deposit voucher specimens in the CFBH and MZUSP collections. Additionally, we included data from the scientific literature regarding regional anuran faunas, geographic distribution expansions, and species descriptions, for an additional 895 records.

We obtained a total of 28,804 records, from the three data sources, of which 22,652 were exclusive to the delimited SM area. We then georeferenced the point records of occurrence for all specimens recorded in the four states of the SM. We compiled information on species distribution beyond these states only when necessary. The point records for species were obtained from three sources: directly from databases of visited collections, from fieldwork with GPS, and from the scientific literature. Due to long and narrow shape of SM (Figure 2), we tried to obtain the highest possible precision for point records by using three levels of precision of geographic coordinates: (1) approximate; (2) exact; and (3) municipality centroid, represented as the center of the administration of the municipality.

Approximate coordinates were obtained when detailed information about the collection site was available from sources consulted (*e.g.*, road name, road mileage, reference points), and from direct consultation with collectors whenever possible. We then approximated collection points using Google Earth®, Wikimapia® (available at: <http://wikimapia.org>), and Geoloc tools (available at <http://splink.cria.org.br/geoloc>). We considered coordinates to be “exact” when they were available in the database of the collections, associated with the specimens examined, supplied by collectors themselves or obtained directly by us using GPS during fieldwork. Finally, we used the coordinates of the municipality centroid only when it was impossible to obtain more precise information about the point record. All point records were checked and extracted, with the tools listed above, in decimal degrees under the World Geodetic System of 1984 datum (WGS84).

Next, we identified species with point records only within the limits of SM, and those with point records both inside and outside of it. Likewise, we also evaluated other species that lacked point records within the polygon. In this way it was possible to evaluate and determine endemic species, those with wide distributions, and others that do not occur in the delimited area of SM.

We then classified the distribution of endemic species according to the following categories: (1) South of Serra do Mar (SSM), occurring exclusively in the southern portion; (2) Center of Serra do Mar (CSM), occurring exclusively in the central portion; (3) North of Serra do Mar (NSM), exclusive of the northern portion; (4) South and Center of Serra do Mar (SSM, CSM), occurring in the southern and central portions; (5) Center and North of Serra do Mar (CSM, NSM), occurring in the central and northern portions; (6) Narrow Endemic of Serra do Mar (NESM), species with restricted distributions of equal to or less than 300 km²; and (7) Widespread, only within Serra do Mar (WSM), species of SM with concomitant distribution in all three portions (southern, central, and northern).

Non-endemic species were classified as typical and widespread. We considered typical species to be those that are strongly associated with SM with most of their point records within its limits (at least 70%). Species considered as widespread were those that were widely distributed both inside and outside of SM.

Since SM uplifts from the sea level, with several mountains and hills dispersed among the coastal plains (Figure 2), we did not consider as endemics those species associated with lowland forests and sandy plains (known regionally as *restinga*), considering that this is a more recent (*i.e.*, Quaternary Period) and distinct geological formation of SM (see LUIZ et al., 2016; MARTIN et al., 1986; SUGUIO; MARTIN, 1978). Therefore, we do not consider the *restingas*

as part of SM. However, many *restinga* species also occur on the foothills and slopes of SM. In these cases, the species were considered as widespread. We classified the type of habitat occupied by each species, as forest, open area, or both (*sensu* HADDAD et al., 2013). We also classified species as endemic to the Atlantic Forest according to Haddad et al. (2013) and Frost (2018). We have included the conservation status of the species recorded according to the assessments provided by Ministério do Meio Ambiente (MMA, 2014) and the International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2017).

Taxonomic considerations

Specimens accessed in scientific collections and collected in during fieldwork were carefully analyzed and compared to type material whenever possible. Taxonomic papers were concomitantly consulted, including unpublished sources (*e.g.*, Masters and Ph.D. thesis). Additionally, we consulted specialists who contributed information and unpublished data (see Acknowledgments).

We have included in the study some undescribed species that are diagnosable by acoustic, morphological, and molecular data (*e.g.*, MATOS, 2011; BERNECK et al., 2016; WALKER et al., 2018). The inclusion of these taxa aimed to reduce the loss of information, since these species constitute relevant data and agree with patterns of distribution and endemism observed.

Some taxa occurring in the study area are difficult to diagnose and represent lineages or even species groups. This is the case of *Ischnocnema guentheri* (GEHARA et al., 2013), *I. parva* (GEHARA et al., 2017), and *Ololygon perpusilla* (BELL et al., 2012). Thus, when not at the type locality these taxa were treated as a single entity (*i.e.*, *Ischnocnema* gr. *guentheri*, *I.* gr. *parva*, and *Ololygon* gr. *perpusilla*). We follow the taxonomic and nomenclatural proposals adopted by Frost (2018).

Results

We recorded a total of 358 species of anurans belonging to 16 families, and 50 genera, including two exotic species (*Eleutherodactylus johnstonei* and *Lithobates catesbeianus*). The most representative families were Hylidae (108 spp.), Brachycephalidae (63 spp.), Leptodactylidae (44 spp.), Cycloramphidae (32 spp.), and Hylodidae (32 spp.). A total of 282 species (79%) occupy forest environments, whereas 46 species (12.6%) are exclusive to open areas, and 30 species (8.4%) occur in both open and forest areas, or the boundary between these

two environments. A total of 321 species occurring in SM (89.7%) are endemic to the Atlantic Forest. Another 37 species (10.3%) occur in other domains, such as the Cerrado and Chaco.

Considering the native species (356 spp.; excluding the two exotics), 171 (48%) are endemic of SM. Twenty-nine of these species (16.9%) have not yet been formally described (Table S1). Among the endemic species, we observed patterns of geographic distribution congruent with the geological divisions adopted here for SM, with species associated with each one of the three portions (Table 1). Six species are exclusive to the southern portion of SM, 38 species are distributed only in the center of SM, and 15 species are restricted to the northern portion of SM, as represented in Figure 3A. Eleven species occur in both the southern and central portions of SM, and another 10 species occur in both the central and northern portions, as represented in Figures 4A and 4B, respectively. Two species, *Denrophryniscus brevipollicatus* and *Phrynomedusa dryade*, occur concomitantly in the three portions of SM (Figure 5).

Of the 89 narrow endemic species, 24 are related to the southern portion, 39 to the central portion, and 26 to the northern portion, as represented in Figure 3B. Although the relief of SM is rugged, most of the cases of restricted endemism are associated with specific mountains or mountain sets located in different portions of SM. In the southern portion, the narrow endemic species are associated mainly with Boa Vista mountain, Padres mountain, and Araraquara, Queimada, Marumbi, Jaraguá, Quiriri, Salto, Graciosa, Baitaca, and Morato mountain ranges. In the central portion, the narrow endemic species are restricted to islands and sets of mountains such as the Juréia massif, and the Itatins, Paranapiacaba, Ubatuba, Paraty, and Bocaina mountain ranges. To the north, narrow endemism is associated mainly with the mountainous complex of Tijuca, Mendanha, Pedra Branca and Grumari mountains, and the Serra dos Órgãos mountain range (Figure 3B). Thirty-two species exhibit a strong association with SM, with most of their point records being within the delimited area of SM (Figure 6); all of these species are also endemic to the Atlantic Forest.

Regarding the conservation status of the endemic species, and considering the two sources used [MMA (2014) and IUCN (2017)], eleven are threatened. *Thoropa petropolitana* is categorized as Vulnerable by IUCN (2017), and Endangered by MMA (2014), while *T. lutzi* is categorized as Endangered by IUCN (2017). *Oloolygon faivovich* is categorized as Vulnerable by MMA (2014) and as Critically Endangered by IUCN (2017). *Boana semiguttata*, and *Cycloramphus ohausi* are categorized as Endangered by MMA (2014). *Brachycephalus pernix* is categorized as Critically Endangered by MMA (2014), while *Cycloramphus faustoi*, *Boana cymbalum*, *Oloolygon alcatraz*, and *O. peixotoi* are considered Critically Endangered by both

sources. The only species classified as Extinct is *Phrynomedusa fimbriata*, according both sources.

Among the non-threatened species, *Cycloramphus brasiliensis* and *C. semipalmatus* are categorized as Near Threatened. Fifty-five species are categorized as Data Deficient. And a total of 70 species (including those not yet described) do not have a conservation status assessment. The remaining 36 endemic species are classified as Least Concern (Table S1).

Discussion

By using geomorphological data to delimit the study area and the information obtained from different complementary sources (scientific collections, fieldwork, and scientific literature), we mapped in detail for the first time the distribution patterns of all endemic species of anurans in Serra do Mar. The integration of data from different areas of knowledge was fundamental to obtaining more complete and accurate results, given the scale and the shape of SM.

Serra do Mar is completely inserted in the Atlantic Forest morphoclimatic domain. As expected, most of the species that occur within its limits are endemic to this domain (89.7%). The low number (10.3%) of species from other morphoclimatic domains, such as the Cerrado, indicates a unique historical context with low faunistic influence from other domains. For comparison, the Espinhaço mountain range harbors anuran species of different morphoclimatic domains (LEITE et al., 2008), which can be explained by its insertion within the Cerrado, Caatinga, and Atlantic Forest.

We added 106 endemic species to SM in relation to the most recent survey, which presented 65 species (CRUZ; FEIO, 2007). This increase of 163% is due to increased field sampling and increasing availability of specimens in zoological collections over the last decade, in addition to the many recently described new species and proposed new taxonomic arrangements (*e.g.*, CANEDO; HADDAD 2012; GEHARA et al., 2013; MARTINS; ZAHER, 2013). Moreover, our approach of directly checking specimens in collections representative of anurans of SM, as well as correcting and refining geographic coordinates associated with voucher specimens, resulted in higher-quality data. This not only improved our knowledge of the geographic distribution of many species, but also facilitated the recognition of distribution patterns at a refined spatial scale.

We found geographic distribution patterns congruent with the three major geological divisions adopted for SM. The presence of unique and non-shared species among the three portions of SM is remarkable. The fact that many of these are phylogenetically related, points

to the existence of historical connections between the different portions of SM. Although a phylogeny containing all species occurring in the studied area is not available yet, some works listed below that include different groups of species may provide clues to the processes that have resulted in such speciation events.

Among the non-restricted endemic species, we present many examples that suggest an origin by vicariance, considering the three different portions of SM. Among the southern and central portions, we highlight *Boana semiguttata* and *B. caipora* (ANTUNES et al., 2008), while in the central and northern portions, we highlight *Ischnocnema hoehnei* and *I. venancioi* (CANEDO; HADDAD, 2012), and *Aplastodiscus albofrenatus* and *A. eugenioi* (BERNECK et al., 2016). Although the latter species is considered typical of SM, since it has some points of occurrence outside SM. In addition to these examples, some smaller clades seem entirely restricted to SM. This is the case for *Proceratophrys belzebul*, *P. izecksohni*, and *P. tupinamba*, which are restricted to the central portion, and *P. appendiculata*, which is endemic to the northern portion (DIAS et al., 2013). A similar distribution was observed for species of *Hylodes* whose males have nuptial tubercles on the thumb, such as *H. caete* and *H. fredii*, endemic to the central portion, and *H. pipilans*, restricted to the northern portion (MALAGOLI et al., 2017). The only exception in this group is *Hylodes phyllodes*, which, although typically occurring in the central portion, was also recorded in a single point beyond Paraíba do Sul river, outside the limits of SM (VRCIBRADIC et al., 2013). These patterns coincide with examples of *in situ* diversification, as was also observed by Valdujo et al. (2012) for endemic species of the Cerrado in mountainous regions.

When we analyzed each portion of SM internally patterns similar to those described above can be observed, but at smaller scales. Although the southern portion has a low number of non-restricted endemic species (6 spp.), the number of narrow endemic species (24 spp.) is remarkable, especially for the genera *Brachycephalus* and *Melanophryniscus* (see FIRKOWSKI et al., 2016). Again, whole or nearly whole clades are completely associated with specific mountains or mountain ranges in the southern portion. In this regard we highlight the *Brachycephalus pernix* group and *Melanophryniscus biancae* and *M. vilavelhensis* (FIRKOWSKI et al., 2016). Regarding the central portion of SM, some sister-species, such as *Ischnocnema randorum* and *I. nigriventris* (CANEDO; HADDAD, 2012), co-occur in some localities. However, other phylogenetically close species do not occur in sympatry, such as *Ischnocnema spanios* and *I. aff. spanios* (CANEDO; HADDAD, 2012), *Bokermannohyla astartea* and *B. ahenea*, and *Paratelmatobius cardosoi* and *P. aff. cardosoi* (LOURENÇO et al., 2008). In addition, we can also add *Phasmahyla guttata*, which is typical of SM with only

one occurrence point outside its limits (OLIVEIRA et al., 2009), and its sister-taxon, *P. cruzi* (FAIVOVICH et al., 2010), which is restricted to the central portion. Regarding the northern portion, *Ischnocnema venancioi*, for instance, is distributed among high sections of the Serra dos Órgãos mountain range, and *I. aff. venancioi* (CANEDO; HADDAD, 2012; P.P.G. TAUCCE, pers. comm.) is known from just one locality on the hillside of the same mountain range, but at a lower elevation (385 m above sea level).

We observed several species with restricted endemism within SM, as already pointed out by Cruz and Feio (2007), although some restricted endemism may reflect poor sampling or anthropogenic environmental changes. However, as presented above, the presence of species exhibiting broader endemism is notable. The congruence among the distributions of several species in the central portion, for instance, is remarkable and raises some questions for future exploration. Disruption of the distribution of a particular species and the beginning of the range of a sister species, or closely related species, may reflect issues related to biotic factors (*e.g.*, predation, competition) (BENTON, 2009), especially at narrower scales. However, abiotic factors, such as differences in elevation and more internal geological faults located within each one of the portions of SM (see Figure 1), may also be associated with the processes that have resulted in the observed distribution patterns. During some periods of time such faults may have acted in some periods as barriers splitting populations of species, thus favoring speciation processes. Likewise, during other periods these same faults may not have been effective, contributing to the overlap of some species, related or not.

Although climatic events have influenced diversification processes in different areas of the Atlantic Forest (*e.g.*, CARNAVAL et al., 2009), more recently geological faults have also been identified as influencing patterns of distribution or even the splitting of species and/or populations of different groups of animals (*e.g.*, BADGLEY, 2010; AMARO et al., 2012; THOMÉ et al., 2014; BRAGAGNOLO et al., 2015). More than 30 years ago, Heyer and Maxson (1983) raised the hypothesis that climatic refuges played a role in the processes responsible for the distribution and diversification of species of the genus *Cycloramphus*, but they also considered the possibility that geological faults acted together in such processes.

On the other hand, the three divisions adopted here for SM seem to be partially effective for some species, as observed in the distribution patterns represented in Figure 4. For 11 of the species that occur in both the southern and central portions, such as *Cycloramphus lutzorum*, *C. izecksohni*, *Hylodes cardosoi*, and *H. heyeri*, the geological faults coincident with the Ribeira de Iguape River do not seem to have represented a barrier. The same is observed between the central and northern portions, where the fault represented by the Guandu river did not prevent

the sharing of 10 species between these two of SM, such as *Gastrotheca fulvorufa*, *Ololygon albicans*, *Hylodes asper*, and *Phrynomedusa vanzolini*. However, recent molecular studies have revealed that populations of some species demonstrate genetic and geographic structuring coincident with the geological faults considered here, such as in *Fritziana ohausi* and *F. goeldii* (WALKER et al., 2018), as well as in species of the genus *Euparkerella* (FUSINATO et al., 2013). Thus, additional population genetics studies, associated with integrative taxonomic approaches, would likely result in an increase in the number of endemic species in each portion of SM. This possibility is likely the case for at least for one of the two species widely distributed only within SM, *Dendrophryniscus brevipollicatus*, for which further studies are likely to reveal a species complex (C.A.G. CRUZ pers. comm.; L.R. MALAGOLI pers. obs.).

In addition to the patterns observed strictly related to SM, the relationships among anurans of the SM mountain chain and the neighboring Serra da Mantiqueira mountain chain are equally interesting. Both mountain chains are divided mainly by the continental rift of Paraíba do Sul and the graben of Taubaté and Resende (elongated flat-bottomed valleys) (GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012; ZALÁN, 2012). Some closely related species are exclusive to SM and others to Serra da Mantiqueira, while several other species are shared between these two mountain ranges (POMBAL; HADDAD, 1999; CRUZ; FEIO, 2007). These faunal similarities indicate a common geological origin of the two mountain complexes (POMBAL; HADDAD, 1999; CRUZ; FEIO, 2007). Among the sister species unique to each mountain range is the sister species pair *Ischnocnema holti* in the Serra da Mantiqueira and *Ischnocnema lactea* in the Serra do Mar (CANEDO; HADDAD, 2012; SILVA-SOARES et al., 2018). However, there are also other closely related species, such as *Holoaden suarezi* and *H. pholeter*, restricted to SM, and *Holoaden luederwaldti* and *H. bradei*, endemic to the Serra da Mantiqueira (POMBAL et al., 2008; MARTINS; ZAHER, 2013).

Indeed, the uplift of SM and Serra da Mantiqueira occurred together in Cretaceous Period, between 89 and 65 My (ZALAN; OLIVEIRA, 2005). This uplift event resulted in a large area of about 300,000 km², called Cretaceous Serra do Mar, located side by side with two large sedimentary basins, Santos and Campos (ZALAN; OLIVEIRA, 2005). This colossal plateau of 2,000 m above sea level became unstable and began to crack around 58 My, and continued to do so into blocks parallel to the shoreline for the next 40 My. Several blocks of rock remained intact or increased in area and elevation (e.g., Serra dos Órgãos, Serra da Mantiqueira), while blocks that were broken disintegrated and formed large expanses of lowlands between the mountains that remained (ZALÁN, 2012), thus isolating them. These lowlands, which are often inside the continental rifts, are known as the grabens of Ribeira de

Iguape, Taubaté, Resende, Volta Redonda, and Guanabara (ZALÁN, 2012). Thus, the three portions of both SM and the Serra da Mantiqueira were connected in the past, a fact that could explain at least part of the similarities and differences between their faunas.

Although the suggestions presented here need to be tested, with various advances in systematics and taxonomy and improved databases, it is now possible to propose a more refined biogeographic hypotheses for SM than was possible 30 years ago (see HEYER, 1988 for discussion). Lynch (1979) and Duellman (1999) also recognized some patterns for the distributions of some species of amphibians in eastern Brazil, with both highlighting the large number of endemic coastal species between states of Santa Catarina and Rio de Janeiro, where SM is located.

Regarding conservation issues, of the 55 endemic species of SM classified as Data Deficient, 29 spp. (52.7%) are narrow endemics. Many of these species have not been recorded for decades, such as *Ischnocnema paranaensis*, *I. pusilla*, *Cycloramphus ohausi*, *Aplastodiscus musicus*, *Bokermannohyla clepsydra*, *B. langei*, *Hylodes mertensi*, and *Crossodactylodes pinto*. On the other hand, for the 26 remaining unrestricted endemic species, advancements have been made in the knowledge of the geographic distribution and taxonomic resolution of some species, such as *Ischnocnema bolbodactyla*, *I. lactea*, *I. randorum*, *I. spanios*, *Cycloramphus lutzorum*, *Boana secedens*, *Hylodes pipilans*, *Paratelmatobius cardosoi*, *Physalaemus bokermanni*, and *P. moreirae*. However, 40 endemic species of SM have not had their conservation status evaluated yet. Therefore, it is necessary to update the conservation status of endemic species of SM to contribute to better conservation planning.

Within SM, a mountain chain that harbors a colossal diversity of species, the largest metropolitan regions of the country (*e.g.*, Curitiba, São Paulo, and Rio de Janeiro) also occur and have experienced unplanned growth. This urban expansion probably contributed to the decline and/or extinction of several species, such as *Crossodactylus dispar* and *C. boulengeri* (see PIMENTA et al., 2014), among others previously mentioned. However, the great anuran richness of SM presented here has also been recovered in works that addressed different metrics of diversity, including phylogenetic and functional diversity (*e.g.*, CAMPOS et al., 2017), and even phylogenetic endemism (*sensu* ROSAUER et al., 2009; CARNAVAL et al., 2014). Although these works address the Atlantic Forest on a broader scale, SM was always found to possess the most remarkable levels of diversity and evolutionary history of the Atlantic Forest (see CARNAVAL et al., 2014; CAMPOS et al., 2017).

Conclusions

Our results show that SM possesses one of the greatest diversities of anuran species within the Neotropical Region, when compared to other mountain chains (*e.g.*, Mantiqueira and Espinhaço mountain ranges; CRUZ; FEIO, 2007; LEITE et al., 2008, respectively). We interpret this as being related to the large territorial extension, geological history, and the diverse physiographic characteristics of this mountain chain. Thus, we encourage additional detailed biogeographic studies to be conducted in order to detect natural biogeographic units, and tests relating the geology, topography and biological characteristics of SM to species diversity (*e.g.*, LUIZ et al., 2016; GODINHO; SILVA, 2018). Additionally, phylogeographic studies, not only directed to specific groups of species, but also related to different anuran communities in SM, can contribute to elucidate biogeographical processes related to this biota, which can justifiably be considered one of the most richest and irreplaceable in the world.

Acknowledgments

We thank Lucas N. Bandeira, Bruno Rocha, Fausto E. Barbo, Fabio Schunck, João Bosco de Freitas, Délio P. Baêta, Thais H. Condez, Juliane P. C. Monteiro, and Fábio P. de Sá, for help with fieldwork. For allowing access to specimens under their care we are very grateful to MZUSP, Taran Grant, and Hussam Zaher; ZUEC, Luís Felipe Toledo and Karina Rebelo; MNRJ, José P. Pombal Jr., Pedro H. Pinna, and Manoela W. Cardoso; and ZUFRJ, Sergio Potsch de Carvalho-e-Silva and Marcia dos Reis Gomes. We are very grateful to the managers of various PESM nuclei, especially Ricardo L. Romero, Joaquim M. Neto, Miguel Nema, and Marcelo J. Gonçalves, for helping with logistical and research support. We thank the ethics committee on animal use of Universidade Estadual Paulista (UNESP) for the approval of the protocols used in this work (license 017/2016). For financial support we thank grants #2008/54472-2, #2008/50928-1, #2013/50741-7, #2014/50342-8, and #2014/23677-9, São Paulo Research Foundation (FAPESP), and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). CNPq also provided a doctoral fellowship to LRM (141259/2014-0), and productivity grants to RJS (304929/2015-8) and CFBH (xxxxx). JGRG was supported by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). We are very grateful to geologists João Alberto Bach de Oliveira and his team at Petrobras, for providing data and shapes of the Cenozoic Rift System of Southeast Brazil. Erik Wild and Januária M. Onça improved our use of written English. We thank to Nadya C. Puppín and Danilo B. Delgado for helping with laboratory procedures. We thank Priscila Lemes for discussions and help with ideas regarding mapping. We are grateful to Juliane P. C. Monteiro and Thais H. Condez for insights and discussions that have improved the quality of this work. For providing material

and unpublished data, we thank Thais H. Condez, Juliane P. C. Monteiro, Julián Faivovich, Maurício C. Forlani, Rafael C. Pontes, Clarissa C. Canedo, Fábio P. de Sá, Marina Walker, José P. Pombal Jr., Thiago R. Carvalho, Pedro P. G. Taucce, Paulo D. P. Pinheiro, Ariadne F. Sabbag, and Délio P. Baêta. We are very grateful to all experts who contributed valuable suggestions and insights to the identification of taxa with complex taxonomies and those not yet described: Marina Walker (*Fritziana* spp.), Pedro P. G. Taucce (*Adenomera marmorata* species series, *Ischnocnema guentheri* species series), Izadora Vidigal (*Crossodactylus wernerii*), Thiago R. Carvalho (*Adenomera*, *Leptodactylus*, *Pseudopaludicola*, *Rhinella* gr. *granulosa*), Clarissa C. Canedo (*Hylodes* and *Ischnocnema lactea* species series), Carlos A. G. Cruz (*Dendrophryniscus*), Marcus Thadeu T. Santos (Paratelmatobiinae), Thais H. Condez and Juliane P. C. Monteiro (*Brachycephalus*), Ariadne F. Sabbag (*Thoropa*), Ana Carolina Calijorne Lourenço (*Oloolygon catharinae* species group, *Bokermannohyla*), João Victor A. Lacerda (*Oloolygon perpusilla* species group), Katyuscia Araujo-Vieira (*Scinax ruber* species group, *Sphaenorhynchus*), Fábio P. de Sá (Hylodidae, *Cycloramphus*), Julián Faivovich (Hylidae, *Bokermannohyla*), Bianca von Müller Berneck (*Aplastodiscus*), Manoela Woitovicz Cardoso (*Physalaemus signifer* species group), Délio P. Baêta (Phyllomedusidae), and Maurício C. Forlani (*Chiasmocleis*).

References

- AB'SABER, A. N. Os domínios morfoclimáticos na América do sul. Primeira aproximação. **Geomorfologia**, v. 53, p. 1-23, 1977.
- ALMEIDA, F.F.M.; CARNEIRO, C.D.R. Origem e evolução da Serra do Mar. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 28, p. 135-150, 1998.
- AMARO, R. C.; RODRIGUES, M. T.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; CARNAVAL, A. C. Demographic processes in the montane Atlantic rainforest: Molecular and cytogenetic evidence from the endemic frog *Proceratophrys boiei*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 62, p. 880-888, 2012.
- ANTONELLI, A. Multiple origins of mountain life. **Nature**, v. 524, p. 300-301, 2015.
- ANTONELLI, A.; SANMARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? **Taxon**, v. 60, n. 2, p. 403-414, 2011.
- ANTUNES, A. P.; FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B. A new species of *Hypsiboas* from the Atlantic Forest of Southeastern Brazil (Amphibia: Anura: Hylidae). **Copeia**, p. 179-190, 2008.
- ARAUJO, C. O.; CONDEZ, T. H.; BOVO, R. P.; CENTENO, F. C.; LUIZ, A. M. Amphibians and reptiles of the Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP: an Atlantic Forest remnant of Southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 4, p. 1-18, 2010.
- ARZOLLA, F. A. R. D. P., BAITELLO, J. B., SHEPHERD, G. J., PAULA, G. C. R.; BERTONCELLO, R. A revised distribution for *Ocotea curucutuensis* J.B. Baitello in southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 1, p. 21-25, 2009.

- BAÊTA, D.; GIASSEN, L. O. M.; POMBAL, JR., J. P.; HADDAD, C. F. B. Review of the rare genus *Phrynomedusa* Miranda-Ribeiro, 1923 (Anura: Phyllomedusidae) With description of a new species. **Herpetological Monographs**, v. 30, p. 49-78, 2016.
- BADGLEY, C. Tectonics, topography, and mammalian diversity. **Ecography**, v. 33, p. 220-231, 2010.
- BALDO, D.; BORNSCHEIN, M. R.; PIE, M.R.; FIRKOWSKI, C. R.; RIBEIRO, L. F.; BELMONTE-LOPES, R. In: BORNSCHEIN, M. R.; FIRKOWSKI, C. R.; BALDO, D.; RIBEIRO, L. F.; BELMONTE-LOPES, R.; CORRÊA, L.; MORATO, S. A. A.; PIE, M. R. Three new species of phytotelm-breeding *Melanophryniscus* from the Atlantic rainforest of southern Brazil (Anura: Bufonidae). **PLoS One**, v. 10, n. 12, p. 12-21, 2015.
- BELL, R. C.; BRASILEIRO, C. A.; HADDAD, C. F. B.; ZAMUDIO, K. R. Evolutionary history of *Scinax* treefrogs on land-bridge islands in south-eastern Brazil. **Journal of Biogeography**, v. 39, p. 1733-1742, 2012.
- BENTON, M. J. The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. **Science**, v. 323, p. 728-732, 2009.
- BERNECK, B. V. M.; HADDAD, C. F. B.; LYRA, M. L.; CRUZ, C. A. G.; FAIVOVICH, J. The green clade grows: a phylogenetic analysis of *Aplastodiscus* (Anura; Hylidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 97, p. 213-223, 2016.
- BRAGAGNOLO, C.; PINTO-DA-ROCHA, R.; ANTUNES JR., M.; CLOUSE, R. M. Phylogenetics and phylogeography of a long-legged harvestman (Arachnida: Opiliones) in the Brazilian Atlantic Rain Forest reveals poor dispersal, low diversity and extensive mitochondrial introgression. **Invertebrate Systematics**, v. 29, n. 4, p. 386-404, 2015.
- BRAMBACH, F.; LEUSCHNER, C.; TJOA, A.; CULMSEE, H. Diversity, endemism, and composition of tropical mountain forest communities in Sulawesi, Indonesia, in relation to elevation and soil properties. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 27, p. 68-79, 2017.
- CAMPOS, F. S.; LOURENÇO-DE-MORAES, R.; LLORENTE, G. A.; SOLÉ, M. Cost-effective conservation of amphibian ecology and Evolution. **Science Advances**, v. 3, e1602929, 2017.
- CANEDO, C.; HADDAD, C. F. B. Phylogenetic relationships within anuran clade Terrarana, with emphasis on the placement of Brazilian Atlantic rainforest frogs genus *Ischnocnema* (Anura: Brachycephalidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 65, p. 610-620, 2012.
- CARNAVAL, A. C.; HICKERSON, M. J.; HADDAD, C. F. B.; RODRIGUES, M. T., MORITZ, C. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Science**, v. 323, p. 785-789, 2009.
- CARNAVAL, A. C.; WALTARI, E.; RODRIGUES, M. T.; ROSAUER, D.; VANDERWAL, J.; DAMASCENO, R.; PRATES, I.; STRANGAS, M.; SPANOS, Z.; RIVERA, D.; PIE, M. R.; FIRKOWSKI, C. R.; BORNSCHEIN, M. R., RIBEIRO, L. F.; MORITZ, C. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, p. 1792, 2014.
- CARVALHO-E-SILVA, A. M. P. T.; MONGIN, M. M.; IZECKSOHN, E.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. A new species of *Dendrophryniscus* Jiménez-de-la-Espada from the Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, state of Rio de Janeiro, Brazil (Amphibia, Anura, Bufonidae). **Zootaxa**, v. 2632, p. 46-52, 2010.
- COCHRAN, D. M. Frogs of Southeastern Brazil. **United States National Museum Bulletin**, v. 206, p. 423, 1955.
- CONDEZ, T. H.; SAWAYA, R. J.; DIXO, M. Herpetofauna of the Atlantic Forest remnants of Tapiraí and Piedade region, São Paulo state, southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 1, p. 157-185, 2009.

- CONDEZ, T. H.; CLEMENTE-CARVALHO, R. B. G.; HADDAD, C. F. B.; REIS, S. F. A new species of *Brachycephalus* (Anura: Brachycephalidae) from the highlands of the Atlantic Forest, southeastern Brazil. **Herpetologica**, v. 70, p. 89-99, 2014.
- CRUZ, C. A. G.; FEIO, R. N. Endemismos em anfíbios em áreas de altitude na Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. In: NASCIMENTO, L. B.; OLIVEIRA, M. E. (Ed.). **Herpetologia no Brasil II**. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, 2007. p. 117-126.
- CRUMP, M.; SCOTT JR, N. J. Standard techniques for inventory and monitoring: Visual Encounter Surveys. In: HEYER, W. R.; DONNELLY, M. A.; MCDIARMID, R. W.; HAYEK, L. C.; FOSTER, M. S. (eds.). **Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians**. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1994. p. 84-92.
- CUNHA, O. R. Sobre uma nova espécie de lagarto do estado de Minas Gerais *Placosoma cipoense* sp. n. (Lacertilia, Teiidae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**. Nova Série Zoologia, Belém, n. 61, p. 1-9, 1966.
- DIAS, P. H. S.; AMARO, R. C.; CARVALHO-E-SILVA, A. M. P. T.; RODRIGUES, M. T. Two new species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura; Odontophrynidae) from the Atlantic forest, with taxonomic remarks on the genus. **Zootaxa**, v. 3682, p. 277-304, 2013.
- DIAS I. R.; MEDEIROS, T. T.; NOVA, M. F. V.; SOLÉ, M. Amphibians of Serra Bonita, southern Bahia: a new hotspot within Brazil's Atlantic Forest hotspot. **ZooKeys**, v. 449, p. 105-130, 2014.
- DUELLMAN, W. E. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 75, p. 79-104, 1988.
- DUELLMAN, W. E. Distribution patterns of amphibians in South America. In: DUELLMAN, W.E. (Ed.). **Patterns of distribution of amphibians: a global perspective**. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 1999. p. 255-328.
- FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B.; BAÊTA, D.; JUNGFER, K. H.; ÁLVARES, G. F. R.; BRANDÃO, R. A.; SHEIL, C.; BARRIENTOS, L. S.; BARRIO-AMORÓS, C. L.; CRUZ, C. A. G.; WHEELER, W. C. The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). **Cladistics**, v. 26, p. 227-261, 2010.
- FAVRE, A.; PÄCKERT, M.; PAULS, S. U.; JÄHNIG, S. C.; UHL, D.; MICHALAK, I.; MUELLNER-RIEHL, A. N. The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas. **Biological Reviews**, v. 90, p. 236-253, 2015.
- FIRKOWSKI, C. R.; BORNSCHEIN, M. R.; RIBEIRO, L. F.; PIE, M. R. Species delimitation, phylogeny and evolutionary demography of co-distributed, montane frogs in the southern Brazilian Atlantic Forest. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 100, p. 345-360, 2016.
- FOLLY, M.; BEZERRA, A. M.; RUGGERI, J.; HEPP, F.; CARVALHO-E-SILVA, A. M. P. T.; GOMES, M. R.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. Anuran fauna of the high-elevation areas of the Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), Southeastern Brazil. **Oecologia Australis**, v. 20, n. 2, p. 109-120, 2016.
- FOLLY, M.; HEPP, F.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. A new bromeligenous species of *Fritziana* Mello-Leitão, 1937 (Amphibia: Anura: Hemiphractidae) from High Elevations in the Serra Dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brazil. **Herpetologica**, v. 74, p. 58-72, 2018.
- FORLANI, M. C.; BERNARDO, P. H.; HADDAD, C. B. F.; ZAHER, H. Herpetofauna do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 265-309, 2010.

- FORLANI, M. C.; TONINI, J. F. R.; CRUZ, C. A. G.; ZAHER, H.; DE SÁ, R. O. Molecular and morphological data reveal three new cryptic species of *Chiasmocleis* (Mehely, 1904) (Anura, Microhylidae) endemic to the Atlantic Forest, Brazil. **PeerJ**, v. 5, e3005, 2017.
- FROST, D. R. 2018. **Amphibian species of the world: an online reference**. Version 6.0 (20 April, 2018). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- FUSINATTO, L. A.; ALEXANDRINO, J.; HADDAD, C. F. B.; BRUNES, T. O.; ROCHA, C. F. D.; SEQUEIRA, F. Cryptic genetic diversity is paramount in small-bodied amphibians of the genus *Euparkerella* (Anura: Craugastoridae) endemic to the Brazilian Atlantic Forest. **PLoS ONE**, v. 8, n. 11, e79504, 2013.
- GARCIA, P. C. A.; BERNECK, B. V. M.; COSTA, C. O. R. A new species of *Paratelmatobius* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Atlantic Rain Forest of southeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 4, p. 217-224, 2009.
- GARCIA, P. C. A.; BERNECK, B. V. M.; DIAS, N. Y. N.; COSTA, C. O. R.; SILVEIRA, L. F.; YAMAMOTO, M. Anfíbios anuros da Serra do Itapeti. In: MIRANDA, V. F. O.; MORINI, M. S. C. (Org.) **A Serra do Itapeti: aspectos históricos, sociais e naturalísticos**. 1ed. Bauru: Canal 6, v. 1, 2012. p. 261-276.
- GARCIA, R. J. F.; PIRANI, J. R. Análise florística, ecológica e fitogeográfica do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar (São Paulo, SP), com ênfase nos campos junto à crista da Serra do Mar. **Hoehnea**, v. 32, n. 1, 1-48, 2005.
- GAREY, M. V.; HARTMANN, M. T. Anurans of Reserva Natural Salto Morato, municipality of Guaraqueçaba, State of Paraná, southern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 4, p. 137-145, 2012.
- GAREY, M. V.; PROVETE, D. B.; MARTINS, I. A.; HADDAD, C. F. B.; ROSSA-FERES, D. C. Anurans from the Serra da Bocaina National Park and surrounding buffer area, southeastern Brazil. **Check List**, v. 10, n. 2, p. 308-316, 2014.
- GEHARA, M.; CANEDO, C.; HADDAD, C. F. B.; VENCES, M. From widespread to microendemic: molecular and acoustic analyses show that *Ischnocnema guentheri* (Amphibia: Brachycephalidae) is endemic to Rio de Janeiro, Brazil. **Conservation Genetics**, v. 14, p. 973-982, 2013.
- GEHARA, M.; BARTH, A.; OLIVEIRA, E. F.; COSTA, M. A.; HADDAD, C. F. B.; VENCES, M. Model-based analyses reveal insular population diversification and cryptic frog species in the *Ischnocnema parva* complex in the Atlantic forest of Brazil. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 112, p. 68-78, 2017.
- GODINHO, M. B. C.; DA SILVA, F. R. The influence of riverine barriers, climate, and topography on the biogeographic regionalization of Amazonian anurans. **Scientific Reports**, v. 8, p. 1-11, 2018.
- GONTIJO-PASCUTTI, A. H. F.; HASUI, Y.; SANTOS, M.; SOARES JÚNIOR, A. V.; SOUZA, I. A. As Serras do Mar e da Mantiqueira. In: HASUI, Y.; CARNEIRO, C. D. R.; ALMEIDA, F. F. M.; BARTORELLI, A. (Org.) **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca, 2012. p. 549-571.
- HADDAD, C. F. B. Biodiversidade de anfíbios do Estado de São Paulo. In: JOLY, C. A.; BICUDO, C. E. M. (orgs.) **Biodiversidade do Estado de São Paulo: Síntese do conhecimento ao final do século XX**. 6: Vertebrados. FAPESP, São Paulo, 1998. p 15-26.
- HADDAD, C. F. B.; TOLEDO, L. F.; PRADO, C. P. A.; LOEBMANN, D.; GASPARINI, J. L.; SAZIMA, I. **Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia**. 1. ed. São Paulo: Anolis Books, 2013. 543 p.

- HEYER, W. R. Variation and systematics of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). **Arquivos de Zoologia**, v. 30, n. 4, p. 235-339, 1983.
- HEYER, W. R. On Frog Distribution Patterns East of the Andes. In: VANZOLINI, P. E.; HEYER, W. R. (eds). **Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns, Rio de Janeiro**. Academia Brasileira de Ciências, 1988. p. 245-273.
- HEYER, W. R.; MAXSON, L. R. Relationships, zoogeography and speciation mechanisms of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). **Arquivos de Zoologia**, v. 30, n. 5, p. 341-373, 1983.
- HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L. M.; NELSON, C. E. Frogs of Boracéia. **Arquivos de Zoologia**, v. 31, p. 4, p. 231-410, 1990.
- HOLT, B. G.; LESSARD, J. P.; BORREGAARD, M. K.; FRITZ, S. A.; ARAÚJO, M. B.; DIMITROV, D.; FABRE, P. H.; GRAHAM, C. H.; GRAVES, G. R.; JØNSSON, K. A.; NOGUÉS-BRAVO, D.; WANG, Z.; WHITTAKER, R. J.; FJELDSÅ, J.; RAHBEK, C. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. **Science**, v. 339, p. 74-78, 2013.
- HOORN, C.; PERRIGO, A.; ANTONELLI, A. Mountains, climate and biodiversity: an introduction. In: HOORN, C.; PERRIGO, A.; ANTONELLI, A. (eds.). **Mountains, climate and biodiversity**. Wiley-Blackwell Press, First Edition, 2018. p. 1-13.
- IBGE. 2006. **Mapa de unidades de relevo do Brasil**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, IBGE. Disponível em: ftp://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/geomorfologia/mapas/brasil/relevo_2006.pdf
- IUCN. 2017. **The IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2017-3. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 06 January 2018.
- LEITE, F. S. F.; JUNCÁ, F. A.; ETEROVICK, P. C. Status do conhecimento, endemismo e conservação dos anfíbios anuros da Serra do Espinhaço, Brasil. **Megadiversidade**, v. 4, p. 182-200, 2008.
- LOURENÇO, L. B.; BACCI-JÚNIOR, M.; MARTINS, V. G.; RECCO-PIMENTEL, S. M.; HADDAD, C. F. B. 2007. Molecular phylogeny and karyotype differentiation in *Paratelmatobius* and *Scythrophrys* (Anura, Leptodactylidae). **Genetica**, v. 132, p. 1-12, 2008.
- LUIZ, A. M.; LEÃO-PIRES, T. A.; SAWAYA, R. J. Geomorphology drives amphibian beta diversity in Atlantic Forest lowlands of Southeastern Brazil. **PLoS ONE**, v. 11, n. 5, e0153977, 2016.
- LUTZ, B. Anfíbios novos e raros das serras costeiras do Brasil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, Rio de Janeiro, v. 56, n. 2, p. 373-399, 1958.
- LUTZ, B. **Brazilian species of *Hyla***. Austin, Texas: University of Texas Press, 1973.
- LYNCH, J. D. 1979. The amphibians of the lowland tropical forests. In: DUELLMAN, W. E. (ed.) **The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal**. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas, v. 7, 1979. p 189-215.
- MAIA-CARNEIRO, T.; DORIGO, T. A.; ALMEIDA-GOMES, M.; VAN SLUYS, M.; ROCHA, C. F. D. 2012. New altitudinal records of the endemic species *Cycloramphus brasiliensis* (Anura, Cycloramphidae) from the Atlantic Rainforest in the state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 72 (1): 225–226.
- MALAGOLI, L. R. **Diversidade e distribuição dos anfíbios anuros do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar, SP**. 2013. 223 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências de Rio Claro, Rio Claro, 2013.

- MALAGOLI, L. R.; DE SÁ, F. P.; CANEDO, C.; HADDAD, C. F. B. A new species of *Hylodes* (Anura, Hylodidae) from Serra do Mar, southeastern Brazil: The fourth with nuptial thumb tubercles. **Herpetologica**, v. 73, p. 136-147, 2017.
- MARTIN L.; SUGUIO K.; FLEXOR J. M. Relative sea-level reconstruction during the last 7000 years along the States of Paraná and Santa Catarina coastal plains: additional information derived from shell-middens. **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**, v. 4, p. 219-236, 1986.
- MARTINS, A.; PONTES, R.; MATTEDI, C.; FRATANI, J.; MURTA-FONSECA, R. A.; RAMOS, L.; BRANDÃO, A. L. R. Anuran community of a coastal Atlantic Forest fragment in the state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Salamandra**, v. 50, n. 1, p. 27-39, 2014.
- MATOS, L. D. **Revisão taxonômica das espécies de *Cycloramphus* do grupo *eleutherodactylus* (Anura, Cycloramphidae)**. 2011. 121 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011.
- MERCKX, V. S. F. Y.; HENDRIKS, K. P.; BEENTJES, K. K.; MENNES, C. B.; BECKING, L. E., et al. Evolution of endemism on a young tropical mountain. **Nature**, v. 524, p. 347-350, 2015.
- MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (MMA). 2014. Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção, Anexos I e II. Diário Oficial da União, 245: 121–126.
- MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 786-792, 2000.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.
- OLIVEIRA, J. C. F.; COCO, L.; DEUS, F. F.; PAGOTTO, R.; SILVA, E. S.; ROCHA, C. F. D.; VRCIBRADIC, D. Geographic distribution. *Phasmahyla guttata*. **Herpetological Review**, v. 40, p. 446-446, 2009.
- PIMENTA, B. V. S.; CRUZ, C. A. G.; CARAMASCHI, U. Taxonomic Review of the species complex of *Crossodactylus dispar* A. Lutz, 1925 (Anura, Hylodidae). **Arquivos de Zoologia**, v. 45, p. 1-33, 2014.
- POMBAL, J. P., JR.; HADDAD, C. F. B. Frogs of the genus *Paratelmatobius* (Anura: Leptodactylidae) with descriptions of two new species. **Copeia**, p. 1014-1026, 1999.
- POMBAL, J. P., JR.; SIQUEIRA, C. C.; DORIGO, T. A.; VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C. F. D. A third species of the rare frog genus *Holoaden* (Terrarana, Strabomantidae) from a montane rainforest area of southeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 1938, p. 61-68, 2008.
- RICCOMINI, C.; SANT'ANNA, L. G.; FERRARI, A. L. 2004. Evolução geológica do rift continental do Sudeste do Brasil. In: MANTESSO-NETO V.; BARTORELLI A.; CARNEIRO C. D. R.; BRITO-NEVES, B. B. (orgs). **Geologia do Continente Sul-Americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida**. São Paulo: Ed. Beca, 2004. p. 383-405.
- ROBINSON, N.; REGETZ, J.; GURALNICK, R. P. EarthEnv-DEM90: A nearly-global, void-free, multi-scale smoothed, 90m digital elevation model from fused ASTER and SRTM data. **ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing**, v. 87, p. 57-67, 2014. Available at <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0924271613002360>.
- ROSA-FERES, D. C.; GAREY, M. V.; CARAMASCHI, U.; NAPOLI, M. F.; NOMURA, F.; BISPO, A. A.; BRASILEIRO, C. A.; THOMÉ, M. T. C.; SAWAYA, R. J.; CONTE, C. E.; CRUZ, C. A. G.; NASCIMENTO, L. B.; GASPARINI, J. L.; ALMEIDA, A. P.; HADDAD, C. F. B. Anfíbios da Mata Atlântica: lista de espécies, histórico dos estudos, biologia e conservação. In: MONTEIRO-FILHO, E. L. A.; CONTE, C. E. (orgs.) **Revisões em zoologia: Mata Atlântica**. 1. ed. – Curitiba: Ed. UFPR, 2017. p. 237-314.

- ROSAUER, D.; LAFFAN, S. W.; CRISP, M. D.; DONNELLAN, S. C.; COOK, L. G. Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. **Molecular Ecology**, v. 18, p. 4061-4072, 2009.
- SALLES, R. O. L.; WEBER, L. N.; SILVA-SOARES, T. Amphibia, Anura, Parque Natural Municipal da Taquara, municipality of Duque de Caxias, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Check List**, v. 5, n. 4, 840-854, 2009.
- SANTOS, A. R. **A grande barreira da Serra do Mar: da trilha dos Tupiniquins à Rodovia dos Imigrantes**. São Paulo, SP: O Nome da Rosa, 2004.
- SILVA, H. R.; OUVERNAY, D. A new species of stream-dwelling frog of the genus *Cycloramphus* (Anura, Cycloramphidae) from the state of Rio de Janeiro, Brazil. **Zootaxa**, v. 3407, 49-60, 2012.
- SILVA-SOARES, T.; MALAGOLI, L. R.; CRUZ, C. A. G.; CARAMASCHI, U. On the taxonomy and natural history of the secretive *Ischnocnema lactea* (Miranda-Ribeiro, 1923) (Anura: Brachycephaloidea: Brachycephalidae). **Zootaxa**, v. 444, n. 2, p. 137-153, 2018.
- SUGUIO, K.; MARTIN L. **Quaternary marine formations of the state of São Paulo and Southern Rio de Janeiro**. São Paulo: International Symposium on Coastal Evolution in the Quaternary Special Publication 1, 1978.
- SZUMIK, C.; AAGESEN, L.; CASAGRANDA, D.; ARZAMENDIA, V.; GIACOMO, D.; GIRAUDO, A.; GOLOBOFF, P.; GRAMAJO, C.; KOPUCHIAN, C.; KRETZSCHMAR, S.; LIZARRALDE, M.; MOLINA, A. Detecting areas of endemism with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds, and insects from Argentina. **Cladistics**, v. 28, 317-329, 2012.
- THOMÉ, M. T. C.; ZAMUDIO, K.; HADDAD, C. F. B.; ALEXANDRINO, J. Barriers, rather than refugia, underlie the origin of diversity in toads endemic to the Brazilian Atlantic Forest. **Molecular Ecology**, v. 23, p. 6152-6164, 2014.
- TREVINE, V.; FORLANI, M. C.; HADDAD, C. F. B.; ZAHER, H. Herpetofauna of Paranapiacaba: Expanding our knowledge on a historical region in the Atlantic forest of southeastern Brazil. **Zoologia**, 31:126-146, 2014.
- VALDUJO, P. H.; SILVANO, D. L.; COLLI, G.; MARTINS, M. Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a Neotropical hotspot. **South American Journal of Herpetology**, v. 7, 63-78, 2012.
- VRCIBRADIC, D.; ALMEIDA-GOMES, M.; KIEFER, M. C.; VAN SLUYS, M.; ROCHA, C. F. D. New record and geographic distribution of *Hylodes phyllodes* Heyer and Cocroft, 1986 (Anura: Hylodidae). **Herpetology Notes**, v. 6, p. 387-389, 2013.
- WALKER, M.; LYRA, M. L.; HADDAD, C. F. B. Phylogenetic relationships and cryptic species diversity in the Brazilian egg-brooding tree frog, genus *Fritziana* Mello-Leitão 1937 (Anura: Hemiphractidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 123, p. 59-72, 2018.
- WEBER, L. N.; VERDADE, V. K.; SALLES, R. O. L.; FOUQUET, A.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. A new species of *Cycloramphus* Tschudi (Anura: Cycloramphidae) from the Parque Nacional da Serra dos Órgãos, southeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 2737, p. 19-33, 2011.
- WELLS, K. D. **The ecology and behavior of amphibians**. The University of Chicago Press, Chicago, 2007.
- WHITTAKER, R. J.; ARAÚJO, M. B.; JEPSON, P.; LADLE, R. J.; WATSON, J. E. M.; WILLIS, K.J. Conservation biogeography: assessment and prospect. **Diversity and Distributions**, v. 11, p. 3-23, 2005.

- WHITTAKER, R. J.; LADLE, R. J. 2011. The roots of conservation biogeography. In: LADLE, R. J.; WHITTAKER, R. J. (eds) **Conservation biogeography**. Blackwell Publishing Ltd, 2012. p. 3-12.
- ZALÁN, P. V. 2012. Origem e evolução das bacias do Sudeste. In: HASUI, Y. CARNEIRO, C. D. R.; ALMEIDA, F. F. M.; BARTORELLI, A. (org.) **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca. 2012. p. 544–548.
- ZALÁN, P. V.; OLIVEIRA J. A. B. Origem e evolução estrutural do sistema de riftes cenozóicos do Sudeste do Brasil. **Boletim das Geociências - Petrobras**, v. 13, n. 2, 269-300, 2005.
- ZIMMERMAN, B. L. Standard techniques for inventory and monitoring: Audio Strip Transects. In: HEYER, W. R.; DONNELLY, M. A.; MCDIARMID, R. W.; HAYEK, L. C.; FOSTER, M. S. (eds.). **Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians**. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1994. p. 92-97.

Table

Table 1. Number of amphibian anuran species and their geographic distribution patterns in Serra do Mar, South and Southeast Brazil.

Distribution pattern	Number of species
Endemic	
South of Serra do Mar	6
Center of Serra do Mar	38
North of Serra do Mar	15
South and Center of Serra do Mar	11
Center and North of Serra do Mar	10
Narrow Endemic of Serra do Mar	89
Widespread only in Serra do Mar	2
Non-endemic	
Typical	32
Widespread	153
Total	356

Figures

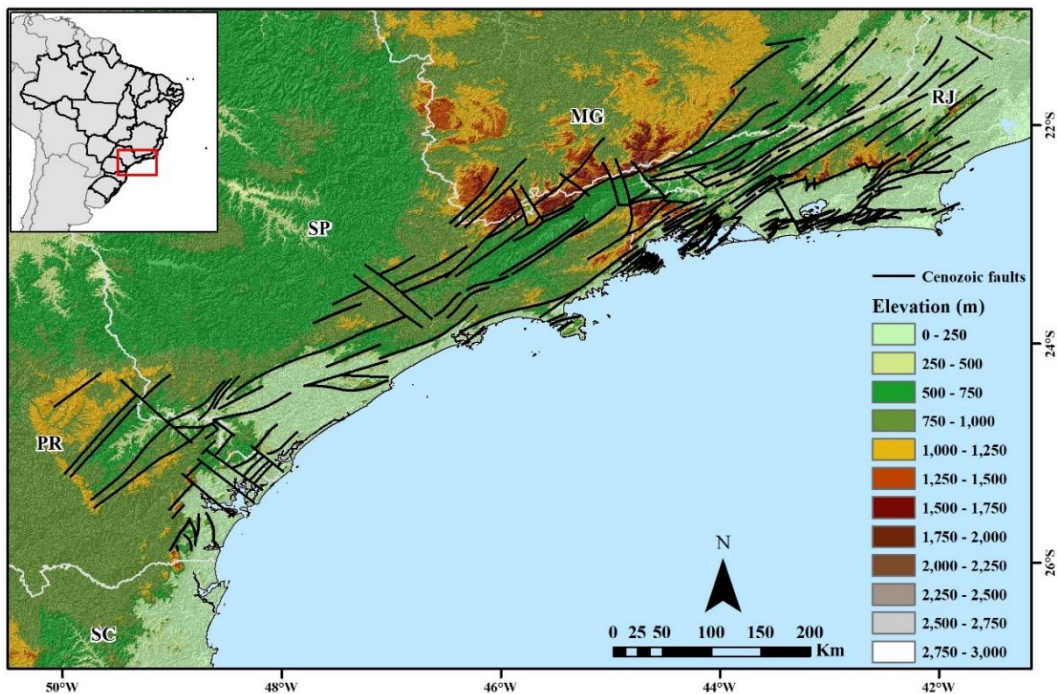


Figure 1. The Cenozoic Rifts System of South and Southeast Brazil. SC = state of Santa Catarina, PR = state of Paraná, SP = state of São Paulo, RJ = state of Rio de Janeiro, and MG = state of Minas Gerais. Adapted from Zalán and Oliveira (2005).

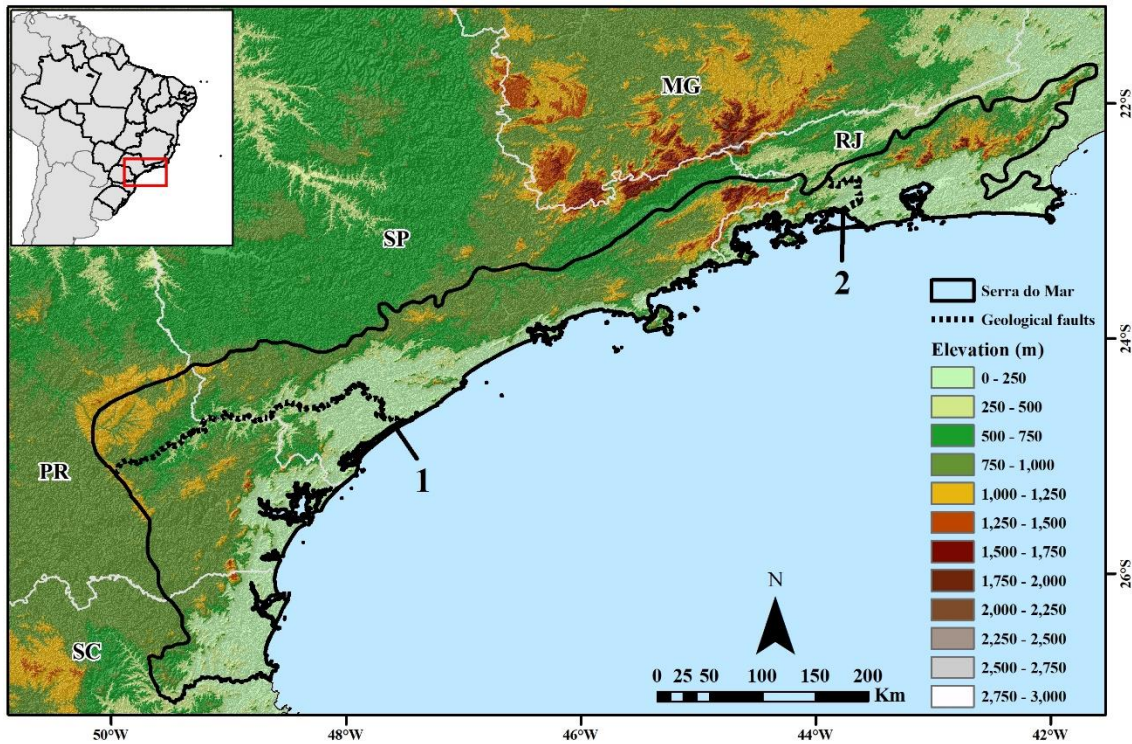


Figure 2. Delimitation of Serra do Mar (SM), South and Southeast Brazil. Number 1 indicates the approximate position of the continental rifts of Alto Ribeira, Sete Barras, and Ribeira de Iguape, congruent with Ribeira de Iguape river. Number 2 indicates the approximate position of the continental rift of Volta Redonda, congruent with Guandu river. The southern portion of SM is located below the number 1. The central portion of SM lies between the numbers 1 and 2. The northern portion of SM is located above the number 2. SC = state of Santa Catarina, PR = state of Paraná, SP = state of São Paulo, RJ = state of Rio de Janeiro, and MG = state of Minas Gerais.

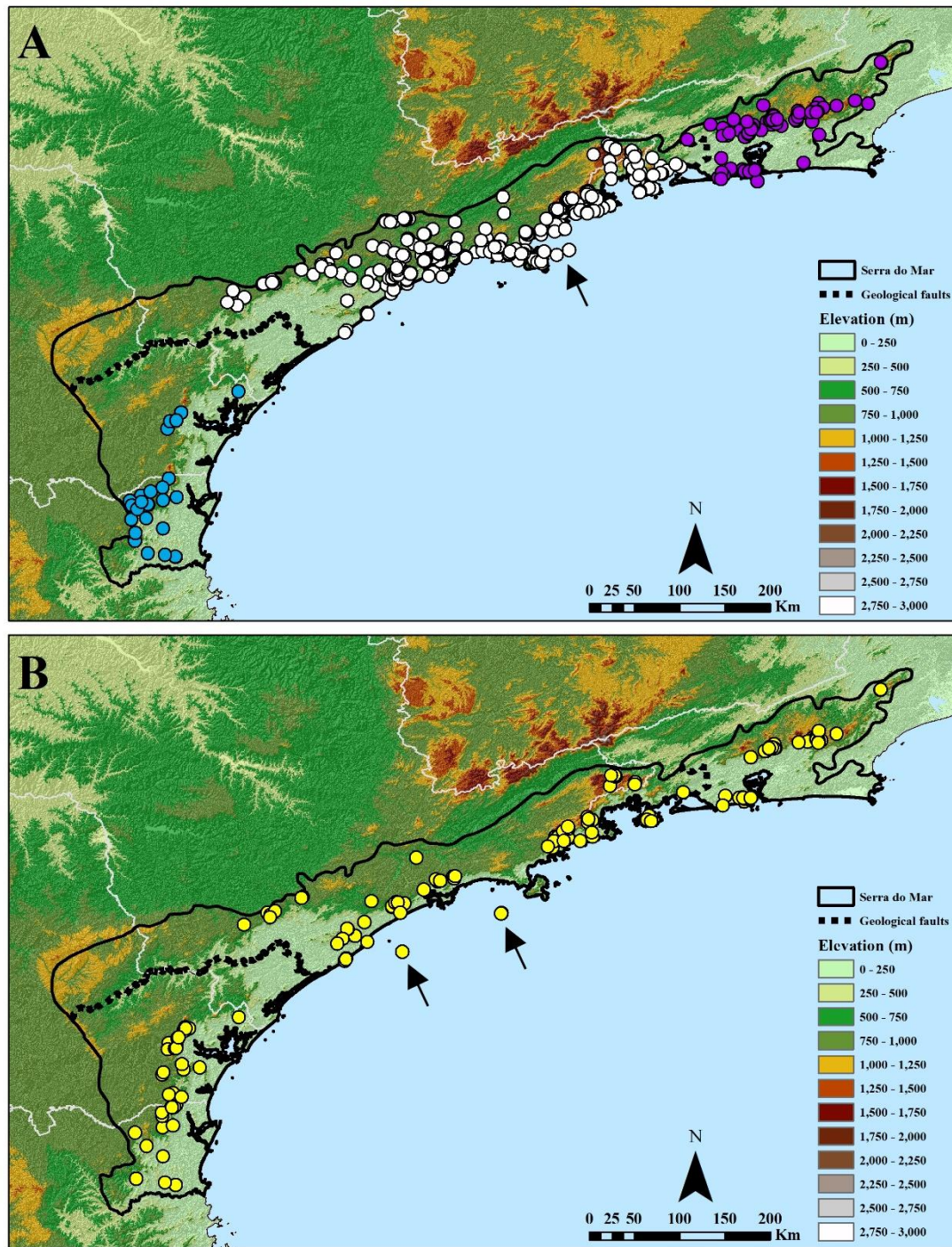


Figure 3. Geographic distribution patterns of endemic species of Serra do Mar (SM). (A) Distribution patterns of endemic species of south, center, and north portions of SM. Points in blue represent endemic species of the southern portion, points in white represent endemic species of the center portion, and points in purple represent endemic species of the northern portion. The black arrow indicates species that are also distributed on islands. (B) Distribution pattern of narrow endemic species of SM, represented by yellow points. The black arrows indicate endemic species of islands.

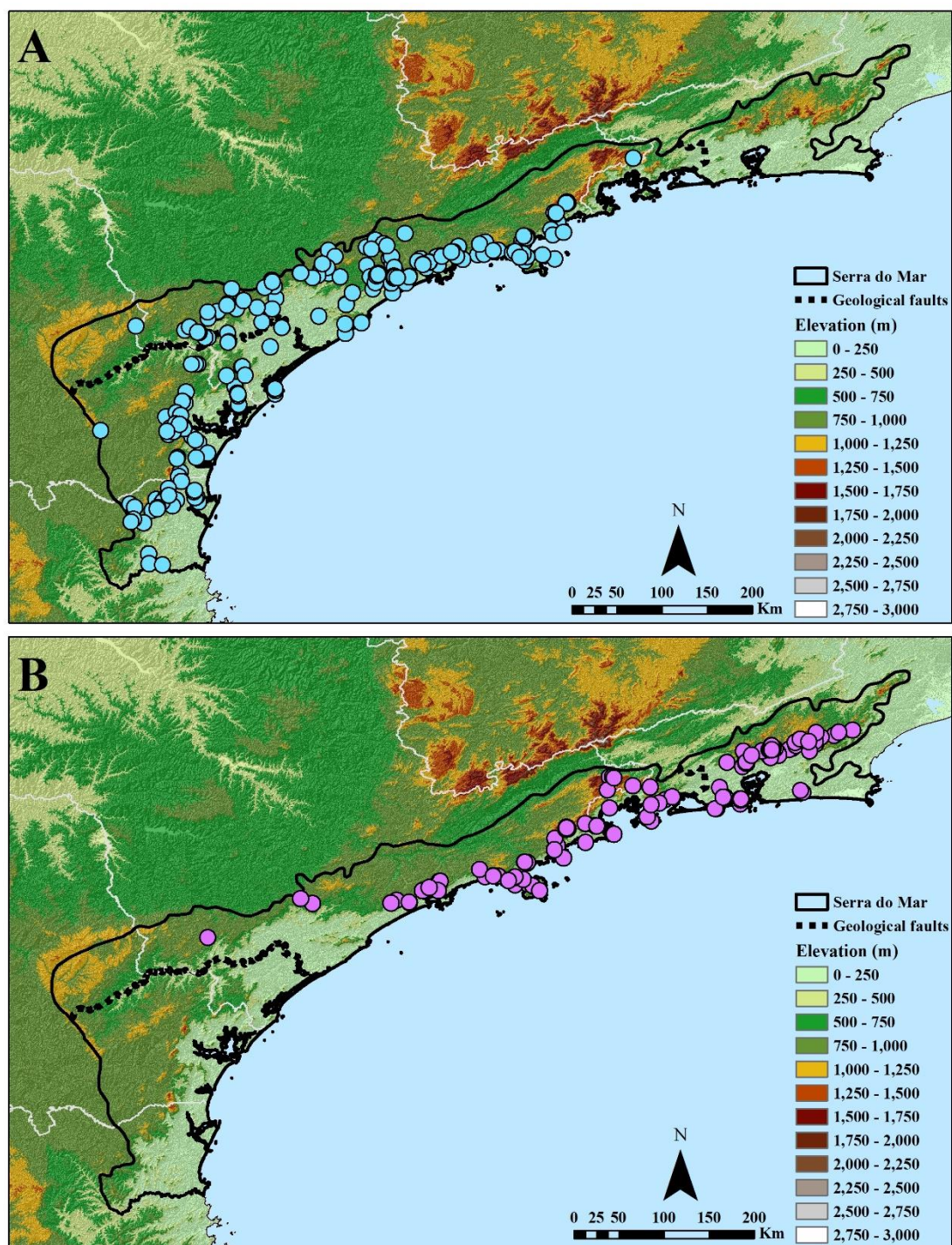


Figure 4. Geographic distribution patterns of endemic species of Serra do Mar (SM). (A) Distribution pattern of species endemic to the south and center portions of SM, represented by blue points. (B) Distribution pattern of species endemic to the center and north portions of SM, represented by the pink points.

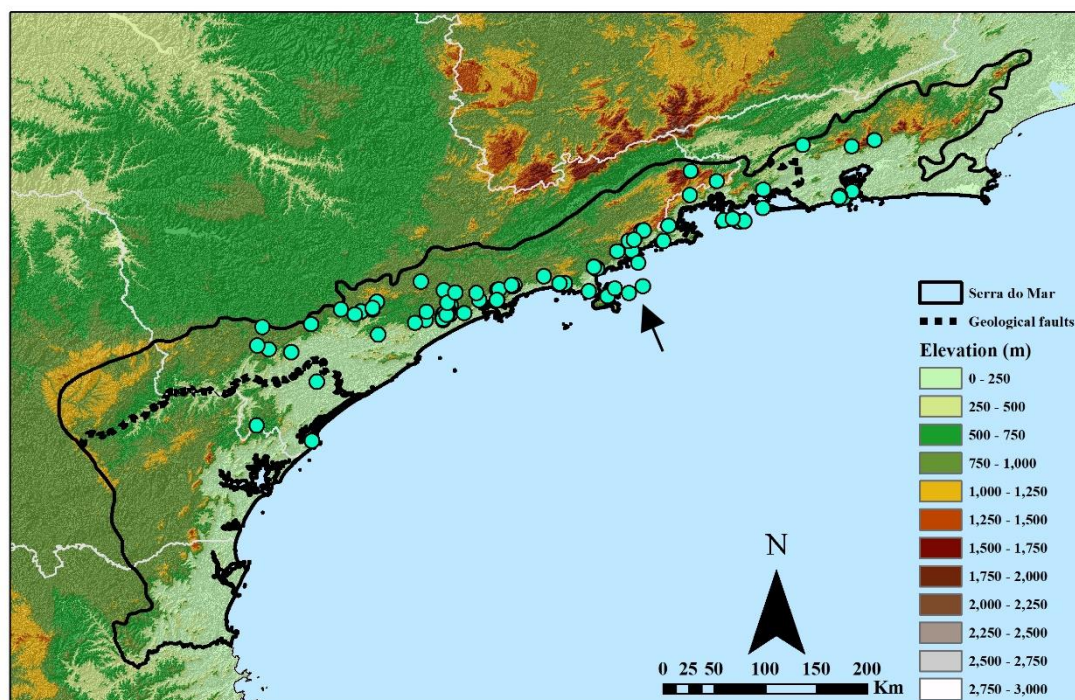


Figure 5. Geographic distribution patterns of endemic species widespread only in Serra do Mar. The black arrow indicates species that are also distributed on islands.

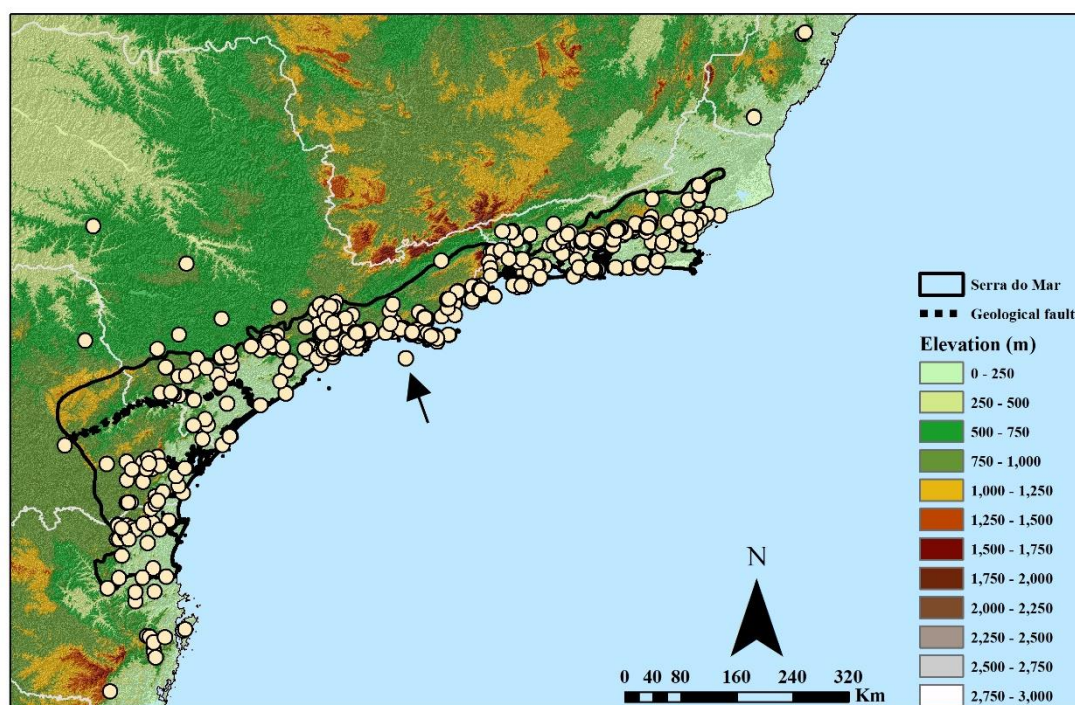


Figure 6. Geographic distribution patterns of typical species of Serra do Mar (SM). The black arrow indicates species that are also distributed on islands. The distribution of the typical species extrapolates beyond SM in some localities, as demonstrated by the points located outside the limits of SM.

Table S1

Table S1. List of species occurring in Serra do Mar, including endemic species and those with wide distributions. * = Species followed by an asterisk is exotic. States of occurrence: AL = Alagoas, BA = Bahia, CE = Ceará, ES = Espírito Santo, GO = Goiás, MA = Maranhão, MS = Mato Grosso do Sul, MT = Mato Grosso, MG = Minas Gerais, PB = Paraíba, PR = Paraná, PE = Pernambuco, PI - Piauí, RJ = Rio de Janeiro, RN = Rio Grande do Norte, RS = Rio Grande do Sul, SC = Santa Catarina, SP = São Paulo, SE = Sergipe, TO = Tocantins; Brazilian territory = Species occurring throughout the Brazilian territory, or at least 50% of the states; ** = Species followed by two asterisks occurring in several countries outside Brazil. Distribution pattern in Serra do Mar. Endemic: SSM = South of Serra do Mar; CSM = Center of Serra do Mar; NSM = North of Serra do Mar; NESM = Narrow Endemic of Serra do Mar; WSM = Widespread only in Serra do Mar. Non-endemic: T = Typical of Serra do Mar - Strongly associated with the Serra do Mar (with most of the records along the Serra do Mar), but with some records occurring marginally; W = Widespread in and out of Serra do Mar. Habitat: F = Forest; OA = Opens areas; OA, F = Species that may occupy both open and forested areas or the boundary between these two environments. Elevational range: minimum occurrence–maximum occurrence, in meters; ~ = approximate elevation; ? = unknown elevation. Conservation Status: Conservation status based on IUCN (2017) and MMA (2014); DD = Data Deficient, LC = Least Concern, NT = Near Threatened, VU = Vulnerable, EN = Endangered, CR = Critically Endangered, EX = Extinct, NE = Not Evaluated, PEX = Possibly extinct. Source: MD = Museum Data, FD = Fieldwork Data, RD = Reference Data, EA = Expertise Assessment.

TAXON	States of occurrence	Distribution pattern in Serra do Mar	Endemic of Atlantic Forest	Habitat	Elevational range (m)	Conservation Status (IUCN/MMA)	Source
Aromobatidae							
<i>Allobates olfersioides</i> (Lutz, 1925)	RJ, ES, AL	W	yes	F	0–1000	VU/VU	MD, RD
Brachycephalidae							
<i>Brachycephalus albolineatus</i> Bornschein, Ribeiro, Blackburn, Stanley, and Pie, 2016	SC	NESM	yes	F	835	NE	MD, RD
<i>Brachycephalus auroguttatus</i> Ribeiro, Firkowski, Bornschein, and Pie, 2015	SC	NESM	yes	F	1070–1100	NE	RD
<i>Brachycephalus boticario</i> Pie, Bornschein, Firkowski, Belmonte-Lopes, and Ribeiro, 2015	SC	NESM	yes	F	755–975	NE	RD
<i>Brachycephalus brunneus</i> Ribeiro, Alves, Haddad, and Reis, 2005	PR	NESM	yes	F	535–1630	DD	MD, RD
<i>Brachycephalus bufonoides</i> Miranda-Ribeiro, 1920	RJ	NESM	yes	F	1040	NE	MD, RD

<i>Brachycephalus coloratus</i> Ribeiro, Blackburn, Stanley, Pie, and Borschein, 2017	PR	NESM	yes	F	1144–1228	NE	RD
<i>Brachycephalus crispus</i> Condez, Clemente-Carvalho, Haddad, and Reis, 2014	SP	NESM	yes	F	850–1000	NE	MD, FD
<i>Brachycephalus curupira</i> Ribeiro, Blackburn, Stanley, Pie, and Borschein, 2017	PR	NESM	yes	F	1095–1160	NE	RD
<i>Brachycephalus didactylus</i> (Izecksohn, 1971)	SP, RJ, ES	T	yes	F	30–1200	LC	MD, RD
<i>Brachycephalus ephippium</i> (Spix, 1824)	SP, RJ, MG	W	yes	F	200–1200	LC	MD, FD, RD
<i>Brachycephalus ferruginus</i> Alves, Ribeiro, Haddad, and Reis, 2006	PR	NESM	yes	F	1200	DD	MD, RD
<i>Brachycephalus fuscolineatus</i> Pie, Borschein, Firkowski, Belmonte-Lopes, and Ribeiro, 2015	SC	NESM	yes	F	640–790	NE	RD
<i>Brachycephalus garbeanus</i> Miranda-Ribeiro, 1920	RJ	NESM	yes	F	850–1900	NE	MD, RD
<i>Brachycephalus guarani</i> Clemente-Carvalho, Giarretta, Condez, Haddad, and Reis, 2012	SP	NESM	yes	F	500–920	NE	MD, RD
<i>Brachycephalus hermogenesi</i> Giarretta and Sawaya, 1998	SP	CSM	yes	F	20–1000	LC	MD, FD, RD
<i>Brachycephalus izecksohni</i> Ribeiro, Alves, Haddad, and Reis, 2005	PR	NESM	yes	F	1300	DD	MD, RD
<i>Brachycephalus leopardus</i> Ribeiro, Firkowski, and Pie, 2015	PR	NESM	yes	F	1640	NE	RD
<i>Brachycephalus margaritatus</i> Pombal and Izecksohni, 2011	RJ	NSM	yes	F	640–1020	NE	MD, RD
<i>Brachycephalus mariaeterezae</i> Borschein, Morato, Firkowski, Ribeiro and Pie, 2015	SC	NESM	yes	F	1270	NE	RD
<i>Brachycephalus nodoterga</i> Miranda-Ribeiro, 1920	SP	CSM	yes	F	700–1000	DD	MD, FD, RD
<i>Brachycephalus olivaceus</i> Borschein, Morato, Firkowski, Ribeiro and Pie, 2015	SC	NESM	yes	F	690–985	NE	RD
<i>Brachycephalus pernix</i> Pombal, Wistuba, and Borschein, 1998	PR	NESM	yes	F	1400	DD/CR	MD, RD
<i>Brachycephalus pitanga</i> Alves, Sawaya, Reis, and Haddad, 2009	SP	NESM	yes	F	900–1140	NE	MD, RD
<i>Brachycephalus pombali</i> Alves, Ribeiro, Haddad, and Reis, 2006	PR	NESM	yes	F	845–1300	DD	MD, RD
<i>Brachycephalus quiririensis</i> Pie and Ribeiro, 2015	SC	NESM	yes	F	1263	NE	RD
<i>Brachycephalus sulfuratus</i> Condez, Monteiro, Comitti, Garcia, Amaral, and Haddad, 2016	SC, PR, SP	SSM, CSM	yes	F	0–1000	NE	MD, RD
<i>Brachycephalus toby</i> Haddad, Alves, Clemente-Carvalho, and Reis, 2010	SP	NESM	yes	F	750	NE	MD, RD
<i>Brachycephalus tridactylus</i> Garey, Lima, Hartmann, and Haddad, 2012	PR	NESM	yes	F	805–910	NE	MD, RD
<i>Brachycephalus verrucosus</i> Ribeiro, Firkowski, Borschein, and Pie, 2015	SC	NESM	yes	F	455–945	NE	RD

<i>Brachycephalus vertebralis</i> Pombal, 2011	SP, RJ	NESM	yes	F	700–900	DD	MD, RD
<i>Brachycephalus</i> aff. <i>ephippium</i> 1 (São Vicente/Paranapiacaba/São Paulo)	SP	CSM	yes	F	800–1000	NE	MD, FD, EA
<i>Brachycephalus</i> aff. <i>ephippium</i> 2 (Bocaina/Banana/Cunha)	SP	CSM	yes	F	800–1200	NE	MD, FD, EA
<i>Brachycephalus</i> sp. (Desengano)	RJ	NESM	yes	F	1170	NE	MD, EA
<i>Brachycephalus</i> aff. <i>didactylus</i> (Desengano)	RJ	NESM	yes	F	1170	NE	MD, EA
<i>Brachycephalus</i> aff. <i>didactylus</i> (Theodoro de Oliveira)	RJ	NESM	yes	F	1170	NE	MD, EA
<i>Ischnocnema bolbodactyla</i> (Lutz, 1925)	SP, RJ	CSM	yes	F	30–1175	DD	MD, FD
<i>Ischnocnema erythromera</i> (Heyer, 1984)	RJ	NSM	yes	F	800–1100	DD	MD
<i>Ischnocnema gehrti</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)	SP	NESM	yes	F	~800	DD	MD, FD
<i>Ischnocnema gualteri</i> (Lutz, 1974)	RJ	NESM	yes	F	850–1200	LC	MD
<i>Ischnocnema guentheri</i> (Steindachner, 1864)	RJ	NESM	yes	F	50–800	LC	MD, FD
<i>Ischnocnema henselii</i> (Peters, 1870)	RS, SC, PR, SP	W	yes	F	15–1000	LC	MD, FD
<i>Ischnocnema hoehnei</i> (Lutz, 1958)	SP	CSM	yes	F	800–900	LC	MD, FD, RD
<i>Ischnocnema holti</i> (Cochran, 1948)	RJ, MG	W	yes	OA, F	1200–2400	LC	MD, FD
<i>Ischnocnema juipoca</i> (Sazima and Cardoso, 1978)	SP, RJ, MG, GO	W	yes	OA, F	700–1600	LC	MD, FD, RD
<i>Ischnocnema lactea</i> (Miranda-Ribeiro, 1923)	SP	CSM	yes	F	700–1120	LC	MD, FD
<i>Ischnocnema melanopygia</i> Targino, Costa, and Carvalho-e-Silva, 2009	RJ	W	yes	F	1590–2177	LC	MD, RD
<i>Ischnocnema nanahallux</i> Brusquetti, Thome, Canedo, Condez, and Haddad, 2013	RJ	NESM	yes	F	1200	NE	MD, RD
<i>Ischnocnema nasuta</i> (Lutz, 1925)	SP, RJ, MG, ES	W	yes	F	850–2300	LC	MD, RD
<i>Ischnocnema nigriventris</i> (Lutz, 1925)	SP	CSM	yes	F	750–900	LC	MD, FD, RD
<i>Ischnocnema octavioi</i> (Bokermann, 1965)	SP, RJ, ES	T	yes	F	20–1200	LC	MD, RD
<i>Ischnocnema paranaensis</i> (Langone and Segalla, 1996)	PR	NESM	yes	F	1615	DD	RD
<i>Ischnocnema parva</i> (Girard, 1853)	RJ	NESM	yes	F	0–1000	LC	MD, FD, RD
<i>Ischnocnema pusilla</i> (Bokermann, 1967)	SP	NESM	yes	F	1600	DD	MD, RD
<i>Ischnocnema randorum</i> (Heyer, 1985)	SP	CSM	yes	F	850	DD	MD, RD
<i>Ischnocnema sambaqui</i> (Castanho and Haddad, 2000)	PR, SP	SSM, CSM	yes	F	40–1000	DD	MD, RD
<i>Ischnocnema spanios</i> (Heyer, 1985)	SP	CSM	yes	F	700–1000	DD	MD, RD
<i>Ischnocnema venancioi</i> (Lutz, 1958)	RJ	NSM	yes	F	900–1200	LC	MD, RD
<i>Ischnocnema</i> gr. <i>guentheri</i>	SP, RJ	W	yes	F	30–2000	NE	MD, RD, EA
<i>Ischnocnema</i> gr. <i>parva</i>	SP, RJ, MG	W	yes	F	30–2000	NE	MD, RD, EA
<i>Ischnocnema</i> gr. <i>lactea</i> (Cunha)	SP	NESM	yes	F	1066	NE	FD, EA
<i>Ischnocnema</i> aff. <i>spanios</i>	SP	CSM	yes	F	750–850	NE	FD, MD, EA
<i>Ischnocnema</i> aff. <i>venancioi</i> (Guapiaçu)	RJ	NESM	yes	F	385	NE	MD, RD, EA
<i>Ischnocnema</i> aff. <i>holsti</i> (Campo de Fruticultura - Bocaina-Paraty)	SP, RJ	CSM	yes	F	1200–1500	NE	MD, EA

Bufonidae							
<i>Dendrophryniscus berthaltzuae</i> Izecksohn, 1994	SC, PR	W	yes	F	80–1090	LC	MD, RD
<i>Dendrophryniscus brevipollicatus</i> Jiménez de la Espada, 1870	SP, RJ	WSM	yes	F	50–1100	LC	MD, FD, RD
<i>Dendrophryniscus leucomystax</i> Izecksohn, 1968	SC, PR, SP, RJ	W	yes	F	0–100	LC	MD, RD
<i>Dendrophryniscus organensis</i> Carvalho-e-Silva, Mongin, Izecksohn, and Carvalho-e-Silva, 2010	RJ	NESM	yes	F	1050	NE	MD, RD
<i>Dendrophryniscus</i> aff. <i>brevipollicatus</i> (Juréia)	SP	NESM	yes	F	30	NE	MD, RD, EA
<i>Melanophryniscus alipioi</i> Langone, Segalla, Bornschein, and de Sá, 2008	PR, SP	SSM, CSM	yes	F	1491	DD	MD, RD
<i>Melanophryniscus biancae</i> Bornschein, Baldo, Pie, Firkowski. Ribeiro, and Corrêa, 2015	SC	NESM	yes	F	1310	NE	RD
<i>Melanophryniscus milanoi</i> Baldo, Bornschein, Pie, Firkowski, Ribeiro, and Belmonte-Lopes, 2015	SC	SSM	yes	F	680	NE	RD
<i>Melanophryniscus xanthostomus</i> Baldo, Bornschein, Pie, Ribeiro, Firkowski, and Morato, 2015	SC	SSM	yes	F	735–1270	NE	MD, RD
<i>Rhinella abei</i> (Baldiçsera, Caramaschi, and Haddad, 2004)	RS, SC, PR	W	yes	F	0–1045	LC	MD, RD
<i>Rhinella crucifer</i> (Wied-Neuwied, 1821)	RJ, ES, MG, BA, SE, AL, PE, PB	W	yes	F	0–1050	LC	MD, RD
<i>Rhinella henseli</i> (Lutz, 1934)	RS, SC, PR	W	yes	F	~850	LC	MD, RD
<i>Rhinella</i> gr. <i>granulosa</i>	PR	W	no	OA	?	NE	MD, RD
<i>Rhinella hoogmoedi</i> Caramaschi and Pombal, 2006	PR, SP, RJ, MG, ES, BA, AL, PE, CE	W	yes	F	0–200	LC	MD, FD, RD
<i>Rhinella icterica</i> (Spix, 1824)	RS, SC, PR, SP, RJ, MG	W	yes	F	0–1700	LC	MD, FD, RD
<i>Rhinella ornata</i> (Spix, 1824)	PR, SP, RJ, MG	W	yes	F	0–1200	LC	MD, FD, RD
<i>Rhinella pygmaea</i> (Myers and Carvalho, 1824)	RJ, ES	W	yes	OA	0–70	LC	MD
<i>Rhinella rubescens</i> (Lutz, 1925)	SP, RJ, MG, BA, GO, MS, MT	W	no	OA	430–1400	LC	RD
<i>Rhinella schneideri</i> (Werner, 1894)	RS, SC, PR, SP, MG, RJ, ES, BA, MS, MT, GO, TO	W	no	OA	90–1000	LC	MD
Craugastoridae							
<i>Euparkerella brasiliensis</i> (Parker, 1926)	RJ	CSM, NSM	yes	F	15–600	LC	MD, RD
<i>Euparkerella cochranæ</i> Izecksohn, 1988	RJ	T	yes	F	60–1020	NE	MD, RD
<i>Haddadus binotatus</i> (Spix, 1824)	SC, PR, SP, RJ	W	yes	F	0–1200	LC	FD, MD, RD
<i>Holoaden pholeter</i> Pombal, Siqueira, Dorigo, Vrcibradic, and Rocha, 2008	RJ	NESM	yes	F	1200–1400	NE	MD, RD
<i>Holoaden suarezi</i> Martins and Zaher, 2013	SP	CSM	yes	F	800–1700	NE	MD, RD
Centrolenidae							
<i>Vitreorana eurygnatha</i> (Lutz, 1925)	SC, PR, SP, RJ, MG, ES, BA	W	yes	F	40–2000	LC	FD, MD, RD
<i>Vitreorana uranoscopa</i> (Müller, 1924)	RS, SC, PR, SP, RJ, MG	W	yes	F	20–1200	LC	FD, MD, RD

<i>Vitreorana</i> aff. <i>eurygnatha</i>	SP	NESM	yes	F	20–850	NE	FD, MD
Ceratophryidae							
<i>Ceratophrys aurita</i> (Raddi, 1823)	RS, SC, PR, SP, RJ, ES, MG, BA	W	yes	F	20–1050	LC	FD, MD, RD
Cycloramphidae							
<i>Cycloramphus acangatan</i> Verdade and Rodrigues, 2003	SP	SSM, CSM	yes	F	750–950	LC	FD, MD
<i>Cycloramphus asper</i> Werner, 1899	SC	W	yes	F	300–850	DD	MD, RD
<i>Cycloramphus bolitoglossus</i> Werner, 1899	SC, PR	T	yes	F	670–1000	DD	MD, RD
<i>Cycloramphus boraceiensis</i> Heyer, 1983	SP, RJ	CSM	yes	F	30–900	LC	MD, RD
<i>Cycloramphus brasiliensis</i> (Steindachner, 1864)	RJ	NSM	yes	F	800–1200	NT	MD, RD
<i>Cycloramphus cedrensis</i> Heyer, 1983	SC	NESM	yes	F	300–500	DD	MD, RD
<i>Cycloramphus diringshofeni</i> Bokermann, 1957	SC	T	yes	F	850	DD/CR	MD, RD
<i>Cycloramphus dubius</i> Bokermann, 1957	SP	CSM	yes	F	20–800	LC	FD, MD, RD
<i>Cycloramphus duseni</i> (Andersson, 1914)	PR	NESM	yes	F	~600	DD	MD, RD
<i>Cycloramphus eleutherodactylus</i> (Miranda-Ribeiro, 1920)	SP, RJ, MG	W	yes	F	700–1200	DD	FD, MD, RD
<i>Cycloramphus faustoi</i> Brasileiro, Haddad, Sawaya, and Sazima, 2007	SP	NESM	yes	F	20–100	CR/CR	FD, MD, RD
<i>Cycloramphus fuliginosus</i> Tschudi, 1838	RJ, ES	W	yes	F	100–1000	LC	MD, RD
<i>Cycloramphus granulosus</i> Lutz, 1929	SP, RJ	W	yes	F	900–2000	LC	MD, RD
<i>Cycloramphus izecksohni</i> Heyer, 1983	SC, PR, SP	SSM, CSM	yes	F	70–880	DD	MD, RD
<i>Cycloramphus juimirim</i> Haddad and Sazima, 1989	SP	NESM	yes	F	20–150	DD	MD
<i>Cycloramphus lithomimeticus</i> Silva and Ouverney, 2012	RJ	NESM	yes	F	160	NE	MD, RD
<i>Cycloramphus lutzorum</i> Heyer, 1983	PR, SP	SSM, CSM	yes	F	100–880	DD	MD, RD
<i>Cycloramphus mirandaribeiroi</i> Heyer, 1983	PR	SSM	yes	F	250–550	DD	MD, RD
<i>Cycloramphus ohausi</i> (Wandolleck, 1907)	RJ	NESM	yes	F	1200–1500	DD/EN	MD, RD
<i>Cycloramphus organensis</i> Weber, Verdade, Salles, Fouquet, and Carvalho-e-Silva, 2011	RJ	NESM	yes	OA	2050–2150	DD	MD, RD
<i>Cycloramphus rhyakonastes</i> Heyer, 1983	PR	NESM	yes	F	50–150	LC	MD, RD
<i>Cycloramphus semipalmatus</i> (Miranda-Ribeiro, 1920)	SP	CSM	yes	F	300–800	NT	MD, RD
<i>Cycloramphus stejnegeri</i> (Noble, 1924)	SP, RJ	CSM, NSM	yes	F	1200	DD	MD, RD
<i>Cycloramphus</i> aff. <i>eleutherodactylus</i> (Tijuca)	RJ	NESM	yes	F	480–540	NE	MD, RD
<i>Cycloramphus</i> aff. <i>eleutherodactylus</i> (E.E. Bananal)	SP	NESM	yes	F	1200	NE	MD, RD
<i>Cycloramphus</i> aff. <i>eleutherodactylus</i> ("AM" Bocaina, Itatiaia, Órgãos etc)	SP, RJ	W	yes	F	1200	NE	MD, RD
<i>Thoropa lutzii</i> Cochran, 1938	RJ	NESM	yes	F	200–800	EN	MD, RD
<i>Thoropa miliaris</i> (Spix, 1824)	RJ, MG, ES, BA	W	yes	F	0–1900	LC	MD, RD
<i>Thoropa petropolitana</i> (Wandolleck, 1907)	RJ	NSM	yes	F	50–1200	VU/EN	MD, RD

<i>Thoropa taophora</i> (Miranda-Ribeiro, 1923)	SP, RJ	CSM	yes	F	0–800	NE	MD, RD
<i>Zachaeus parvulus</i> (Girard, 1853)	SP, RJ, ES	T	yes	F	30–1100	LC	MD, RD
<i>Zachaeus</i> sp. (Desengano)	RJ	NESM	yes	F	~1150	NE	MD, EA
Eleutherodactylidae							
<i>Eleutherodactylus johnstonei</i> Barbour, 1914 *	SP, **	W	no	OA	0–1300	LC	MD, RD
Hemiphractidae							
<i>Fritziana fissilis</i> (Miranda-Ribeiro, 1920)	RJ	NSM	yes	F	900–1200	LC	MD, RD
<i>Fritziana goeldii</i> (Boulenger, 1895)	SP, RJ	CSM, NSM	yes	F	30–1200	LC	MD, RD
<i>Fritziana izecksohni</i> Folly, Hepp and Carvalho-e-Silva, 2018	RJ	NESM	yes	F	1166–2146	NE	RD
<i>Fritziana ohausi</i> (Wandolleck, 1907)	SP, RJ	CSM, NSM	yes	F	20–1000	LC	FD, MD, RD
<i>Fritziana ulei</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)	SP, RJ	T	yes	F	40–1200	NE	MD, RD
<i>Fritziana</i> aff. <i>fissilis</i> 1	SP, MG, ES	W	yes	F	~1000	NE	MD, RD, EA
<i>Fritziana</i> aff. <i>fissilis</i> 3	RS, SC, PR, SP	W	yes	F	15–1000	NE	FD, MD, RD, EA
<i>Fritziana</i> aff. <i>fissilis</i> 4 (sapo de brinquedo SãoSebas/Bocaina/Cunha)	SP, RJ	W	yes	F	500–1300	NE	FD, MD, RD, EA
<i>Fritziana</i> aff. <i>fissilis</i> 5	RJ	NESM	yes	F	900	NE	RD, EA
<i>Gastrotheca albolineata</i> (Lutz and Lutz, 1939)	SP, RJ, ES	T	yes	F	600–1400	LC	MD, RD
<i>Gastrotheca ernestoi</i> Miranda-Ribeiro, 1920	SP, RJ, MG	W	yes	F	~1000	DD	MD, RD
<i>Gastrotheca fulvorufa</i> (Andersson, 1911)	SP, RJ	CSM, NSM	yes	F	900–1400	DD	MD, RD
<i>Gastrotheca microdiscus</i> (Andersson, 1910)	SC, PR, SP	T	yes	F	750–1100	LC	MD, RD
Hylidae							
<i>Aparasphenodon bokermanni</i> Pombal, 1993	SC, PR, SP	W	yes	F	10–150	DD	MD, RD
<i>Aparasphenodon bruno</i> i Miranda-Ribeiro, 1920	SP, RJ, ES, BA	W	yes	F	10–50	LC	MD, RD
<i>Aplastodiscus albofrenatus</i> (Lutz, 1924)	RJ	NSM	yes	F	100–800	LC	MD
<i>Aplastodiscus albosignatus</i> (Lutz and Lutz, 1938)	SP, RJ, MG	W	yes	F	370–1600	LC	MD, RD
<i>Aplastodiscus arildae</i> (Cruz and Peixoto, 1987)	SP, RJ, MG	W	yes	F	800–2000	LC	MD, RD
<i>Aplastodiscus ehrhardti</i> (Müller, 1924)	SC, PR, SP	W	yes	F	400–1000	LC	MD, RD
<i>Aplastodiscus eugenioi</i> (Carvalho-e-Silva and Carvalho-e-Silva, 2005)	SP, RJ	T	yes	F	30–600	LC	MD, RD
<i>Aplastodiscus flumineus</i> (Cruz and Peixoto, 1985)	RJ	NESM	yes	F	1200	DD	MD, RD
<i>Aplastodiscus leucopygius</i> (Cruz and Peixoto, 1985)	SP, RJ, MG	W	yes	F	450–1200	LC	MD, RD
<i>Aplastodiscus musicus</i> (Lutz, 1949)	RJ	NESM	yes	F	1200–1500	DD	MD, RD
<i>Aplastodiscus perviridis</i> Lutz, 1950	SC, PR, SP, RJ, MG	W	no	F	300–1200	LC	MD, RD
<i>Aplastodiscus</i> aff. <i>albofrenatus</i> (sp2 - Cachoeiras de Macacu/Maricá)	RJ	NSM	yes	F	80–400	NE	MD, RD, EA
<i>Aplastodiscus</i> aff. <i>albosignatus</i> (sp5 - Serra de Paranapiacaba e sul da Serra do Mar)	SC, PR, SP	T	yes	F	170–1000	NE	MD, RD, EA
<i>Boana albomarginata</i> (Spix, 1824)	SC, PR, SP, MG, RJ, ES, BA, SE, AL, PE, PB, RN	W	yes	F	0–1000	LC	MD

<i>Boana albopunctata</i> (Spix, 1824)	RS, SC, PR, SP, RJ, ES, MG, MS, MT, GO, TO, BA	W	no	OA	30–800	LC	MD
<i>Boana bandeirantes</i> (Caramaschi and Cruz, 2013)	SP, RJ	CSM	yes	OA, F	600–1200	LC	MD
<i>Boana bischoffi</i> (Boulenger, 1887)	RS, SC, PR, SP	W	yes	OA, F	10–1000	LC	MD
<i>Boana caingua</i> (Carrizo, 1991)	SC, PR, SP, MS	W	no	OA	150–900	LC	MD
<i>Boana caipora</i> (Antunes, Faivovich, and Haddad, 2008)	SP	NESM	yes	F	770–950	NE	MD, RD
<i>Boana cymbalum</i> (Bokermann, 1963)	SP	NESM	yes	F	730–770	CR/CR(PEX)	MD
<i>Boana faber</i> (Wied-Neuwied, 1821)	RS, SC, PR, SP, RJ, MG, ES, BA	W	yes	OA	0–1200	LC	MD
<i>Boana guentheri</i> (Boulenger, 1886)	RS, SC	W	yes	OA, F	0–900	LC	MD
<i>Boana pardalis</i> (Spix, 1824)	SP, RJ, MG, ES, BA	W	yes	OA, F	0–1200	LC	MD
<i>Boana polytaenia</i> (Cope, 1870)	RJ, MG, ES	W	yes	OA	300–1600	LC	MD
<i>Boana prasina</i> (Burmeister, 1856)	PR, SP, RJ, MG	W	yes	OA, F	750–1600	LC	MD
<i>Boana raniceps</i> (Cope, 1862)	SP, RJ, PI, MA, TO	W	no	OA	20–900	LC	MD
<i>Boana secedens</i> (Lutz, 1963)	RJ	NSM	yes	F	20–175	DD	MD, RD
<i>Boana semiguttata</i> (Lutz, 1925)	SC, PR	SSM	yes	F	800–1200	LC/EN	MD
<i>Boana semilineata</i> (Spix, 1824)	SC, PR, SP, RJ, MG, ES, BA, SE, AL	W	yes	F	0–900	LC	MD
<i>Bokermannohyla ahenea</i> (Napoli and Caramaschi, 2004)	SP, RJ	CSM	yes	F	1115–1850	LC	MD
<i>Bokermannohyla astartea</i> (Bokermann, 1967)	SP	CSM	yes	F	770–950	LC	MD
<i>Bokermannohyla carvalhoi</i> (Peixoto, 1981)	RJ	NSM	yes	F	950–1900	LC	MD
<i>Bokermannohyla circumdata</i> (Cope, 1871)	SC, PR, SP, RJ, MG	W	yes	F	30–1700	LC	FD, MD, RD
<i>Bokermannohyla claresignata</i> (Lutz and Lutz, 1939)	SP, RJ	CSM, NSM	yes	F	1080–1220	DD	MD
<i>Bokermannohyla clepsydra</i> (Lutz, 1925)	SP	NESM	yes	F	1500	DD	MD
<i>Bokermannohyla hylax</i> (Heyer, 1985)	SC, PR, SP, RJ	T	yes	F	20–1500	LC	MD
<i>Bokermannohyla izecksohni</i> (Jim and Caramaschi, 1979)	SP	T	yes	F	750–950	CR	MD
<i>Bokermannohyla langei</i> (Bokermann, 1965)	PR	NESM	yes	F	500–800	DD	MD
<i>Bokermannohyla luctuosa</i> (Pombal and Haddad, 1993)	SP, MG	W	yes	F	600–1600	LC	MD
<i>Bokermannohyla</i> aff. <i>circumdata</i> (São Paulo/Mairiporã-Cantareira)	SP	T	yes	F	840–950	NE	MD
<i>Bokermannohyla</i> sp. (Bocaina)	RJ	NESM	yes	F	1600	NE	MD, EA
<i>Dendropsophus anceps</i> (Lutz, 1929)	PR, SP, RJ, MG, ES, BA	W	yes	OA	0–850	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus berthelutzae</i> (Bokermann, 1962)	PR, SP, RJ, MG, ES	W	yes	OA	0–1000	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus bipunctatus</i> (Spix, 1824)	RJ, MG, ES, BA	W	yes	OA	0–600	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus decipiens</i> (Lutz, 1925)	SP, RJ, MG, ES, BA, AL, PE, SE	W	no	OA, F	0–600	LC	MD, RD

<i>Dendropsophus elianeae</i> (Napoli and Caramaschi, 2000)	SP, MS, GO	W	no	OA	500–800	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus elegans</i> (Wied-Neuwied, 1824)	SC, PR, SP, RJ, MG, ES, BA, SE, AL, PE, RN	W	yes	OA	0–1200	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus giesleri</i> (Mertens, 1950)	SP, RJ, ES, MG, BA	W	yes	F	10–1250	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus meridianus</i> (Lutz, 1954)	RJ	W	yes	OA	0–600	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus microps</i> (Peters, 1872)	RS, SC, PR, SP, RJ, ES, MG, BA	W	yes	OA, F	10–1600	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	Brazilian territory	W	no	OA	0–2000	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger, 1889)	Brazilian territory	W	no	OA	0–1500	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus nahdereri</i> (Lutz and Bokermann, 1963)	RS, SC, PR	W	yes	OA, F	100–1100	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus pseudomeridianus</i> (Cruz, Caramaschi, and Dias, 2000)	RJ, ES, MG	W	yes	OA	0–200	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus sanborni</i> (Schmidt, 1944)	RS, SC, PR, SP, MS	W	no	OA	0–1000	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus seniculus</i> (Cope, 1868)	PR, SP, RJ, MG, ES, BA	W	yes	OA, F	0–1100	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus werneri</i> (Cochran, 1952)	SC, PR, SP	W	yes	OA	0–900	LC	MD, RD
<i>Dendropsophus</i> aff. <i>oliverai</i>	RJ, ES	W	yes	OA	0–200	NE	MD, RD
<i>Itapotihyla langsdorffii</i> (Duméril and Bibron, 1841)	SP, RJ, ES, BA	W	yes	OA, F	0–900	LC	MD, RD
<i>Ololygon albicans</i> (Bokermann, 1967)	RJ	CSM, NSM	yes	F	20–1200	LC	MD
<i>Ololygon alcatraz</i> (Lutz, 1973)	SP	NESM	yes	F	50–200	CR/CR	MD
<i>Ololygon angrensis</i> (Lutz, 1973)	SP, RJ	CSM	yes	F	0–800	LC	MD, RD
<i>Ololygon argyreornata</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)	SC, SP, RJ, ES, MG, BA, AL	W	yes	OA, F	0–1100	LC	MD, RD
<i>Ololygon ariadne</i> (Bokermann, 1967)	SP	NESM	yes	F	1400–1600	DD	MD
<i>Ololygon atrata</i> (Peixoto, 1989)	SP	W	yes	F	1050–1900	DD	MD, RD
<i>Ololygon berthae</i> (Barrio, 1962)	RS, PR, SP	W	no	OA, F	0–1000	LC	MD, RD
<i>Ololygon brieri</i> (De Witte, 1930)	SP	CSM	yes	F	50–950	LC	MD, RD
<i>Ololygon catharinae</i> (Boulenger, 1888)	RS, SC, PR	W	yes	F	0–1200	LC	MD, RD
<i>Ololygon faivovichi</i> (Brasileiro, Oyamaguchi, and Haddad, 2007)	SP	NESM	yes	F	0–80	CR/VU	MD, RD
<i>Ololygon flavoguttata</i> (Lutz and Lutz, 1939)	SP, RJ, MG	W	yes	F	100–1300	LC	MD, RD
<i>Ololygon hiemalis</i> (Haddad and Pombal, 1987)	SP, RJ	W	yes	F	20–1600	LC	MD, RD
<i>Ololygon humilis</i> (A. Lutz and B. Lutz, 1954)	RJ	T	yes	F	0–1200	LC	MD, RD
<i>Ololygon insperata</i> (Silva and Alves-Silva, 2011)	RJ	W	yes	F	670–820	NE	MD, RD
<i>Ololygon jureia</i> (Pombal and Gordo, 1991)	SP	NESM	yes	F	300	DD	MD, RD
<i>Ololygon littoralis</i> (Pombal and Gordo, 1991)	SC, PR, SP	SSM, CSM	yes	F	0–850	LC	MD, RD
<i>Ololygon littoreus</i> Peixoto, 1988	RJ	W	yes	F	0–300	LC	MD, RD
<i>Ololygon melloi</i> Peixoto, 1989	RJ	NESM	yes	F	~1200	DD	MD, RD
<i>Ololygon peixotoi</i> (Brasileiro, Haddad, Sawaya, and Martins, 2007)	SP	NESM	yes	F	50	CR/CR	MD, RD
<i>Ololygon perpusilla</i> (Lutz and Lutz, 1939)	RJ	NSM	yes	F	0–300	LC	MD, RD

<i>Ololygon rizibilis</i> (Bokermann, 1964)	SC, PR, SP	W	yes	F	10–900	LC	MD, RD
<i>Ololygon trapicheiroi</i> (A. Lutz and B. Lutz, 1954)	SP, RJ	W	yes	F	100–1600	NT	MD, RD
<i>Ololygon tupinamba</i> (Silva and Alves-Silva, 2008)	RJ	CSM	yes	F	10–1000	NE	RD, MD
<i>Ololygon v-signata</i> (Lutz, 1968)	RJ	NSM	yes	F	560–1200	LC	RD, MD
<i>Ololygon</i> gr. <i>perpusilla</i> (Serra do Mar-SP/PR)	PR, SP	SSM, CSM	yes	F	10–1200	NE	FD, RD, MD
<i>Scinax alter</i> (Lutz, 1973)	RJ, ES, MG, BA	W	yes	OA	0–1000	LC	MD, RD
<i>Scinax cardosoi</i> (Carvalho-e-Silva and Peixoto, 1991)	SP, RJ, ES, MG	W	yes	F	550–1200	LC	MD, RD
<i>Scinax crospedospilus</i> (Lutz, 1925)	SP, RJ	W	yes	OA, F	600–2200	LC	MD, RD
<i>Scinax cuspidatus</i> (Lutz, 1925)	SP, RJ, ES, BA, AL	W	yes	OA	0–1000	LC	MD, RD
<i>Scinax fuscomarginatus</i> (Lutz, 1925)	Brazilian territory	W	no	OA	0–2000	LC	MD, RD
<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz, 1925)	Brazilian territory	W	no	OA	0–2000	LC	MD, RD
<i>Scinax granulatus</i> (Peters, 1871)	RS, SC, PR	W	no	OA, F	0–1200	LC	MD, RD
<i>Scinax hayii</i> (Barbour, 1909)	SC, PR, SP, RJ, MG	W	yes	OA, F	0–1200	LC	MD, RD
<i>Scinax imbegue</i> Nunes, Kwet, and Pombal, 2012	SC, PR, SP	W	yes	OA	0–900	NE	MD, RD
<i>Scinax perereca</i> Pombal, Haddad, and Kasahara, 1995	RS, SC, PR, SP	W	yes	OA, F	0–1000	LC	MD, RD
<i>Scinax similis</i> (Cochran, 1952)	SP, RJ, ES, BA	W	no	OA	0–1100	LC	MD, RD
<i>Scinax squalirostris</i> (Lutz, 1925)	RS, SC, PR, SP, RJ, MG	W	no	OA	0–1600	LC	MD, RD
<i>Scinax tymbamirim</i> Nunes, Kwet, and Pombal, 2012	RS, SC, PR, SP, RJ	W	yes	OA	0–1000	NE	MD, RD
<i>Scinax</i> aff. <i>eurydice</i> (est. Rio)	RJ, ES	W	yes	OA, F	0–1100	NE	MD, RD
<i>Sphaenorhynchus caramaschii</i> Toledo, Garcia, Lingnau, and Haddad, 2007	SC, PR, SP	W	yes	OA, F	100–910	LC	MD, RD
<i>Sphaenorhynchus orophilus</i> (Lutz and Lutz, 1938)	SP, RJ, MG	W	yes	OA, F	800–1500	LC	MD, RD
<i>Sphaenorhynchus planicola</i> (Lutz and Lutz, 1938)	RJ, ES	W	yes	OA, F	0–100	LC	MD, RD
<i>Sphaenorhynchus surdus</i> (Cochran, 1953)	RS, SC, PR, SP	W	yes	OA, F	100–1200	LC	MD, RD
<i>Trachycephalus dibernardoi</i> Kwet and Solé, 2008	RS, SC, PR	W	yes	F	150–1100	LC	MD, RD
<i>Trachycephalus imitatrix</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)	SC, SP, RJ, MG	W	yes	F	600–1600	LC	MD, RD
<i>Trachycephalus lepidus</i> (Pombal, Haddad, and Cruz, 2003)	SP	NESM	yes	F	770–830	DD	MD, RD
<i>Trachycephalus mesophaeus</i> (Hensel, 1867)	RS, SC, PR, SP, RJ, ES, MG, BA, AL, PE	W	yes	F	0–900	LC	MD, RD
<i>Trachycephalus nigromaculatus</i> Tschudi, 1838	SP, RJ, ES, MG, BA, GO, PE	W	no	F	0–200	LC	MD, RD
<i>Xenohyla truncata</i> (Izecksohn, 1959)	RJ	W	yes	F	0–100	LC/EN	MD, RD
Hylodidae							
<i>Crossodactylus aeneus</i> Müller, 1924	RJ	NSM	yes	F	100–1200	DD	MD, RD
<i>Crossodactylus boulengeri</i> (De Witte, 1930)	SP, RJ	T	yes	F	40–1600	NE	MD, RD
<i>Crossodactylus caramaschii</i> Bastos and Pombal, 1995	PR, SP	W	yes	F	50–900	LC	MD, RD
<i>Crossodactylus dispar</i> Lutz, 1925	SP, RJ	CSM	yes	F	300–1300	DD	MD, RD

<i>Crossodactylus gaudichaudii</i> Duméril and Bibron, 1841	SP, RJ	T	yes	F	100–900	LC	MD, RD
<i>Crossodactylus weneri</i> Pimenta, Cruz, and Caramaschi, 2014	SP, RJ, MG	W	yes	F	800–2000	NE	MD, RD
<i>Crossodactylus</i> aff. <i>caramaschii</i> (Santa Catarina)	SC	SSM	yes	F	650–900	NE	MD, EA
<i>Crossodactylus</i> sp. (Desengano)	RJ	NESM	yes	F	1170	NE	MD
<i>Hylodes asper</i> (Müller, 1924)	SP, RJ	CSM, NSM	yes	F	50–1600	LC	MD, RD
<i>Hylodes caete</i> Malagoli, de Sá, Canedo, and Haddad, 2017	SP	CSM	yes	F	450–900	LC	MD, RD
<i>Hylodes cardosoi</i> Lingnau, Canedo, and Pombal, 2008	PR, SP	SSM, CSM	yes	F	100–1200	LC	MD, RD
<i>Hylodes charadranaetes</i> Heyer and Cocroft, 1986	RJ	T	yes	F	150–1200	DD	MD, RD
<i>Hylodes dactylocinus</i> Pavan, Narvaes, and Rodrigues, 2001	SP	NESM	yes	F	50–600	DD	MD, RD
<i>Hylodes fredii</i> Canedo and Pombal, 2007	RJ	NESM	yes	F	40–600	DD	MD, RD
<i>Hylodes heyeri</i> Haddad, Pombal, and Bastos, 1996	SC, PR, SP	SSM, CSM	yes	F	100–1100	DD	MD, RD
<i>Hylodes lateristrigatus</i> (Baumann, 1912)	SP, RJ, ES, MG	W	yes	F	500–1500	LC	MD, RD
<i>Hylodes mertensi</i> (Bokermann, 1956)	SP	NESM	yes	F	700	DD	MD, RD
<i>Hylodes nasus</i> (Lichtenstein, 1823)	RJ	NESM	yes	F	100–800	LC	MD, RD
<i>Hylodes perplicatus</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)	SC	W	yes	F	150–1000	LC	MD, RD
<i>Hylodes phyllodes</i> Heyer and Cocroft, 1986	SP, RJ	T	yes	F	50–1500	LC	MD, FD, RD
<i>Hylodes pipilans</i> Canedo and Pombal, 2007	RJ	NSM	yes	F	130–1200	DD	MD, RD
<i>Hylodes sazimai</i> Haddad and Pombal, 1995	SP, MG	W	yes	F	800–1700	LC	MD, RD
<i>Hylodes</i> gr. <i>lateristrigatus</i> (Juquitiba)	SP	NESM	yes	F	760	NE	MD
<i>Hylodes</i> aff. <i>phyllodes</i> (Itariru)	SP	NESM	yes	F	200–450	NE	FD
<i>Hylodes</i> aff. <i>phyllodes</i> (Parque das Neblinas - PN)	SP	NESM	yes	F	790	NE	MD
<i>Hylodes</i> cf. <i>caete</i> (Paraty/Mangaratiba)	RJ	CSM	yes	F	200–450	NE	MD
<i>Hylodes</i> aff. <i>sazimai</i> (Boracéia/Bocaina/Itatiaia)	SP, RJ	W	yes	F	850–1600	NE	MD, EA
<i>Hylodes</i> gr. <i>lateristrigatus</i> (Bocaina)	SP	NESM	yes	F	1500	NE	MD, EA
<i>Hylodes</i> aff. <i>lateristrigatus</i> (Cantareira)	SP	T	yes	F	850–1000	NE	MD
<i>Megaelosia bocainensis</i> Giaretta, Bokermann, and Haddad, 1993	SP	CSM	yes	F	850–1500	DD	FD, MD
<i>Megaelosia goeldii</i> (Baumann, 1912)	SP, RJ	CSM, NSM	yes	F	900–1300	LC	MD, RD
<i>Megaelosia massarti</i> (De Witte, 1930)	SP	CSM	yes	F	770–990	DD	FD, MD, RD
Leptodactylidae							
<i>Adenomera ajurauna</i> (Berneck, Costa, and Garcia, 2008)	SP	T	yes	F	10–900	DD	FD, MD, RD
<i>Adenomera bokermanni</i> (Heyer, 1973)	PR, SP	W	yes	F	10–860	LC	MD, RD
<i>Adenomera marmorata</i> Steindachner, 1867	SP, RJ	T	yes	F	0–1200	LC	FD, MD, RD
<i>Adenomera nana</i> (Müller, 1922)	SC, PR	T	yes	F	0–900	LC	MD, RD
<i>Adenomera thomei</i> (Almeida and Angulo, 2006)	SP, RJ, MG, ES	W	yes	OA	10–1600	LC	MD, RD
<i>Crossodactylodes pintoii</i> Cochran, 1938	RJ	NESM	yes	F	~1400	DD	MD, RD

<i>Leptodactylus flavopictus</i> Lutz, 1926	SC, PR, SP, RJ, ES	W	yes	F	30–1300	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus furnarius</i> Sazima and Bokermann, 1978	RS, PR, SP, RJ, MG, MS, MT, GO, TO, BA	W	no	OA	200–1200	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	Brazilian territory	W	no	OA	0–1700	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus gracilis</i> (Duméril and Bibron, 1840)	RS, SC, PR	W	no	OA	200–2000	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus jolyi</i> Sazima and Bokermann, 1978	SP, MG	W	no	OA	30–1000	DD	MD, RD
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i> (Spix, 1824)	Brazilian territory	W	no	OA	200–1000	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen, 1815)	Brazilian territory	W	no	OA, F	0–2000	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus marambaiae</i> Izecksohn, 1976	RJ	W	yes	OA, F	0–200	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus mystaceus</i> (Spix, 1824)	Brazilian territory	W	no	F	100–1000	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus mystacinus</i> (Burmeister, 1861)	Brazilian territory	W	no	OA	0–1800	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus natalensis</i> Lutz, 1930	RJ, ES, BA, AL, SE, PE, PB, RN, CE, PI	W	yes	F	0–400	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus notoaktites</i> Heyer, 1978	SC, PR, SP	T	yes	F	100–1000	LC	MD, RD
<i>Leptodactylus spixi</i> Heyer, 1983	RJ, ES, BA	W	yes	F	10–1200	LC	MD, RD
<i>Paratelmatobius cardosoi</i> Pombal and Haddad, 1999	SP	CSM	yes	F	730–1000	DD	MD, FD, RD
<i>Paratelmatobius gaigeae</i> (Cochran, 1938)	SP, RJ	CSM	yes	F	1100–1600	DD	MD, RD
<i>Paratelmatobius poecilogaster</i> Giaretta and Castanho, 1990	SP, RJ	CSM	yes	F	730–1400	DD	MD, RD
<i>Paratelmatobius yepiranga</i> Garcia, Berneck, and Costa, 2009	SP	NESM	yes	F	767	NE	MD, RD
<i>Paratelmatobius</i> aff. <i>cardosoi</i> (Serra de Paranapiacaba/Piraquara)	PR, SP	SSM, CSM	yes	F	750–950	NE	MD
<i>Paratelmatobius</i> sp. (Serra do Itatins)	SP	NESM	yes	F	1050	NE	MD
<i>Physalaemus angrensis</i> Weber, Gonzaga, and Carvalho-e-Silva, 2006	RJ	W	yes	F	10–30	DD	MD, RD
<i>Physalaemus atlanticus</i> Haddad and Sazima, 2004	SP	W	yes	F	0–50	VU	MD, RD
<i>Physalaemus barrioi</i> Bokermann, 1967	SP	NESM	yes	F	1500	DD	MD, RD
<i>Physalaemus biligonigerus</i> (Cope, 1861)	PR, SC, RS	W	no	OA	0–1400	LC	MD
<i>Physalaemus bokermanni</i> Cardoso and Haddad, 1985	SP	CSM	yes	F	20–800	DD	MD, FD, RD
<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	Brazilian territory	W	no	OA	0–1600	LC	MD, FD, RD
<i>Physalaemus insperatus</i> Cruz, Cassini, and Caramaschi, 2008	PR	NESM	yes	F	950	DD	MD, RD
<i>Physalaemus lateristriga</i> (Steindachner, 1864)	SC, PR, SP	T	yes	F	100–1050	NE	MD, RD
<i>Physalaemus maculiventris</i> (Lutz, 1925)	SC, PR, SP, RJ, ES	T	yes	F	50–1200	LC	MD, FD, RD
<i>Physalaemus moreirae</i> (Miranda-Ribeiro, 1937)	SP	CSM	yes	F	10–1000	DD	MD, RD
<i>Physalaemus nanus</i> (Boulenger, 1888)	RS, SC	W	yes	F	0–1200	LC	MD, RD
<i>Physalaemus olfersii</i> (Lichtenstein and Martens, 1856)	SP, RJ	T	yes	F	700–1200	LC	MD, RD
<i>Physalaemus signifer</i> (Girard, 1853)	RJ, ES, BA	W	yes	F	0–1200	LC	MD, RD

<i>Physalaemus soaresi</i> Izecksohn, 1965	RJ	W	yes	F	20–160	EN/CR	MD, RD
<i>Physalaemus spiniger</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)	PR, SP	W	yes	F	10–850	LC	MD, RD
<i>Physalaemus</i> aff. <i>maculiventris</i> (Serra dos Órgãos)	RJ	NESM	yes	F	900–1200	NE	MD, EA
<i>Pseudopaludicola falcipes</i> (Hensel, 1867)	RS, SC, PR	W	no	OA	10–700	LC	MD, RD
<i>Pseudopaludicola mystacalis</i> (Cope, 1887)	SP, MG	W	no	OA	400–800	LC	MD, RD
<i>Scythrophrys sawayae</i> (Cochran, 1953)	PR, SC	SSM	yes	F	800–1100	LC	MD, RD
Microhylidae							
<i>Arcovomer passarellii</i> Carvalho, 1954	SP, RJ, ES	W	yes	F	0–150	LC	MD, RD
<i>Chiasmocleis albopunctata</i> (Boettger, 1885)	SP, MG, BA, GO, MS, MT, TO	W	no	OA	59–1200	LC	MD, RD
<i>Chiasmocleis altomontana</i> Forlani, Tonini, Cruz, Zaher, and de Sá, 2017	SP, RJ	CSM	yes	F	1000–1600	NE	MD, FD, RD
<i>Chiasmocleis atlantica</i> Cruz, Caramaschi, and Izecksohn, 1997	SP, RJ	T	yes	F	50–1000	LC	MD, RD
<i>Chiasmocleis lacrimae</i> Peloso, Sturaro, Forlani, Gaucher, Motta, and Wheeler, 2014	SP, RJ, ES, BA	W	yes	F	0–200	EN	MD, RD
<i>Chiasmocleis leucosticta</i> (Boulenger, 1888)	SC, PR, SP	T	yes	F	0–1100	LC	MD, RD
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	RS, SC, PR, SP, MS	W	no	OA	0–900	LC	MD, RD
<i>Elachistocleis cesarii</i> (Miranda-Ribeiro, 1920)	SP, RJ, ES, MG, BA, GO, MS, MT, AL, SE, RN, CE	W	no	OA	10–900	NE	MD, RD
<i>Myersiella microps</i> (Duméril and Bibron, 1841)	SP, RJ, MG, ES	W	yes	F	100–1400	LC	MD, RD
<i>Stereocyclops parkeri</i> (Wettstein, 1934)	SP, RJ	W	yes	F	10–300	LC	MD, RD
Odontophrynidae							
<i>Macrogenioglottus alipioi</i> Carvalho, 1946	SP, ES, BA, AL, PE	W	yes	F	100–900	LC	MD, RD
<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril and Bibron, 1841)	SP, MG	W	no	OA	0–2000	LC	MD, RD
<i>Proceratophrys appendiculata</i> (Günther, 1873)	RJ	NSM	yes	F	100–1200	LC	MD, RD
<i>Proceratophrys belzebul</i> Dias, Amaro, Carvahlo-e-Silva, and Rodrigues, 2013	SP, RJ	CSM	yes	F	100–1200	NE	MD, RD
<i>Proceratophrys boiei</i> (Wied-Neuwied, 1824)	PR, SP, RJ, MG, ES	W	yes	F	50–1600	LC	MD, FD, RD
<i>Proceratophrys gladius</i> Mângia, Santana, Cruz, and Feio, 2014	SP	NESM	yes	F	1500	NE	MD, RD
<i>Proceratophrys izecksohni</i> Dias, Amaro, Carvalho-e-Silva, and Rodrigues, 2013	RJ	CSM	yes	F	50–1500	NE	MD, RD
<i>Proceratophrys melanopogon</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)	SP, RJ	W	yes	F	20–1600	LC	MD, FD, RD
<i>Proceratophrys pombali</i> Mângia, Santana, Cruz, and Feio, 2014	SP	CSM	yes	F	40–670	NE	MD, FD, RD
<i>Proceratophrys subguttata</i> Izecksohn, Cruz, and Peixoto, 1999	SC, PR	T	yes	F	300–1000	LC	MD, RD
<i>Proceratophrys tupinamba</i> Prado and Pombal, 2008	RJ	NESM	yes	F	30–800	NE	MD, RD

Phyllomedusidae							
<i>Phasmahyla cochranæ</i> (Bokermann, 1966)	SP, RJ, MG	W	yes	F	750–1600	LC	MD, RD
<i>Phasmahyla cruzi</i> Carvalho-e-Silva, Silva, and Carvalho-e-Silva, 2009)	SP, RJ	CSM	yes	F	100–820	NE	MD, FD, RD
<i>Phasmahyla guttata</i> (Lutz, 1924)	PR, SP, RJ, ES	T	yes	F	50–1200	LC	MD, RD
<i>Phasmahyla</i> aff. <i>cruzi</i> (Ilha Grande, RJ)	RJ	NESM	yes	F	300–400	NE	MD, EA
<i>Phrynomedusa appendiculata</i> (Lutz, 1925)	SC, SP	T	yes	F	800–1000	NT	MD, RD
<i>Phrynomedusa bokermanni</i> Cruz, 1991	SP	NESM	yes	F	?	DD	MD, RD
<i>Phrynomedusa dryade</i> Baêta, Giasson, Pombal, and Haddad, 2016	SP, RJ	WSM	yes	F	100–1000	NE	MD, RD
<i>Phrynomedusa fimbriata</i> Miranda-Ribeiro, 1923	SP	NESM	yes	F	~800	EX/EX	MD, RD
<i>Phrynomedusa vanzolinii</i> Cruz, 1991	SP, RJ	CSM, NSM	yes	F	800–1500	DD	MD, RD
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i> Boulenger, 1882	SP, RJ, ES, MG, BA	W	yes	OA, F	0–1200	LC	MD, RD
<i>Phyllomedusa distincta</i> Lutz, 1950	RS, SC, PR, SP	W	yes	OA, F	0–1000	LC	MD, RD
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i> Pombal and Haddad, 1992	SC, PR, SP	W	no	OA, F	400–1000	LC	MD, RD
<i>Pithecopus rohdei</i> (Mertens, 1926)	SP, RJ, MG, ES, BA	W	yes	OA, F	0–1000	LC	MD, RD
<i>Pithecopus rusticus</i> (Bruschi, Lucas, Garcia, and Recco-Pimentel, 2015)	SC	W	yes	OA	850–1330	NE	MD, EA
Ranidae							
<i>Lithobates catesbeianus</i> (Shaw, 1802) *	RS, SC, PR, SP, RJ, MG, ES, GO, PI, AL	W	no	OA, F	0–2000	LC	MD, RD

Capítulo 2

Endemismo, vicariância e conservação dos anuros (Amphibia) da Serra do Mar



Serra Velha, Itanhaém, SP



Campos e Matas Nebulares,
São Paulo, SP



Pico do Jaraguá, São Paulo, SP

Endemismo, vicariância e conservação dos anuros (Amphibia) da Serra do Mar

Leo R. Malagoli^{1*}, Maurício H. Vancine¹, João G. R. Giovanelli¹, Milton Cezar Ribeiro⁴, Ricardo J. Sawaya², Célio F. B. Haddad³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia e Centro de Aquicultura (CAUNESP), Laboratório de Herpetologia, Rio Claro, SP 13506-900, Brasil

² Universidade Federal do ABC (UFABC), Centro de Ciências Naturais e Humanas, São Bernardo do Campo, SP 09606-070, Brasil

³ Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia e Centro de Aquicultura (CAUNESP), Rio Claro, SP 13506-900, Brasil

⁴ Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia Espacial e Conservação, Rio Claro, SP 13506-900, Brasil

*Autor para correspondência. E-mail: lrmalagoli@gmail.com

Resumo

A base para o reconhecimento de unidades biogeográficas naturais é o conjunto de espécies endêmicas de uma determinada região. A identificação dessas unidades é um passo importante para a compreensão sobre a história evolutiva das espécies, além de ser fundamental para a elaboração de ações e planos de conservação. A maior parte das espécies endêmicas que ocorrem nestas áreas se originou a partir de processos vicariantes de diversificação. Cadeias de montanhas destacam-se por geralmente apresentarem uma elevada riqueza de espécies e padrões de endemismo singulares. No entanto, são raras as abordagens que enfocam a identificação de unidades biogeográficas nestas formações geológicas, em especial na Região Neotropical. A Serra do Mar (SM) é uma das maiores cadeias de montanhas do Brasil, com uma grande quantidade de espécies endêmicas de diversos grupos taxonômicos, especialmente anfíbios anuros. Aqui, pela primeira vez, testamos predições do modelo de diversificação por vicariância para os anuros endêmicos da SM, a partir da análise de elementos bióticos. Em seguida, sugerimos unidades biogeográficas naturais para os anuros, também denominadas elementos bióticos (EBs). Por fim, verificamos o quantitativo florestal destas áreas e se os remanescentes estão protegidos pelas unidades de conservação atuais. Recuperamos um total de 22 EBs para a SM. Os resultados da análise de EB estão de acordo com as predições do modelo de diversificação por vicariância, indicando que este deve ser um processo importante relacionado ao alto grau de endemismo dos anuros da SM. As unidades biogeográficas recuperadas para anuros foram semelhantes àquelas identificadas para opiliões. Além disso, as distribuições de outros táxons incluindo plantas e peixes são congruentes com as unidades biogeográficas recuperadas, reforçando que os padrões observados para os anuros são gerais, abrangendo diferentes grupos taxonômicos. Nossos resultados fornecem uma hipótese robusta de regionalização para a SM, que pode ser testada com outros táxons, mas já pode ser aplicada no planejamento estratégico para a conservação da biodiversidade.

Palavras-chave. Amphibia, Áreas de Endemismo, Biodiversidade, Biogeografia, Elementos Bióticos, Mata Atlântica.

Abstract

The basis for the recognition of natural biogeographic units is the set of endemic species of a given region. The identification of these territories is an important step for the evolutionary understanding of the species, besides being fundamental for the elaboration of actions and plans for the conservation. Most of the endemic species that form these areas, originated by vicariant processes of diversification. Mountain ranges generally harbor a high richness of species and unique endemism patterns. However, approaches that focus on the recovery and identification of biogeographic units in these geological formations, especially in the Neotropical region, are scarce. The Serra do Mar (SM) is one of the largest mountain ranges in Brazil, with a large number of endemic species of different organisms, but especially of anuran amphibians. Here, for the first time, we tested the vicariance diversification model for anurans of SM, based on the analysis of biotic elements. Next, we propose natural biogeographic units for anurans also called biotic elements (BEs). Finally, we verify the forest quantitative of these areas and if the remnants are safeguarded by the current protected areas. We recovered a total of 22 BEs for anurans of SM. The results of the analysis of EB are in accordance with the predictions of the vicariance diversification model, indicating that this should be an important process related to the high degree of endemism of anurans of SM. The biogeographic units recovered for anurans were similar to those identified for harvestman. Moreover, the distributions of other taxa such as plants and fish, congruent with the recovered biogeographic units, reinforce that the observed patterns for anurans are general, covering different taxonomic groups. Therefore, our results provide a robust regionalization hypothesis for SM that can be applied in strategic planning for conservation.

Key-words. Amphibians, Atlantic Forest, Areas of Endemism, Biodiversity, Biogeography, Biotic Elements.

Introdução

Na Região Neotropical, diversas biotas apresentam distribuições não aleatórias de espécies, resultando em padrões de endemismo distintos (MORRONE, 2014). Tais padrões são observados há séculos, tanto em escalas continentais, quanto regionais (*e.g.*, SCLATER, 1858; WALLACE, 1876). Estas características são fundamentais para o reconhecimento de unidades biogeográficas (HAUSDORF, 2002; MORRONE, 2018). A identificação de unidades naturais do ponto de vista biológico, é um dos alvos primários da biogeografia (CRACRAFT, 1994; MORRONE, 1994; CRISCI, 2001), sendo crucial para a proposição de medidas para a conservação da biodiversidade (WHITTAKER et al., 2005).

Áreas de endemismo (AEs) são unidades biogeográficas formadas por distribuições não aleatórias e congruentes de duas ou mais espécies (PLATNICK, 1991; HAROLD; MOOI, 1994; MORRONE, 1994; HAUSDORF, 2002). Muitas das AEs são resultado de eventos vicariantes (*e.g.*, ROSEN, 1978; HAUSDORF, 2002). O modelo vicariante pressupõe que uma ou mais populações ancestrais são divididas pelo surgimento de uma barreira (ROSEN, 1978; HAUSDORF, 2002; ALMEIDA; SANTOS, 2011). Com a separação, os fluxos gênicos entre as duas populações divididas é limitado ou interrompido. Este evento resulta na especiação alopátrica de muitas espécies que anteriormente constituíam uma biota ancestral. Pode ocorrer então o surgimento de duas novas biotas separadas por esta barreira. Com a repetição deste processo, surgem áreas com biotas distintas e restritas a áreas exclusivas (HAUSDORF, 2002). No entanto, os eventos vicariantes não são facilmente observáveis porque ocorrem geralmente em escalas temporais geológicas, e muitas das barreiras responsáveis pela separação de biotas podem desaparecer ou enfraquecer com o tempo (HAUSDORF, 2002; HAUSDORF; HENNIG, 2004). De fato, se a dispersão através das barreiras que separavam as áreas de endemismo resultou na sobreposição de diferentes espécies que se originaram em AEs distintas, somente os dados de distribuição geográfica não são suficientes para delimitar estas AEs (HAUSDORF, 2002; HAUSDORF; HENNIG, 2006a). Eventos de dispersão desvinculam a história das espécies da história das áreas em que se originaram, dificultando ainda mais o resgate destas informações (HAUSDORF, 2002). Ainda assim, eventos de vicariância fornecem pistas importantes de processos evolutivos na formação de biotas, sendo fundamental a sua recuperação ou inferência a partir de métodos biogeográficos específicos (*e.g.*, KREFT; JETZ, 2010; SZUMIK et al., 2012; DASILVA et al., 2016, 2017; MORRONE, 2018).

Há mais de uma década, o método dos Elementos Bióticos (EB) (HAUSDORF; HENNIG, 2003) surgiu com o objetivo de detectar áreas que apresentam distribuições não aleatórias de táxons, a partir de análises multivariadas e testes de predição do modelo de

diversificação vicariante, mesmo quando espécies originadas por vicariância se dispersaram através das barreiras que as separavam (HAUSDORF, 2002; HAUSDORF; HENNIG, 2003). Este método tem sido aplicado com sucesso em diferentes regiões ao redor do globo e para diferentes grupos taxonômicos, como moluscos, anfíbios e répteis (*e.g.*, HAUSDORF; HENNIG, 2004, 2006b; CARVALHO et al., 2011; NOGUEIRA et al., 2011; CHEN, 2013; GUEDES et al., 2014; AZEVEDO et al., 2016).

Com o aumento das bases de dados disponíveis em coleções científicas e bases on-line (*e.g.*, GBIF e SpeciesLink), muitos estudos relacionados à detecção de unidades biogeográficas e AEs, utilizando diferentes grupos animais têm sido realizados em domínios morfoclimáticos brasileiros como a Mata Atlântica (SIGRIST; CARVALHO, 2008; BARBO, 2012; DASILVA et al., 2017), Cerrado (NOGUEIRA et al., 2011; AZEVEDO et al., 2016), Caatinga (GUEDES et al., 2014) e Amazônia (OLIVEIRA et al., 2017). Entretanto, são escassos estudos em escalas menores, que englobem cadeias de montanhas ou unidades geológicas naturais (*e.g.*, LEITE, 2012; XAVIER et al., 2015). Cadeias de montanhas abrigam um grande número de espécies endêmicas em todo o mundo (HOORN et al., 2018) e, embora parte desse elevado nível de endemismo em regiões montanhosas seja resultado de interações bióticas entre as espécies, como competição e predação (BENTON, 2009), fatores abióticos como clima, topografia e geologia contribuem igualmente para processos de especiação (FAVRE et al., 2015; MERCKX et al., 2015).

A Serra do Mar (SM) é uma das maiores cadeias de montanhas do Brasil, abrangendo quatro estados das regiões Sul e Sudeste (ALMEIDA; CARNEIRO, 1998; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012), e possui grande quantidade de espécies endêmicas de plantas e animais (*e.g.*, DASILVA et al., 2016; GARCIA; PIRANI, 2005a; SILVA et al., 2004; MALAGOLI et al., 2017; WERNECK et al., 2011). Em diversos estudos biogeográficos envolvendo a Mata Atlântica ou mesmo a Região Neotropical, a SM é frequentemente recuperada como área de endemismo para diferentes animais como opiliões (DASILVA et al., 2017), aves (SILVA et al., 2004), serpentes (BARBO, 2012) e vertebrados terrestres (MÜLLER, 1973). No entanto, embora a SM apresente um dos mais altos níveis de riqueza de espécies e endemismo para anfíbios anuros da Região Neotropical (CRUZ; FEIO, 2007; MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese) e para o mundo, nenhum trabalho amplo com abordagem biogeográfica foi realizado exclusivamente dentro de seus limites e nem para este grupo faunístico (veja MALAGOLI et al. in prep., capítulo 1 desta tese). Os anfíbios são excelentes modelos para estudos biogeográficos, pois apresentam baixa vagilidade (ROTHERMEL; SEMLITSCH, 2002; WELLS, 2007) com muitas espécies restritas a áreas

geográficas reduzidas (DUELLMAN, 1999). Além disso, estão entre os vertebrados mais ameaçados do mundo (WELLS, 2007; IUCN, 2017). Adicionalmente, muitas espécies de anuros endêmicos da SM apresentam evidências de terem se diversificado a partir de eventos vicariantes (veja MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese), reforçando a adequabilidade deste grupo taxonômico como modelo de estudo.

Recuperamos as unidades biogeográficas (também denominadas Elementos Bióticos - EBs, veja HAUSDORF, 2002) da Serra do Mar a partir de dados refinados de distribuição geográfica das espécies de anuros endêmicas desta formação geológica, cuidadosamente compilados de coleções científicas, de trabalhos de campo e da literatura. Os objetivos deste estudo foram: (1) testar pela primeira vez as predições do modelo de diversificação por vicariância para os anuros da SM, empregando a análise de EB; (2) definir as unidades biogeográficas naturais identificadas a partir das espécies endêmicas de anuros da SM; (3) verificar como estas unidades biogeográficas estão protegidas, a partir da sobreposição das espécies formadoras de cada EB (utilizando *buffers* dos pontos de ocorrência e modelagem para algumas espécies) com a cobertura florestal remanescente e as unidades de conservação atuais; e (4) propor as AEs para os anuros da SM, baseadas nos resultados da análise de EB. Também, avaliamos e discutimos a congruência das unidades biogeográficas com as falhas geológicas que dividem a SM em porções sul, central e norte.

Materiais e Métodos

Área de estudo

A Serra do Mar (SM) encontra-se completamente inserida do domínio morfoclimático da Mata Atlântica (*sensu* AB'SABER, 1977) e abrange os estados de Santa Catarina, Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro, nas regiões Sul e Sudeste do Brasil (ALMEIDA; CARNEIRO, 1998; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). Para obter a delimitação geomorfológica da SM, foram utilizadas unidades de relevo disponibilizadas pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, 2006). Unificamos as unidades de relevo da Serra do Mar, Planalto de Paranapiacaba, Maciços Costeiros, Montanhas do Leste de Santa Catarina (parcialmente), Ilhas e Planícies Marinhas (*sensu* IBGE, 2006). As duas últimas unidades de relevo utilizadas englobam montanhas e colinas que possuem a mesma origem geológica da SM. Em seguida, subdividimos a SM em três porções (sul, centro e norte) com base no Sistema de Riftes Cenozóicos do Sudeste do Brasil (ZALÁN; OLIVEIRA, 2005). Este sistema compreende falhas geológicas paralelas à costa que surgiram na Era Cenozóica, entre 58 e 20 milhões de anos atrás (ZALÁN, 2012; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012).

Dividimos a porção sul da SM entre o rio Itajaí no estado de Santa Catarina e os riftes continentais do Alto Ribeira, Sete Barras e Ribeira de Iguape, coincidentes com o rio Ribeira de Iguape, nos estados do Paraná e São Paulo. Esta porção abrange o norte do estado de Santa Catarina, o leste do estado do Paraná, e a porção sul do estado de São Paulo (GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). A porção central da SM foi dividida entre o rio Ribeira de Iguape e o rifte continental de Volta Redonda, coincidente com o rio Guandu, no estado do Rio de Janeiro (ZALÁN; OLIVEIRA, 2005; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012), cobrindo a maior parte do leste do estado de São Paulo e o sul do estado do Rio de Janeiro. Por fim, dividimos a região norte da SM entre o rio Guandu e o rio Paraíba do Sul (GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). A porção norte da SM está inserida inteiramente no estado do Rio de Janeiro. Para os nomes regionais de diferentes montanhas e conjuntos serranos inseridos na SM adotamos as propostas de Gontijo-Pascutti et al. (2012).

Fontes de dados

Utilizamos a lista das espécies endêmicas da SM e uma base de dados compilada por MALAGOLI et al. (in prep., capítulo 1 desta tese). Esta base de dados foi produzida a partir de três fontes: (1) análise cuidadosa de espécimes preservados em coleções científicas; (2) trabalhos de campo realizados em localidades com lacunas de amostragem; e (3) dados disponíveis na literatura científica. As coleções científicas visitadas foram: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), incluindo parte da coleção Adolpho Lutz (AL-MN); Coleção de Anfíbios "Célio F. B. Haddad" (CFBH), Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP; Coleção de Anfíbios da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC-AMP); e Coleção de Anfíbios da Universidade Federal do Rio de Janeiro (ZUFRJ). Os pontos de ocorrência das espécies foram cuidadosamente obtidos e ajustados a partir de ferramentas como Google Earth®, Wikimapia® (disponível em: <http://wikimapia.org>) e Geoloc (disponível em: <http://splink.cria.org.br/geoloc>). Para detalhes veja Malagoli et al. (in prep., capítulo 1 desta tese).

Consideramos endêmicas da SM todas as espécies de anuros que foram registradas unicamente dentro da delimitação utilizada para a SM. Retiramos das análises três espécies exclusivas de duas ilhas mais distantes da costa: *Cycloramphus faustoi* e *Ololygon alcatrazes* da Ilha de Alcatrazes, e *Ololygon peixotoi* da Ilha da Queimada Grande. A retirada destas espécies do conjunto de dados foi necessária porque as quadrículas vizinhas a estas ilhas não possuíam informações, o que teria prejudicado as análises descritas abaixo. Também retiramos

das análises duas espécies exóticas que ocorrem na área delimitada da SM: *Eleutherodactylus johnstonei* e *Lithobates catesbeianus*. Seguimos as propostas de taxonomia e nomenclatura adotadas por Frost (2018).

Análise dos dados

Produzimos uma matriz de presença e ausência a partir do mapeamento das espécies em quadrículas de $0,2^\circ \times 0,2^\circ$, distribuídas na área delimitada da Serra do Mar. Em seguida, realizamos a análise de elementos bióticos (EB) (HAUSDORF; HENNIG, 2003) com o pacote *prabclus* (HAUSDORF; HENNIG, 2003, 2004), implementado no programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017). Esta análise testa a congruência não aleatória das distribuições de espécies e identifica grupos de espécies com distribuições significativamente agrupadas espacialmente, mais próximas e coincidentes entre si do que com outros grupos de espécies, não sendo necessária, portanto, a congruência estrita das distribuições (HAUSDORF, 2002; HAUSDORF; HENNIG, 2003). A análise de EB parte de duas premissas para que o modelo de vicariância seja confirmado. A primeira delas considera que a separação de biotas ancestrais, por eventos de vicariância, deve resultar em agrupamentos de táxons que apresentam distribuições mais semelhantes entre si do que o esperado ao acaso, ou seja, que Elementos Bióticos (conjuntos de espécies co-distribuídas) sejam identificados (HAUSDORF; HENNIG, 2003). A segunda pressupõe que as espécies mais proximamente relacionadas, resultantes de eventos de vicariância (*e.g.*, espécies pertencentes a um mesmo gênero), devem ocorrer em EBs distintos, ou seja, devem pertencer a diferentes agrupamentos de espécies ao longo de toda a área de estudo, e não estar agrupados em um mesmo EB (HAUSDORF, 2002; HAUSDORF; HENNIG, 2003, 2004), já que resultam de processos de fragmentação de biotas ancestrais.

Para testar a primeira premissa no pacote *prabclus* um teste de hipótese é realizado, já que o grau observado no agrupamento das distribuições pode ser explicado por três fatores: variação no tamanho das distribuições, variação do número de táxons por unidade geográfica e pela autocorrelação espacial das ocorrências de um único táxon (HAUSDORF; HENNIG, 2003). Para testar essas hipóteses são necessárias a execução de três procedimentos: aplicação de uma medida de distância entre as distribuições das espécies, um teste estatístico e a geração de um modelo nulo de distribuições geográficas (HAUSDORF; HENNIG, 2003). Como medida de distância, utilizamos o coeficiente geco para construir uma matriz de dissimilaridade a partir dos dados de presença e ausência (HENNIG; HAUSDORF, 2006). Este coeficiente é uma generalização da dissimilaridade de Kulczynski (veja SHI, 1993) e apresenta como vantagem levar em consideração as distâncias geográficas das distribuições dos táxons, permitindo o uso

de quadrículas mais refinadas (*i.e.*, com tamanho menor) e oferecendo maior robustez em relação a dados incompletos (*i.e.*, ausência de quadrículas em algumas porções da área de estudo, por falta de informação) (HENNIG; HAUSDORF, 2006). Para que o coeficiente geco funcione é necessário a escolha dos valores de distância geográfica (f), que variam de 0,1 a 0,2. Nós utilizamos o valor padrão de $f = 0,1$, mais indicado para dados de distribuição geográfica com maior resolução como os nossos (HENNIG; HAUSDORF, 2006), que foram cuidadosamente conferidos e ajustados (veja detalhes em MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese). Além disso, Hennig e Hausorf (2006), sugerem o uso de $f = 0,1$, quando as áreas de distribuição correspondem a regiões relativamente restritas geograficamente, como as que observamos para os anuros da SM (MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese). Utilizamos a estatística T (HAUSDORF; HENNIG, 2003), baseada na premissa de que em um agrupamento significativo de distribuições congruentes, as distâncias são menores entre as distribuições de um mesmo agrupamento e maiores entre as distribuições de agrupamentos diferentes (HAUSDORF; HENNIG, 2003; HENNIG; HAUSDORF, 2004). Essa estatística é medida como a razão entre a proporção fixa das menores e maiores distâncias, partindo-se do princípio de que seja menos distante para dados agrupados, quando em comparação com dados homogêneos (HAUSDORF; HENNIG, 2003). A distribuição do teste estatístico sob uma hipótese nula é aproximada pela simulação de Monte Carlo, que produz distribuições artificiais. Assim, o objetivo é que a simulação da distribuição do número de quadrículas se aproxime à distribuição real do número de quadrículas por área. O mesmo deve ocorrer com a simulação da distribuição de riqueza das quadrículas em relação à distribuição real da riqueza de quadrículas. Desta forma, a tendência de formar áreas com distribuições disjuntas é conduzida por um parâmetro que é sempre estimado a partir do conjunto de dados reais (HAUSDORF; HENNIG, 2003). Portanto, a análise compara a distribuição real com as distribuições geradas pelo modelo nulo. Para a análise utilizamos 1000 simulações (cf. NOGUEIRA et al., 2011; AZEVEDO et al., 2016). Em seguida, usamos a função *hprabclust*, que agrupa a matriz de dissimilaridade utilizando a partição de corte de um agrupamento hierárquico, classificando os agrupamentos que não podem ser atribuídos adequadamente a nenhum EB como componente de ruído (= “*noise component*”, HAUSDORF; HENNIG, 2003). Esta função necessita dos parâmetros *cutdist*, que é o valor da partição de corte, e o *nnout*, que é o número mínimo de táxons para formar um agrupamento (AZEVEDO et al., 2016; HENNIG, 2015). Para estimar o valor de *cutdist*, testamos valores de dissimilaridade dentro dos agrupamentos entre 0,1 e 0,5, contra um valor selecionado de *nnout* = 2, ou seja, a necessidade de pelo menos duas espécies para formar um agrupamento. Optamos por selecionar o valor que maximizava a

dissimilaridade dentro dos agrupamentos (*i.e.*, valor que resultasse em um maior número de EBs), mas que também preservasse sua contiguidade espacial. Por fim, utilizamos a função *prabclust*, que ordena a matriz de dissimilaridade com um dimensionamento multidimensional não-métrico (NMDS) (KRUSKAL, 1964) de quatro dimensões, permitindo a visualização do grau de agrupamento das distribuições de cada EB, incluindo os componentes de ruído (cf. AZEVEDO et al., 2016; HAUSDORF; HENNIG, 2003).

Para testar a segunda premissa do modelo de vicariância, ou distribuição de espécies proximamente relacionadas em diferentes elementos bióticos, também utilizamos o pacote *prabclus*, aplicando um teste de qui-quadrado (χ^2). O teste foi aplicado com a distribuição das espécies de um mesmo gênero entre os diferentes EBs em uma tabela cruzada, na qual as espécies estão nas linhas e os EBs nas colunas (veja aplicações em HAUSDORF; HENNIG, 2004, 2006b; CHEN, 2013; NOGUEIRA et al., 2011; GUEDES et al., 2014; AZEVEDO et al., 2016).

Conservação dos elementos bióticos

Analizamos o grau de conservação e proteção dos EBs a partir da distribuição geográfica das espécies que compõem cada EB, sobrepondo as distribuições com fragmentos florestais e unidades de conservação (UCs) de proteção integral. A distribuição das espécies foi estimada através de duas abordagens: para as espécies com mais de oito pontos de ocorrência, utilizamos modelos de nicho ecológico (MNE), que predizem áreas adequadas em uma região onde não se conhece a distribuição da espécie, utilizando dados de ocorrências conhecidas em conjunto com variáveis ambientais (PETERSON et al., 2011). Obtivemos as variáveis ambientais do banco de dados WorldClim, versão 2.0 (<http://worldclim.org/version2>; FICK; HIJMANS, 2017), e adequamos as mesmas à extensão do limite da SM, com resolução espacial de 0,0083° (~900 m). Para reduzir a dimensionalidade e colinearidade das variáveis ambientais, selecionamos apenas aquelas com índice de correlação de Spearman menor que $\rho < 0,6$ e que possuíam valores de Fator de Inflação da Variância (*Variance Inflation Factor* - VIF) menores que 3, utilizando a função “vifcor” do pacote *usdm* no software R v. 3.4.0 (GUISAN; THUILLER; ZIMMERMANN, 2017; R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017). As variáveis selecionadas para a construção dos MNEs foram: BIO03 (isotermalidade), BIO05 (temperatura máxima do mês mais quente), BIO 07 (amplitude térmica anual), BIO 12 (precipitação anual), BIO 15 (sazonalidade da precipitação).

Utilizamos quatro algoritmos para estimar o nicho e sua respectiva projeção espacial ou distribuição potencial das espécies: (1) Bioclim (NIX, 1986), (2) Domain – Gower Distance

(CARPENTER; GILLISON; WINTER, 1993), (3) Maximum Entropy – MaxEnt v. 3.4.1 (PHILLIPS et al., 2017) e (4) Support Vector Machine – SVM (TAX; DUIN, 2004; DRAKE; RANDIN; GUISAN, 2006). Em seguida, combinamos esses algoritmos para aumentar a acurácia dos resultados das predições, utilizando a abordagem de *ensembles* (ARAÚJO; NEW, 2007; DINIZ-FILHO et al., 2009; GUISAN; THUILLER; ZIMMERMANN, 2017). Modelamos cada espécie individualmente, utilizando uma partição dupla dos dados, sendo 70% para treino e 30% para teste, para avaliação de cada modelo a partir da métrica TSS (*True Skill Statistics* - TSS) (ALLOUCHE et al., 2006). Essa partição dos dados foi realizada 10 vezes para cada algoritmo e para cada espécie, resultando em 40 modelos e respectivos mapas (4 algoritmos $\times$ 10 replicações) para cada espécie. Utilizamos o limiar de corte de “máxima sensibilidade e especificidade” para transformar os valores contínuos de adequabilidade ambiental para valores binários de presença e ausência de espécies (LIU et al., 2016). Em seguida, sobreposemos os mapas resultantes dos 40 modelos para cada espécie para obter os mapas finais de distribuição de espécies, com valores das células dos mapas dos modelos finais variando de 0 a 40, correspondentes à frequência com que cada célula foi prevista como adequada para cada espécie em cada modelo (SOBRAL-SOUZA; LIMA-RIBEIRO; SOLFERINI, 2015). Todos os modelos foram gerados no software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017), com as funções “bioclim”, “gower” e “maxent” do pacote *dismo* (HIJMANS et al., 2017) e “ksvm” do pacote *kernlab* (KARATZOGLOU et al., 2004).

Para as espécies que não foram passíveis de modelagem por apresentarem menos de oito ocorrências, ou porque os modelos extrapolaram demasiadamente a distribuição potencial (erro de comissão), que apresentavam distribuição disjunta ou apenas um único ponto de registro, optamos por utilizar um buffer de 5 km ao redor de cada ponto de distribuição, dissolvendo os mesmos para que formassem uma feição única (GUEDES et al., 2014; DE MELLO et al., 2015). Não utilizamos mínimos polígonos convexos como forma de obtenção das áreas de distribuição das espécies, embora este método já tenha sido empregado em análises semelhantes (*e.g.*, GUEDES et al., 2014; DE MELLO et al., 2015). Devido à forma estreita e alongada da SM (veja MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese), esse procedimento poderia acarretar em número significativo de erros de comissão, já que muitos dos polígonos de ocorrência ultrapassariam os limites da SM.

De posse das distribuições das espécies, calculamos a porcentagem da distribuição de cada espécie que se encontrava inserida em fragmentos de vegetação nativa remanescente (floresta) e em UCs de proteção integral. Os dados de cobertura florestal utilizados foram obtidos de um raster binário de floresta com resolução de 30 m (0: não floresta, 1: floresta), a

partir do processamento do uso e cobertura da terra da Mata Atlântica (RIBEIRO et al., in prep.). Os dados referentes às unidades de conservação de proteção integral (municipais, estaduais e federais) foram obtidos em bases de dados abertas do Ministério do Meio Ambiente brasileiro (<http://mapas.mma.gov.br/i3geo/datadownload.htm>).

Por fim, as porcentagens da distribuição das espécies congruentes com florestas e em UCs, dentro de cada elemento biótico, tiveram seus valores transformados para logito, calculadas no pacote *car* no software R (FOX; WEISBERG, 2011; R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017), uma vez que estas porcentagens da distribuição correspondem às proporções da área de distribuição das espécies (veja WARTON; HUI, 2011). Logitos da porcentagem das distribuições das espécies foram comparados usando o teste de Kruskal-Wallis (HOLLANDER; WOLFE, 1973) e testes de comparação múltipla (ver SIEGEL; CASTELLAN, 1988), implementados no pacote *pgirmess* (GIRAUDOUX, 2018; R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017). Para todas as análises estatísticas, consideramos o nível de significância de $p < 0,05$ (ZAR, 2010).

Proposição de áreas de endemismo para os anuros da SM a partir dos elementos bióticos

A partir dos elementos bióticos recuperados, inferimos as áreas de endemismo (AE) para os anuros da SM a partir das áreas nucleares dos EBs (quadrículas em que mais de 30 % das espécies formadoras de um EB estão presentes). Esta seleção considerou a sobreposição entre estas áreas e a presença de no mínimo duas espécies com distribuições restritas (distribuição menor que 3.500 km²) e congruentes. Delimitamos as AEs de acordo com as feições geomorfológicas (*e.g.*, Serras, Planaltos e Morros) abrangidas por um ou mais EBs. Dasilva et al. (2016, 2017) propuseram algumas AEs para a SM baseadas em dados de opiliões. Assim, de acordo com cada caso, optamos por utilizar a mesma nomenclatura proposta por estes autores, a fim de não causar uma inflação taxonômica de novos nomes para as áreas de endemismo da SM.

Mapeamos os EBs e as AEs com o uso dos softwares de mapeamento QGIS 2.12.2 e ArcMap 10.1. Adicionalmente, verificamos se os EBs recuperados e as AEs propostas para a SM são congruentes com as falhas geológicas que dividem a SM em porções sul, central e norte.

Resultados

Registramos 168 espécies endêmicas para a SM, distribuídas em 28 gêneros e 12 famílias. Estes registros foram obtidos após a checagem e mapeamento de 28.804 registros, que incluíam vouchers de espécimes em coleções científicas (N = 26.026), registros obtidos em

trabalhos de campo ($N = 1.883$) e registros obtidos na bibliografia científica ($N = 895$). Deste total, 5.433 pontos de registros correspondem as espécies endêmicas da SM, dos quais 1.635 são pontos de registro não redundantes (pontos únicos).

Agrupamento das distribuições

As espécies endêmicas foram distribuídas em 134 células de $0,2^\circ \times 0,2^\circ$. O valor da estatística T foi de 0,397, significativamente menor ($p = 0,0009$) do que os valores esperados ao acaso obtidos pelas 1000 réplicas dos modelos nulos, que variaram entre 0,400 e 0,506, com média de 0,453. O teste indicou que as espécies endêmicas de anuros da SM foram significativamente agrupadas formando agrupamentos ao longo de toda a SM, e, portanto, corroborando a primeira premissa do modelo vicariante (veja HAUSDORF; HENNIG, 2003, 2004).

Determinação dos elementos bióticos

Recuperamos 22 EBs para a SM a partir do valor de *cutdist* de 0,25 (Tabela 1). Este foi o valor de *cutdist* que melhor representou os EBs recuperados, já que valores menores geravam números muito maiores de espécies que não contribuem para a delimitação de EBs, denominadas componentes de ruído (*noise*). Números maiores de *cutdist* resultavam em número semelhante ou muito menor de EBs, correspondentes a agrupamentos mais grosseiros (Tabela 1). As duas primeiras dimensões do NMDS resultaram em agrupamento de EBs congruentes com as três principais divisões geológicas da SM (Figura 1). Um total de 137 espécies (81,5%) contribuiu para a recuperação dos EBs e 31 espécies (18,5%) não foram agrupadas em nenhum EB e corresponderam ao componente de ruído (*noise*). O resultado do teste qui-quadrado não foi significativo ($X^2 = 329.44$, $p = 0,63$), não rejeitando, portanto, a segunda premissa do modelo de vicariante, de que espécies mais proximamente relacionadas não ocorrem em um mesmo EB (HAUSDORF; HENNIG, 2003, 2004), encontrando-se dispersas em diferentes regiões da área de estudo. Deste modo, segundo os resultados da análise de EBs, as duas premissas centrais do modelo vicariante foram corroboradas.

Nove EBs foram restritos à porção central da SM. Quatro EBs foram restritos à porção sul, e quatro exclusivos da porção norte da SM. Três EBs se distribuem nas porções sul e central e apenas um EB se distribuiu tanto na porção central quanto norte da SM. Um único EB se distribuiu nas três porções da SM (Figura 1). Os EBs recuperados possuem tamanhos diferentes, abrangendo desde grandes regiões a áreas reduzidas, variando entre 400 e 23.600 km² (Figuras 2 a 5).

Dois EBs abrangeram extensas porções da SM. O EB 14 foi o maior de todos, com 23.600 km², compreendendo toda a porção central, além de uma parte da porção sul e norte da SM (Figura 4A). Já o EB 11, ocupa 14.400 km² e se localiza exclusivamente na porção central da SM, abrangendo boa parte dos seus limites (Figura 3A).

Seis EBs possuem dimensões medianas que variam de 5.200 a 8.800 km². O EB 1 abrange a porção central e norte da SM, com 8.000 km² (Figura 2A). O EB 2 é restrito à porção central e ocupa 8.400 km² (Figura 2A). O EB 4 ocupa 6.800 km² e possui sua área localizada na porção sul da SM, com uma única quadrícula sobre a falha geológica que divide as porções sul e central da SM (Figura 2A). O EB 5 ocupa 8.800 km² e abrange a porção central da SM com uma quadrícula localizada na porção sul (Figura 2B). O EB 21 ocupa 5.200 km² de área e abrange a porção central da SM com uma quadrícula na porção sul (Figura 4B). O EB 22 ocupa 6.400 km² e abrange a porção sul e central da SM (Figura 5A).

Outros seis EBs possuem áreas pequenas, que variam entre 2.400 e 3.600 km². O EB 3 ocupa 2.400 km² de área e é restrito a porção central da SM (Figura 2B). O EB 6 possui área de 2.400 km² e se distribui exclusivamente da porção norte da SM (Figura 2B). O EB 15 ocupa área de 2.800 km² (Figura 4B) e o EB 17 possui área de 3.600 km² (Figura 5A), sendo ambos localizados na porção central da SM. Os EBs 18 e 20 possuem 3.200 km² de área cada um (Figuras 5B e 3B, respectivamente). O primeiro é restrito à porção central e o segundo é exclusivo da porção norte da SM.

Por fim, oito EBs possuem áreas bastante restritas, variando de 400 a 1.600 km². Os EBs 7 e 8 ocupam 1.600 km² cada um (Figuras 2B e 3A, respectivamente). O primeiro é restrito à porção sul e o segundo é exclusivo da porção norte da SM. O EB 9 possui área de 1.200 km², localizado na porção sul da SM (Figura 3A). Os EBs 10, 13 e 16 possuem área de 1200 km² cada um. Os dois primeiros se localizam na porção central e o último é exclusivo da porção sul da SM (Figura 3B). Os EBs 12 e 19 possuem área de 400 km² cada um (Figuras 3A e 5B, respectivamente). O primeiro está localizado na porção norte e o segundo na porção central da SM.

Descrições detalhadas da abrangência de cada EB, incluindo estados, localidades e respectivas espécies formadoras são apresentadas na Tabela 2.

Conservação dos elementos bióticos

Utilizamos 137 espécies endêmicas formadoras dos EBs nas análises de conservação. Os MNEs (modelos de nicho ecológico) com poucos erros de comissão foram aplicáveis

somente a 10 espécies, sendo a maior parte delas com distribuição restrita. Para o restante das espécies (127 spp.), aplicamos buffers de 5 km, a partir de cada ponto de ocorrência.

Em média, 76 % das distribuições de todas as espécies formadoras dos EBs encontram-se em floresta. A cobertura florestal remanescente congruente com a distribuição das espécies formadoras de EBs foi significativamente diferente entre os EBs (Kruskall-Wallis = 93,26, df = 21, $p < 0,01$; Figura 6). Os EBs 1 e 6 apresentaram as menores porcentagens de cobertura florestal (63 a 59%, respectivamente) e cobertura florestal significativamente menor que qualquer outro EB (Figura 6A). Os EBs 7, 10, 13 e 19 apresentaram os maiores valores percentuais de cobertura florestal (91 a 95%). Em relação às UCs, apenas 43% da área de distribuição geográfica das espécies formadoras dos EBs estão dentro de áreas protegidas, em média (Figura 6B). A porcentagem de proteção por UCs também diferiu entre os EBs (Kruskall-Wallis = 81,56, df = 21, $p < 0,01$). Os EBs 10, 13 e 19 apresentaram as maiores porcentagens de área protegida (81 a 93%). Mas os EBs 4, 9 e 16 apresentaram os menores valores percentuais de área protegida (0 a 0,01%) (Figura 6B).

Áreas de endemismo da Serra do Mar

Propomos tentativamente 11 áreas de endemismo (AEs) para os anfíbios anuros da Serra do Mar baseadas nos resultados obtidos na análise de elementos bióticos, localizadas em suas três diferentes porções.

- Porção sul

- Santa Catarina (SC): É formada pelos EBs 4, 9 e 16. Limitada a norte pela serra da Pedra Branca de Araraquara (localizada no sul do estado do Paraná) e ao sul pelo rio Itajaí, engloba escarpas e morros isolados em meio às planícies litorâneas. As altitudes variam entre 100 e 1.400 m, com vegetação composta por Floresta Ombrófila Densa Alto Montana, Montana, Submontana e de Terras Baixas, Campos de Altitude e Floresta Ombrófila Mista (com *Araucaria angustifolia*). Espécies representativas desta AE são: *Melanophryniscus milanoi*, *M. xanthostomus*, *Crossodactylus* aff. *caramaschii*, *Brachycephalus olivaceus*, *B. leopardus* e *Physalaemus insperatus* (Figura 7A).

- Paraná (PR): É formada pelos EBs 4, 7 e 22. Engloba a SM do estado do Paraná, incluindo o Primeiro Planalto Paranaense. Trecho com diversos maciços e escarpas íngremes voltadas para o mar, além de montanhas isoladas, com altitudes que variam entre 300 a mais de 1.700 m. A vegetação predominante é a Floresta Ombrófila Densa Submontana, Montana e Alto Montana e Campos de Altitude, além de Floresta Ombrófila Mista. Espécies representativas desta AE

são: *Bokermannohyla langei*, *Brachycephalus brunneus*, *B. ferruginus* e *Cycloramphus duseni* (Figura 7A).

- Porção central

- Maciço da Juréia e Serra do Itatins (MJSI): Formada pelo EB 13, abrange os maciços costeiros de mesmo nome localizados no extremo sul do estado de São Paulo. O maciço da Juréia apresenta encostas abruptas, embora o seu topo seja levemente aplainado. Com altitude máxima em torno dos 800 m, sua vegetação é composta por Floresta Ombrófila Densa Montana e Submontana com manchas de Campos de Altitude. A Serra do Itatins corresponde a um bloco rochoso alongado, com diversas elevações e picos rochosos. Em alguns trechos atinge altitudes superiores a 1.200 m e possui vegetação composta por Floresta Ombrófila Densa Alto Montana, Montana e Submontana. Espécies representativas desta AE são: *Cycloramphus juimirim*, *Hylodes dactylocinus*, *Ololygon jureia* e *Paratelmatobius* sp. Serra do Itatins (Figura 7B).

- Sul de São Paulo (SSP): Formada pelo EB 21, se localiza principalmente entre o planalto da Serra de Paranapiacaba e as encostas do vale do rio Ribeira de Iguape. A vegetação predominante é composta por Floresta Ombrófila Densa Alto Montana, Montana e Submontana, com altitudes variando entre 100 e 1.000 m. Espécies representativas desta AE são: *Boana caipora*, *Trachycephalus lepidus* e *Paratelmatobius* aff. *cardosoi* (Figura 7B).

- Serra do Mar de São Paulo (SMSP): Formada pelos EBs 2, 5 e 11, abrange a SM no Planalto Paulistano, Serra da Cantareira, sul da Baixada Santista (início da Serra de Paranapiacaba) até São Sebastião, incluindo a Ilha de São Sebastião (Ilhabela). As altitudes variam entre 700 a 1.000 m com alguns trechos chegando a mais de 1.400 m. A vegetação é composta por Floresta Ombrófila Densa Alto Montana, Montana, Submontana, Campos de Altitude e Cerrado em alguns trechos do Planalto Paulistano. Espécies representativas desta AE são: *Boana cymbalum*, *Brachycephalus* aff. *ephippium* 1, *Cycloramphus semipalmatus*, *Hylodes mertensi*, *Ischnocnema lactea*, *I. spanios*, *Megaelosia massarti*, *Paratelmatobius cardosoi*, *Physalaemus bokermanni* e *Proceratophrys pombali* (Figura 7B).

- Serra da Bocaina (Boc): Formada pelo EB 3, localiza-se na Serra da Bocaina englobando partes dos municípios de Cunha e Bananal. As altitudes variam de 1.000 a mais de 2.000 m em alguns trechos. A vegetação predominante é a Floresta Ombrófila Densa Alto Montana, Floresta Ombrófila Mista e manchas de Campos de Altitude. Espécies representativas desta AE são: *Bokermannohyla ahenea*, *B. clepsydra*, *Chiasmocleis altomontana*, *Hylodes* gr. *lateristrigatus* Bocaina, *Ischnocnema pusilla*, *Ololygon ariadne*, *Paratelmatobius gaigeae* e *Physalaemus barrioi* (Figura 7B).

- Litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro (LSRJ): Formada pelos EBs 10, 15, 17 e 18, abrange as serras e encostas adjacentes à Serra da Bocaina, planalto de Paraitinga-Paraibuna e Serras de Ubatuba, Paraty, Angra dos Reis e Mangaratiba, estas três últimas no sul do estado do Rio de Janeiro, incluindo áreas menos elevadas, já próximas à planície litorânea. As altitudes variam entre o nível do mar a mais de 1.500 m, com vegetação composta por Floresta Ombrófila Densa Alto Montana, Submontana e de Terras Baixas. Espécies representativas desta AE são: *Brachycephalus guarani*, *B. pitanga*, *B. toby*, *B. vertebralis*, *Hylodes* cf. *caete*, *Ischnocnema bolbodactyla*, *Ololygon angrensis*, *O. tupinamba* e *Proceratophrys izecksohni* (Figura 7B).

- Ilha Grande (IG): Formada pelo EB 19, abrange a ilha de mesmo nome e possui altitudes que variam entre o nível do mar até o pico máximo de 1.000 m. Apresenta relevo bastante variável com escarpas e encostas íngremes, além de picos rochosos. A vegetação predominante é a Floresta Ombrófila Densa Montana, Submontana e de Terras Baixas. Espécies representativas desta AE são: *Hylodes fredii*, *Phasmahyla* aff. *cruzi* e *Proceratophrys tupinamba* (Figura 7B).

- Porção norte

- Maciços Costeiros do Rio de Janeiro (MCRJ): Formada pelo EB 6, engloba os pães-de-açúcar como o Morro da Urca, o complexo Tijuca-Pedra Branca-Grumari e a Serra do Mendanha, rodeados pela Baixada Fluminense. Com morros e picos rochosos alcançando 1.000 m, a vegetação dominante é a Floresta Ombrófila Densa Montana e Submontana. Espécies representativas desta AE são: *Aplastodiscus albofrenatus*, *Cycloramphus* aff. *eleutherodactylus* Tijuca, *Hylodes nasus*, *Ischnocnema guentheri*, *I. parva*, *Ololygon perpusilla* e *Thoropa lutzi* (Figura 8).

- Serra dos Órgãos (Org): Formada pelos EBs 1 e 20, abrange complexos serranos com escarpas íngremes voltadas para o mar, com altitudes ultrapassando os 2.000 m, com picos atingindo mais de 2.300 m. Os diferentes tipos de vegetação são representados por Floresta Ombrófila Densa Alto Montana, Montana, Submontana e Campos de Altitude. Espécies representativas desta AE são: *Aplastodiscus flumineus*, *A. musicus*, *Bokermannohyla carvalhoi*, *Boana secedens*, *Crossodactylus aeneus*, *Cycloramphus brasiliensis*, *C. ohausi*, *C. organensis*, *Dendrophryniscus organensis*, *Fritziana fissilis*, *F. izecksohni*, *Hylodes pipilans*, *Ischnocnema gualteri*, *I. erythromera*, *I. venancioi*, *Ololygon v-signata*, *Proceratophrys appendiculata* e *Thoropa petropolitana* (Figura 8).

- Serra do Desengano (SD): Formada pelo EB 12, localiza-se no extremo norte da Serra dos Órgãos. Trata-se de serra parcialmente destacada desta primeira, por conta de desníveis acentuados e vales profundos entre os blocos principais. Também conhecida como Serra Grande (GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012), apresenta diversos pontões graníticos

semelhantes a pães-de-açúcar. Com altitudes que variam entre 100 e 1.000 m, possui picos que atingem mais de 1.700 m. A vegetação é composta por Floresta Ombrófila Densa Alto Montana, Montana e Submontana. Espécies representativas desta AE são: *Brachycephalus* aff. *didactylus* Desengano, *Brachycephalus* sp. Desengano, *Ischnocnema nanahallux* e *Zachaeus* sp. Desengano (Figura 8).

Entre as AEs propostas para a SM, apenas quatro não constavam da literatura (MJSI, IG, MCRJ e SD). Para as já reconhecidas, maiores detalhes sobre as áreas podem ser obtidos em Dasilva e Pinto-Da-Rocha (2011) e Dasilva et al. (2016, 2017).

Discussão

Embora a Serra do Mar seja apontada como um importante centro de endemismo, com diversas espécies exclusivas de diferentes grupos de organismos (*e.g.*, BRAGAGNOLO et al., 2015; RIBEIRO et al., 2006; GARCIA; PIRANI, 2005a; MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese), recuperamos pela primeira vez as unidades biogeográficas para os anfíbios anuros endêmicos da região. A obtenção destes resultados seria impossível sem uma base de dados refinada, considerando a forma alongada da SM e as dificuldades inerentes de sua delimitação (MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese).

O número de espécies endêmicas de anuros da SM é maior que o de qualquer outra serra brasileira que já teve suas espécies endêmicas analisadas detalhadamente (*e.g.*, CRUZ; FEIO, 2007; LEITE et al., 2008; LEITE, 2012; LOEBMANN; HADDAD, 2010). No entanto, a comparação é dificultada pelas grandes dimensões da SM (cerca de 1.500 km de extensão; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012) em relação a outras serras do Brasil, e também pelos numerosos estudos realizados em diversas localidades (veja síntese em MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese). O complexo serrano que mais se aproxima em tamanho da SM é a Serra do Espinhaço, que possui 162 espécies de anuros, das quais 47 são endêmicas (LEITE, 2012). No entanto, o número de espécies endêmicas em complexos serranos vizinhos à SM, como a Serra da Mantiqueira e a Serra do Espinhaço, deve aumentar consideravelmente com o incremento de estudos em lacunas de informações, compilações e atualização de dados (*e.g.*, CRUZ; FEIO, 2007; LEITE, 2012; NEVES et al., 2017), além do crescimento no número de espécies resultantes de novas descrições e de resoluções taxonômicas (*e.g.*, BARATA et al., 2013; LEITE, 2012; PINHEIRO et al., 2016).

Nossos resultados apontam que processos vicariantes foram importantes na formação da fauna de anuros endêmicos da SM, considerando os testes associados à análise de EB, que testa predições do modelo vicariante de diversificação (HAUSDORF, 2002; HAUSDORF;

HENNIG, 2003). De fato, há muitos exemplos de possível diversificação por vicariância para muitos grupos de anuros restritos à SM (*e.g.*, DIAS et al., 2013; GEHARA et al., 2017; WALKER et al., 2018; SABBAG et al., 2018), corroborando os resultados aqui apresentados. No entanto, esta não deve ser a única explicação para os padrões observados, já que outros processos como dispersão e extinção podem ser relevantes na formação de biotas e suas respectivas distribuições geográficas atuais (HAUSDORF, 2002; HAUSDORF; HENNIG, 2006), bem como eventos de poliploidização (*e.g.*, HADDAD et al., 1994). Tais processos e eventos, também podem resultar na recuperação de elementos bióticos (veja HAUSDORF; HENNIG, 2006), que nestes casos, são considerados como unidades geográficas, mas não unidades históricas (HAUSDORF, 2002). Contudo, levando-se em conta o elevado número de EBs recuperados, as respectivas congruências com as AEs propostas e as diversas espécies proximamente relacionadas e com distribuições coincidentes (MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese), os processos de dispersão pós-especiação não seriam capazes de explicar o agrupamento de distribuições aqui recuperados (veja NOGUEIRA et al., 2011; GUEDES et al., 2014) e provavelmente seriam menos influentes do que processos vicariantes para a formação dessas unidades biogeográficas.

Adicionalmente, é possível testar hipóteses com o uso de filogenias das espécies endêmicas da SM e verificar se os EBs podem ser considerados unidades históricas, comparando os cladogramas dos respectivos grupos. Os cladogramas de táxons podem ser convertidos em cladogramas de elementos, substituindo os nomes dos táxons pelo respectivo EB (veja HAUSDORF, 2002). No entanto, para a realização desta análise é necessária a disponibilidade de filogenias abrangendo todas as espécies endêmicas da SM, que embora ainda não disponíveis na sua totalidade, tem recebido contribuições recentes para diversos grupos (*e.g.*, FUSINATTO et al., 2013; SABBAG et al., 2018; WALKER et al., 2018). Portanto, nossos resultados fornecem uma base importante que pode ser utilizadas em futuras abordagens biogeográficas complementares.

A SM tem sido recuperada como unidade biogeográfica em diversos estudos com diferentes grupos de organismos (*e.g.*, CARNAVAL et al., 2014; SILVA et al., 2004; MÜLLER, 1973; OLIVEIRA et al., 2015). No entanto, este é o primeiro trabalho que aborda a recuperação de unidades biogeográficas internas, exclusivamente dentro dos limites da SM. Estudos focados na recuperação de unidades biogeográficas em cadeias de montanhas brasileiras são praticamente inexistentes. As poucas exceções são os trabalhos realizados na Serra do Espinhaço (*e.g.*, ECHTERNACHT et al., 2011; LEITE, 2012; RIBEIRO et al., 2012)

e um estudo recente realizado na Serra da Mantiqueira e sul da Serra do Espinhaço (NEVES et al., 2018), o que ressalta a importância dos resultados aqui apresentados.

Mesmo com a escassez de pesquisas que sejam comparáveis ao presente estudo em termos de localização, merecem destaque os estudos com opiliões da Mata Atlântica (DASILVA; PINTO-DA-ROCHA, 2011; DASILVA et al., 2016, 2017), por apresentarem unidades biogeográficas na SM muito semelhantes aos padrões recuperados aqui. Das 11 AEs propostas para anuros com base nos EBs, sete coincidem em grande parte com as já descritas para opiliões (DASILVA et al., 2016, 2017). No entanto, quatro AEs propostas para anuros não foram recuperadas para opiliões: MJSI (Maciço da Juréia e Serra do Itatins = EB 13; Figura 3B), IG (Ilha Grande = EB 19; Figura 5B), MCRJ (Maciços Costeiros do Rio de Janeiro = EB 6; Figura 2B) e SD (Serra do Desengano = EB 12; Figura 3A). Estas áreas possuem diversas espécies exclusivas de anuros (Tabela 2), mas não para opiliões. Para outras duas áreas, SC (Santa Catarina) e Org (Serra dos Órgãos), os resultados obtidos para opiliões apresentam semelhanças parciais com os alcançados aqui. Para Dasilva et al. (2016), a AE de SC possui maiores dimensões e abrange tanto as porções ao norte quanto ao sul do rio Itajaí, incluindo neste último caso as Serras do Tabuleiro e a Ilha de Santa Catarina (Florianópolis). No entanto, esta área é mais restrita para anuros, já que o limite sul da SM é o rio Itajaí (GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012), que também limita as espécies de anuros endêmicas da porção sul da SM (veja MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese), embora não represente uma barreira importante para opiliões. Para a AE da Serra dos Órgãos, Dasilva et al. (2016) recuperaram esta unidade como um todo e não unidades adicionais mais refinadas como no presente estudo (*e.g.*, MCRJ e SD). Portanto, de acordo com os nossos resultados, anuros parecem apresentar endemismos ainda mais restritos que opiliões, sobretudo se considerarmos os anuros estritamente relacionados aos maciços costeiros e ilhas. Mesmo assim, é notável a congruência dos padrões biogeográficos entre estes dois táxons. Anuros e opiliões apresentam diversas evidências de endemismo a áreas restritas (DASILVA et al., 2016; DUELLMAN, 1999; WELLS, 2007). Possivelmente estas semelhanças estão relacionadas à baixa vagilidade, restrições climáticas, ecológicas e fisiológicas comuns a estes dois grupos (BRAGAGNOLO et al., 2015; DASILVA et al., 2016; NAVAS, 2006; WELLS, 2007). Embora sejam necessários testes adicionais, a coincidência de padrões biogeográficos em escalas mais refinadas recuperados para anuros e opiliões na SM, talvez também seja válida para outros grupos com baixa capacidade de dispersão e maiores restrições ecológicas como grilos, bromélias ou mesmo peixes restritos a bacias hidrográficas de pequenas dimensões (DASILVA et al., 2016; RIBEIRO et al., 2006).

Na porção central da SM (EBs 2 e 11; Figuras 2A e 3B, respectivamente) há registros coincidentes de espécies endêmicas para diversas plantas, como *Vochysia selloi*, *Ocotea serrana*, *Quesnelia humilis*, *Heteropterys thyrsoidea* e *Myrcia retusa* (GARCIA; PIRANI, 2005a), e peixes, como *Trichomycterus paolence* e *Glandulocauda melanogenys* (RIBEIRO et al., 2006). Estas congruências nas distribuições de outros táxons também ocorrem na porção norte da SM (e.g., Serra dos Órgãos, EB 20; Figura 3B), com o peixe-cascudo *Pareiorhaphis garbei* (MAIA et al., 2013), a Eriocaulaceae *Paepalanthus ovatus* e a bromélia *Nidularium organense* (CNCFLORA, 2012e; FREITAS; TROVÓ, 2017). Ainda na porção norte da SM, estas congruências também são observáveis em pequenos EBs recuperados. Podemos destacar os Maciços Costeiros do Rio de Janeiro (EB 6; Figura 2B), com a bromélia *Vriesea amethystina* (CNCFLORA, 2012c), e a Serra do Desengano (EB 12; Figura 3A), com as bromélias *Alcantarea farneyi* e *Vriesea altimontana* (CNCFLORA, 2012a,d). Na porção sul da SM (EBs 4 e 9; Figuras 2A e 3A, respectivamente), os anuros também tem distribuição geográfica congruente com as distribuições de bromélias como a espécie *Dyckia monticola* (CNCFLORA, 2012b). Em contraste aos táxons que possuem menor vagilidade (e.g., anuros e opiliões), grupos que apresentam maior capacidade de dispersão, como aves e mamíferos, influenciam a formação de unidades biogeográficas maiores, não sendo detectados padrões muito restritos como aqueles aqui observados (VASCONCELOS, 2008; SILVA et al., 2004).

A maioria dos EBs recuperados coincide com as porções sul, central e norte da SM, embora poucos tenham extrapolado estes limites, considerando que algumas de suas espécies formadoras também ocorrem tanto no sul e centro, quanto no centro e norte da SM. Alguns EBs compreendem grandes regiões, mas a maioria possui áreas restritas. O EB 14 foi o maior de todos, englobando as três porções da SM, recuperando boa parte da SM e indicando que a esta serra como um todo pode ser considerada uma unidade biogeográfica, formada por espécies que apresentam ampla distribuição em mais de uma porção da SM, como *Dendrophryniscus brevipollicatus*, *Ololygon gr. perpusilla* e *Fritziana ohausi*. Entretanto, estes táxons podem representar complexos de espécies (BELL et al., 2012; WALKER et al., 2018; CRUZ, C.A.G. com. pess.), que poderão formar ou fazer parte de unidades biogeográficas menores e mais específicas, na medida em que espécies forem formalmente descritas a partir de tais complexos. Contudo, a maioria dos 22 EBs recuperados (14 EBs, ou 64% do total) apresenta áreas restritas de extensão entre 400 a 3.600 km², evidenciando o endemismo estreito e congruente de diversas espécies de anuros a trechos de planalto, montanhas, áreas de encosta, ilhas e conjuntos serranos específicos, associados a cada uma das três porções da SM.

O padrão de endemismo relacionado aos topos de morros e conjuntos serranos foi observado para opiliões na SM (BRAGAGNOLO et al., 2015; DASILVA et al., 2016), mas também para anuros e répteis Squamata no Cerrado (NOGUEIRA et al., 2011; VALDUJO et al., 2012) e para anuros e aves na Serra do Espinhaço (LEITE, 2012; VASCONCELOS, 2008). As AEs propostas para anuros (este estudo) e para opiliões na SM, são igualmente congruentes com as porções sul, central e norte da SM, reforçando a relevância das falhas geológicas existentes no rio Ribeira de Iguape (dividindo a porção sul e central) e também no rio Guandu (dividindo a porção central e norte) (GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012) na divisão das biotas (DASILVA et al., 2016; MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese). Estas falhas contribuem para a descontinuidade dos conjuntos serranos e alternância da vegetação (*i.e.*, de floresta para campo em função de elevações na altitude), pela presença de vales profundos e de grandes dimensões, associados a extensas áreas de baixada. Tais características parecem ser importantes para que a maioria das unidades biogeográficas recuperadas para a SM (EBs e AEs) não se sobreponha às principais falhas geológicas. Oliveira et al. (2017) observou que os rios amazônicos não representam barreiras para as AEs de aves, que se sobrepõem a tais limites geográficos. No entanto, os autores ressaltam a importância de fatores orográficos na delimitação de unidades biogeográficas como as AEs. Observação semelhante foi realizada por Godinho e Da Silva (2018), em relação à delimitação de unidades biogeográficas para os anuros amazônicos. Embora testes neste sentido estejam além dos objetivos deste trabalho, é possível inclusive que falhas geológicas mais internas, como, por exemplo, na porção central da SM (veja Figura 1, MALAGOLI et al., in prep. capítulo 1 desta tese; SAENZ et al., 2003), limitem alguns dos EBs recuperados, já que coincidem com a divisão entre algumas espécies de anuros do gênero *Ischnocnema* e *Paratelmatobius*. Por exemplo, tais falhas também parecem ter contribuído para processos de diversificação de peixes em Boracéia e Paranapiacaba (RIBEIRO et al., 2006).

Entre os estudos realizados aplicando os mesmos métodos aqui utilizados, nenhum deles recuperou tantos EBs quanto este trabalho (veja CARVALHO et al., 2011; CHEN, 2013; HAUSDORF; HENNIG, 2004; GUEDES et al., 2014; NOGUEIRA et al., 2011; XAVIER et al., 2015). O estudo de Azevedo et al. (2016) recuperou um número considerável de EBs para anuros (16) e para Squamata (18) no Cerrado, mas ainda assim em menor número do que os obtidos aqui. Estes estudos foram realizados em grandes regiões, utilizando quadrículas maiores (*e.g.*, 0,5°) quando comparados à escala por nós adotada. Além disso, dependendo do táxon utilizado como modelo (*i.e.*, que podem apresentar maior ou menor vagilidade) e do tamanho da área de estudo, unidades biogeográficas com pequenas dimensões podem não ser detectadas

com o uso de quadrículas muito grandes (veja exemplo em DASILVA et al., 2016). Adicionalmente, o grande número de EBs aqui recuperado reflete o elevado grau de microendemismos congruentes nas diferentes porções da SM. Embora três espécies insulares de anuros da SM não tenham sido incluídas na análise de EB, as ilhas às quais pertencem, Ilha da Queimada Grande e Ilha dos Alcatrazes, são consideradas AEs por possuírem ao menos duas espécies exclusivas (MORRONE, 1994) cada uma (BRASILEIRO et al., 2007a,b). Portanto, a não inclusão destes táxons nas análises não diminui a importância destas ilhas que possuem a mesma origem geológica da SM, em relação ao endemismo e conservação de sua herpetofauna.

A proteção de unidades biogeográficas é um dos principais objetivos da biogeografia da conservação, que além de reconhecer a necessidade da proteção de espécies únicas, aponta a importância de se preservar áreas e regiões que possuem singularidades do ponto de vista histórico e evolutivo (WHITTAKER et al., 2005; WHITTAKER; LADLE, 2011; SOBRAL-SOUZA et al., 2018). Nossos resultados sobre a conservação dos EBs recuperados, apontam que estas unidades biogeográficas possuem, em média, uma porcentagem relativamente alta de cobertura florestal remanescente. No entanto, a mesma situação não foi observada em relação à sua proteção pelas UCs de proteção integral atuais. Três dos EBs com as maiores porcentagens de cobertura florestal (EB 10, 13, 19), estão localizados na porção central da SM e também são os que apresentam as maiores porcentagens de proteção por UCs. Esses EBs possuem tamanhos pequenos (400 a 1.200 km²) e compreendem áreas muito específicas (*e.g.*, EB 10 = Serra de Ubatuba e região de Cunha, EB 13 = Serra do Itatins e Maciço da Juréia, EB 19 = Ilha Grande). Já na porção sul da SM, o EB 7 também apresenta uma porcentagem significativamente alta de cobertura florestal, mas possui uma porcentagem de proteção por UCs semelhante à maioria dos EBs, abaixo de 50%, em média (veja Figura 6). Ainda na porção sul, localizam-se os EBs com as menores porcentagens de proteção por UCs (EBs 4, 9 e 16), sendo que dois deles (EBs 9 e 16) estão completamente fora das áreas protegidas. Tais resultados evidenciam a ausência ou baixa representatividade de UCs de proteção integral nesta porção da SM. A maioria dos EBs nas porções central e norte possui ao menos parte de suas áreas nucleares (presença de mais de 30 % das espécies formadoras de um EB), protegidas pelas UCs. Isso possivelmente ocorre porque essas regiões estão localizadas, em geral, em áreas de difícil acesso como topos de montanhas, trechos de planalto com relevo acidentado e encostas, características que dificultam a ocupação humana com maior intensidade, e que foram priorizadas no passado como UCs (DEAN, 1996).

A criação de áreas protegidas em locais de difícil acesso, mas que também apresentam grande beleza cênica é algo comum, embora muitas vezes não representem áreas relevantes do

ponto de vista biológico, mas sim estratégicas do ponto de vista econômico e de manejo (*e.g.*, PRESSEY et al., 1993; GASTON et al., 2008). No entanto, na SM a criação das áreas protegidas em locais de difícil acesso e não tão interessantes do ponto de vista econômico no sentido mais predatório (*i.e.*, implantação de cidades ou grandes empreendimentos), parecem ter tido um efeito positivo, ao menos para parte das espécies de anuros que compõe as unidades biogeográficas aí localizadas. Contudo, porções mais interioranas da SM com extensos planaltos e vegetação campestre natural, foram mais facilmente ocupadas e tornaram-se cidades, como por exemplo Curitiba e São Paulo (veja GARCIA; PIRANI, 2005b), ou tiveram parte de suas paisagens naturais convertidas em pasto e plantações (*e.g.*, DEAN, 1996). Estes processos, podem ter contribuído para eliminar áreas importantes do ponto de vista biogeográfico, sobretudo aquelas que eventualmente apresentassem pequenas dimensões. Mesmo com a proteção parcial das UCs, os EBs não se encontram livres de pressões ou ameaças. Na SM, boa parte das áreas protegidas encontra-se no meio do caminho entre o planalto e a planície litorânea. Esta localização é estratégica para o transporte de diversos itens, que chegam a partir dos portos e precisam ser levados para o planalto, ou vice-versa. Portanto, a implantação de complexos logísticos, estradas, dutos de petróleo e gás, além de linhas de transmissão de energia são cada vez mais frequentes. Tais ameaças não são experimentadas apenas pelas UCs presentes na SM, mas em diversas regiões do globo (JONES et al., 2018).

Estudos biogeográficos futuros que integrem e avaliem fatores geológicos, ecológicos, filogenéticos e climáticos entre as serras do leste brasileiro, como a Serra do Mar, Serra da Mantiqueira, Serra do Espinhaço e Serra Geral (esta última no Rio Grande do Sul e sul de Santa Catarina), poderão contribuir para a elucidação de diversas questões históricas e evolutivas das faunas de anuros destes conjuntos de montanhas. Um exemplo interessante é o grupo de *Bokermannohyla martinsi* (FAIVOVICH et al., 2009), que é composto por três espécies relacionadas a dois dos complexos serranos citados acima (LEITE et al., 2008; FAIVOVICH et al., 2009). Na porção sul da SM, *Bokermannohyla langei* é registrada em dois únicos pontos na região de Morretes, no estado do Paraná (FROST, 2018; MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese), enquanto que na porção sul da Serra do Espinhaço, *Bokermannohyla martinsi* é restrita ao Quadrilátero Ferrífero, em Minas Gerais, e *Bokermannohyla juiju* é restrita à porção norte desta mesma serra, no estado da Bahia (LEITE, 2012). Padrões semelhantes são observados entre a SM e a Serra da Mantiqueira, com as espécies irmãs *Bokermannohyla astartea* e *B. ahenea* (FAIVOVICH, J. com. pess.) restritas a diferentes trechos da porção central da SM (MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese) e *B. gouveiai*, que é proximamente relacionada às duas espécies citadas acima (FAIVOVICH, J. com. pess.), mas é

restrita à Serra da Mantiqueira (FROST, 2018). Tais padrões evidenciam conexões históricas entre estes conjuntos serranos, que após sofrerem longos processos geológicos e climáticos resultaram na biota atual (DASILVA et al., 2017; LEITE, 2012).

As semelhanças entre as unidades biogeográficas recuperadas para anuros e opiliões, além da congruência das distribuições de outros grupos taxonômicos como peixes e plantas nas mesmas áreas, reforçam que os padrões de endemismo e as unidades biogeográficas aqui recuperadas são gerais e abrangem diferentes grupos. Portanto, nossos resultados fornecem uma hipótese robusta de regionalização para a SM, e que pode ser aplicada em planejamento estratégico para a conservação da biodiversidade.

Agradecimentos

Por facilitarem o acesso a espécimes sob seus cuidados, agradecemos às seguintes coleções: MZUSP, Taran Grant e Hussam Zaher; ZUEC, Luís Felipe Toledo e Karina Rebelo; MNRJ, José P. Pombal Jr., Pedro H. Pinna e Manoela W. Cardoso; ZUFRJ, Sergio Potsch de Carvalho-e-Silva e Marcia dos Reis Gomes. Somo muito gratos a Fausto E. Barbo pelo auxílio nas análises. Pelo apoio financeiro, agradecemos aos projetos nº 2008/54472-2, nº 2008/50928-1, nº 2013/50741-7, nº 2014/50342-8, nº 2014/23677-9 e 2017/09676-8 da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). O CNPq também apoiou a bolsa de doutorado de LRM (141259 / 2014-0) e bolsas de produtividade para RJS (304929 / 2015-8) e CFBH (302518/2013-4). Somos muito gratos ao geólogo João Alberto Bach de Oliveira e sua equipe da Petrobrás, por fornecerem dados e informações sobre o Sistema de Riftes Cenozóicos do Sudeste do Brasil.

Referências

- AB'SABER, A. N. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. **Geomorfologia**, v. 53, p. 1-23, 1977.
- ALLOUCHE, O.; TSOAR, A.; KADMON, R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). **Journal of Applied Ecology**, v. 43, p. 1223-1232, 2006.
- ALMEIDA, F. F. M.; CARNEIRO, C. D. R. Origem e evolução da Serra do Mar. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 28, p. 135-150, 1998.
- ALMEIDA, E. A. B.; SANTOS, C. M. D. Lógica da biogeografia de vicariância. In: CARVALHO, C. J. B., ALMEIDA, E. A. B. (Ed.). **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. São Paulo: Editora Roca, 2011. p. 52-62.

- ARAÚJO, M. B.; NEW, M. Ensemble forecasting of species distributions. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, p. 42-47, 2007.
- AZEVEDO, J. A. R.; VALDUJO, P. H.; NOGUEIRA, C. C. Biogeography of anurans and squamates in the Cerrado hotspot: coincident endemism patterns in the richest and most impacted savanna on the globe. *Journal of Biogeography*, v. 43, p. 2454-2464, 2016.
- BARATA, I. M.; SANTOS, M. T. T.; LEITE, F. S. F.; GARCIA, P. C. A. A new species of *Crossodactylodes* (Anura: Leptodactylidae) from Minas Gerais, Brazil: first record of genus within the Espinhaço Mountain Range. **Zootaxa**, v. 3731, p. 552-560, 2013.
- BARBO, F. E. **Biogeografia histórica e conservação das serpentes da floresta pluvial atlântica costeira do Brasil**. 2012. 173 f. Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, 2012.
- BELL, R. C.; BRASILEIRO, C. A.; HADDAD, C. F. B.; ZAMUDIO, K. R. Evolutionary history of *Scinax* treefrogs on land-bridge islands in south-eastern Brazil. **Journal of Biogeography**, v. 39, p. 1733-1742, 2012.
- BENTON, M. J. The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. **Science**, v. 323, p. 728-732, 2009.
- BRAGAGNOLO, C.; PINTO-DA-ROCHA, R.; ANTUNES JR., M.; CLOUSE, R. M. Phylogenetics and phylogeography of a long-legged harvestman (Arachnida: Opiliones) in the Brazilian Atlantic Rain Forest reveals poor dispersal, low diversity and extensive mitochondrial introgression. **Invertebrate Systematics**, v. 29, n. 4, p. 386-404, 2015.
- BRASILEIRO, C. A.; HADDAD, C. F. B.; SAWAYA, R. J.; MARTINS, M. A new and threatened species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from Queimada Grande Island, southeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 1391, p. 47-55, 2007a.
- BRASILEIRO, C. A.; HADDAD, C. F. B.; SAWAYA, R. J.; SAZIMA, I. A new and threatened island-dwelling species of *Cycloramphus* (Anura: Cycloramphidae) from southeastern Brazil. **Herpetologica**, v. 63, n. 4, p. 501-510, 2007b.
- CARNAVAL, A. C.; WALTARI, E.; RODRIGUES, M. T.; ROSAUER, D.; VANDERWAL, J.; DAMASCENO, R.; PRATES, I.; STRANGAS, M.; SPANOS, Z.; RIVERA, D.; PIE, M. R.; FIRKOWSKI, C. R.; BORNSCHEIN, M. R.; RIBEIRO, L. F.; MORITZ, C. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, p. 1792, 2014.
- CARPENTER, G.; GILLISON, N. A.; WINTER, J. DOMAIN. a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of animals and plants. **Biodiversity and Conservation**, v. 2, p. 667-680, 1993.
- CARVALHO, S. B.; BRITO, J. C.; CRESPO, E. J.; POSSINGHAM, H. P. Incorporating evolutionary process into conservation planning using species distribution data: a case study with the western Mediterranean herpetofauna. **Diversity and Distributions**, v. 17, p. 408-421, 2011.
- CHEN, Y. H. Biotic element analysis of reptiles of China: a test of vicariance model. **Current Zoology**, v. 59, p. 449-457, 2013.
- CNCFLORA. 2012a. *Alcantarea farneyi* in **Lista Vermelha da flora brasileira** versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <[http://cncflora.jbrj.gov.br/porta1/pt-br/profile/Alcantarea farneyi](http://cncflora.jbrj.gov.br/porta1/pt-br/profile/Alcantarea%20farneyi)>. Acesso em 4 junho 2018.
- CNCFlora. 2012b. *Dyckia monticola* in **Lista Vermelha da flora brasileira** versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <[http://cncflora.jbrj.gov.br/porta1/pt-br/profile/Dyckia monticola](http://cncflora.jbrj.gov.br/porta1/pt-br/profile/Dyckia%20monticola)>. Acesso em 4 junho 2018.

- CNCFLORA. 2012c. ***Vriesea amethystina* in Lista Vermelha da flora brasileira** versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <[http://cncflora.jbrj.gov.br/porta1/pt-br/profile/Vriesea amethystina](http://cncflora.jbrj.gov.br/porta1/pt-br/profile/Vriesea%20amethystina)>. Acesso em 4 junho 2018.
- CNCFLORA. 2012d. ***Vriesea altimontana* in Lista Vermelha da flora brasileira** versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <[http://cncflora.jbrj.gov.br/porta1/pt-br/profile/Vriesea altimontana](http://cncflora.jbrj.gov.br/porta1/pt-br/profile/Vriesea%20altimontana)>. Acesso em 4 junho 2018.
- CNCFLORA. 2012e. ***Nidularium organense* in Lista Vermelha da flora brasileira** versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <[http://cncflora.jbrj.gov.br/porta1/pt-br/profile/Nidularium organense](http://cncflora.jbrj.gov.br/porta1/pt-br/profile/Nidularium%20organense)>. Acesso em 6 junho 2018.
- CRACRAFT, J. Species diversity, biogeography, and the evolution of biotas. **American Zoologist**, v. 34, p. 33-47, 1994.
- CRISCI, J. V. The voice of historical biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 28, p. 157-168, 2000.
- CRUZ, C. A. G.; FEIO, R. N. Endemismos em anfíbios em áreas de altitude na Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. In: NASCIMENTO, L. B.; OLIVEIRA, M. E. (Ed.). **Herpetologia no Brasil II**. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, 2007. p. 117-126.
- DASILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R. História Biogeográfica da Mata Atlântica: opiliões (Arachnida) como modelo para sua inferência. In: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. (Ed.). **Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos**. São Paulo: Editora Roca, 2011. p. 221-238.
- DASILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; DESOUSA, A. M. História biogeográfica da Mata Atlântica: opiliões (Arachnida) como modelo para sua inferência. In: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. (Ed.). **Biogeografia da América do Sul: Análise de Tempo, Espaço e Forma**. 2ª ed. São Paulo: Editora Roca, 2016. p. 227-244.
- DASILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; MORRONE, J. J. Historical relationships of areas of endemism of the Brazilian Atlantic rain forest: a cladistic biogeographic analysis of harvestman taxa (Arachnida: Opiliones). **Current Zoology**, v. 63, n. 5, p. 525-535, 2017.
- DE MELLO, P. L. H.; MACHADO, R. B.; NOGUEIRA, C. C. Conserving Biogeography: habitat loss and vicariant patterns in endemic squamates of the Cerrado Hotspot. **PLoS ONE**, v. 10, n. 8, p. e0133995, 2015.
- DEAN, W. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira**. São Paulo: Companhia das Letras, 1996.
- DIAS, P. H. S.; AMARO, R. C.; CARVALHO-E-SILVA, A. M. P. T.; RODRIGUES, M. T. 2013. Two new species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura; Odontophrynidae) from the Atlantic forest, with taxonomic remarks on the genus. **Zootaxa**, v. 3682, p. 277-304, 2013.
- DINIZ-FILHO, J. A. F. et al. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. **Ecography**, v. 32, p. 897-906, 2009.
- DRAKE, J. M.; RANDIN, C.; GUIAN, A. Modelling ecological niches with support vector machines. **Journal of Applied Ecology**, v. 43, p. 424-432, 2006.
- DUELLMAN, W. E. Distribution patterns of amphibians in South America. In: DUELLMAN, W.E. (Ed.). **Patterns of distribution of amphibians: a global perspective**. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 1999. p. 255-328.

- ECHTERNACHT, L.; TROVÓ, M.; OLIVEIRA, C. T.; PIRANI, J. R. Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. **Flora**, v. 206, p. 782-791, 2011.
- FAIVOVICH, J.; LUGLI, L.; LOURENÇO, A. C. C.; HADDAD, C. F. B. A new species of the *Bokermannohyla martinsi* group from central Bahia, Brazil with comments on *Bokermannohyla* (Anura: Hylidae). **Herpetologica**, v. 65, p. 303-310, 2009.
- FAVRE, A.; PÄCKERT, M.; PAULS, S. U.; JÄHNIG, S. C.; UHL, D.; MICHALAK, I.; MUELLNER-RIEHL, A. N. The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas. **Biological Reviews**, v. 90, p. 236-253, 2015.
- FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, p. 4302-4315, 2017.
- FOX, J.; WEISBERG, S. **An {R} Companion to Applied Regression**. 2 ed. Thousand Oaks CA: Sage, 2011. Disponível em
<<http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>>;
- FREITAS, H. M. V.; TROVÓ, M. 2017. Eriocaulaceae da região serrana do estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, v. 68, n. 2, p. 749-757, 2017.
- FROST, D.R. 2018. **Amphibian species of the world: an online reference**. Version 6.0 (26 April, 2018). Electronic Database accessible at
<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- FUSINATTO, L. A.; ALEXANDRINO, J.; HADDAD, C. F. B.; BRUNES, T. O.; ROCHA, C. F. D.; SEQUEIRA, F. Cryptic genetic diversity is paramount in small-bodied amphibians of the genus *Euparkerella* (Anura: Craugastoridae) endemic to the Brazilian Atlantic Forest. **PLoS ONE**, v. 8, n. 11, p. e79504, 2013
- GARCIA, R. J. F.; PIRANI, J. R. Análise florística, ecológica e fitogeográfica do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar (São Paulo, SP), com ênfase nos campos junto à crista da Serra do Mar. **Hoehnea**, v. 32, n. 1, p. 1-48, 2005a.
- GARCIA, R. J. F.; PIRANI, J. R. Análise sobre a interferência antrópica na origem dos campos do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo. **Paisagem Ambiente**, n. 20, p. 131-151, 2005b.
- GASTON, K. J.; JACKSON, S. F.; CANTÚ-SALAZAR, L.; CRUZ-PIÑÓN, G. The ecological performance of protected areas. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 93-113, 2008.
- GEHARA, M.; BARTH, A.; OLIVEIRA, E. F.; COSTA, M. A.; HADDAD, C. F. B.; VENCES, M. Model-based analyses reveal insular population diversification and cryptic frog species in the *Ischnocnema parva* complex in the Atlantic forest of Brazil. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 112, p. 68-78, 2017.
- GIRAUDOUX, P. pgirmess: Spatial Analysis and Data Mining for Field Ecologists. 2018. R package version 1.6.9. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>>.
- GUISAN, A.; THUILLER, W.; ZIMMERMANN, N. E. Habitat Suitability and Distribution Models: with applications in R. Cambridge: Cambridge University Press, 2017.
- GUEDES, T. B.; SAWAYA, R. J.; NOGUEIRA, C. C. Biogeography, vicariance and conservation of snakes of the neglected and endangered Caatinga region, north-eastern Brazil. **Journal of Biogeography**, v. 41, p. 919-931, 2014.
- GODINHO, M. B. C.; DA SILVA, F. R. The influence of riverine barriers, climate, and topography on the biogeographic regionalization of Amazonian anurans. **Scientific Reports**, v. 8, p. 1-11, 2018.
- GONTIJO-PASCUTTI, A. H. F.; HASUI, Y.; SANTOS, M., SOARES JÚNIOR, A. V.; SOUZA, I. A. As Serras do Mar e da Mantiqueira. In: HASUI, Y.; CARNEIRO, C. D. R.; ALMEIDA, F. F. M.; BARTORELLI, A. (Org.) **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca, 2012. p. 549-571.

- HADDAD, C. F. B.; POMBAL JR, J. P.; BATISTIC R. F. Natural hybridization between diploid and tetraploid species of leaf-frogs, genus *Phyllomedusa* (Amphibia). **Journal of Herpetology**, v. 28, p. 425-430, 1994.
- HAROLD, A. S.; MOOI, R. D. Areas of endemism: Definition and recognition criteria. **Systematic Biology**, v. 43, p. 261-266, 1994.
- HAUSDORF, B. Units in biogeography. **Systematic Biology**, v. 51, p. 648-652, 2002.
- HAUSDORF, B.; HENNIG, C. Biotic element analysis in biogeography. **Systematic Biology**, v. 52, p. 717-723, 2003.
- HAUSDORF, B.; HENNIG, C. Does vicariance shape biotas? Biogeographical tests of the vicariance model in the north-west European land snail fauna. **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 1751-1757, 2004.
- HAUSDORF, B.; HENNIG, C. Biotic element analysis and vicariance biogeography. In: EBACH, M.C.; TANGNEY, R.S. (Ed.), **Biogeography in a changing world**, CRC Press, Boca Raton, FL, 2006a. p. 95-116.
- HAUSDORF, B.; HENNIG, C. Biogeographical tests of the vicariance model in Mediterranean land snails. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 1202-1211, 2006b.
- HENNIG, C. 2015. Package 'prabclus'. Functions for clustering of presence-absence, abundance and multilocus genetic data. Accessible at: <https://cran.r-project.org/web/packages/prabclus/prabclus.pdf>
- HENNIG, C.; HAUSDORF, E. Distance-based parametric bootstrap tests for clustering of species ranges. **Computational Statistics; Data Analysis**, v. 45, p. 875-895, 2004.
- HENNIG, C.; HAUSDORF, B. A robust distance coefficient between distribution areas incorporating geographic distances. **Systematic Biology**, v. 55, p. 170-175, 2006.
- HIJMAN, R. J. et al. **dismo: Species Distribution Modeling**. 2017. R package version 1.1-1. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=dismo>>.
- HOORN, C.; PERRIGO, A.; ANTONELLI, A. Mountains, climate and biodiversity: an introduction. In: HOORN, C.; PERRIGO, A.; ANTONELLI, A. (eds.). **Mountains, climate and biodiversity**. Wiley-Blackwell Press, First Edition, 2018. p. 1-13.
- IBGE. 2006. **Mapa de unidades de relevo do Brasil**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, IBGE. Disponível em: ftp://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/geomorfologia/mapas/brasil/relevo_2006.pdf
- IUCN. 2017. **The IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2017-3. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 17 April 2018.
- JONES, K. R.; VENTER, O.; FULLER, R. A.; ALLAN, J. R.; MAXWELL, S. L.; NEGRET, P. J.; WATSON, J. E. M. One-third of global protected land is under intense human pressure. **Science**, v. 360, p. 788-791, 2018.
- KARATZOGLOU, A. et al. kernlab - an S4 package for kernel methods in R. **Journal of Statistical Software**, v. 11, n. 9, p. 1-20, 2004.
- KREFT, H.; JETZ, W. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. **Journal of Biogeography**, v. 37, p. 2029-2053, 2010.
- KRUSKAL, J. B. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a non-metric hypothesis. **Psychometrika**, v. 29, p. 1-27, 1964.
- LEITE, F. S. F.; JUNCÁ, F. A.; ETEROVICK, P. C. Status do conhecimento, endemismo e conservação dos anfíbios anuros da Serra do Espinhaço, Brasil. **Megadiversidade**, v. 4, p. 182-200, 2008.
- LEITE, F. S. F. **Taxonomia, biogeografia e conservação dos anfíbios da Serra do Espinhaço**. 2012. 123 f. Tese (Doutorado em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre) - Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2012.

- LIU, C.; NEWELL, G.; WHITE, M. On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 1, p. 337-348, 2016.
- LOEBMANN, D.; HADDAD, C. F. B. Amphibians and reptiles from a highly diverse area of the Caatinga domain: composition and conservation implications. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 227-256, 2010.
- MAIA, G. F.; PAIVA, R. E. C.; SANTOS, A. B.; LAZZAROTTO, H.; LIMA, S. M. Q. New distribution record for the threatened armoured suckermouth catfish *Pareiorhaphis garbei* (Ihering, 1911) (Siluriformes: Loricariidae) in São João river basin, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Check List**, v. 9, p. 1113-1116, 2013.
- MALAGOLI, L. R.; DE SÁ, F. P.; CANEDO, C.; HADDAD, C. F. B. A new species of *Hylodes* (Anura, Hylodidae) from Serra do Mar, southeastern Brazil: The fourth with nuptial thumb tubercles. **Herpetologica**, v. 73, p. 136-147, 2017.
- MALAGOLI, L. R.; GIOVANELLI, J. G. R.; SAWAYA, R. J.; HADDAD, C. F. B. Anurans of Serra do Mar, South and Southwest Brazil: species composition and distribution patterns. In prep., capítulo 1 desta tese.
- MERCKX, V. S. F. Y.; HENDRIKS, K. P.; BEENTJES, K. K.; MENNES, C. B., et al. Evolution of endemism on a young tropical mountain. **Nature**, v. 524, n. 347-350, 2015.
- MORRONE, J. J. On the identification of areas of endemism. **Systematic Biology**, v. 43, p. 438-441, 1994.
- MORRONE, J. J. Biogeographical regionalization of the Neotropical region. **Zootaxa**, v. 3782, p.1-110, 2014.
- MORRONE, J. J. The spectre of biogeographical regionalization. **Journal of Biogeography**, v. 45, p. 282-288, 2018.
- MÜLLER, P. **The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm**. The Hague: dr. W. Junk B. V. Publishers, 1973.
- NAVAS, C. A. Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. **Integrative and Comparative Biology**, v. 46, p. 82-91, 2006.
- NEVES, M. O.; PEREIRA, E. A.; LIMA, L. M. C.; FOLLY, H.; OLIVEIRA, E. F.; SANTANA, D. J., Feio, R. N. Anurans of Serra Negra da Mantiqueira, Zona da Mata of Minas Gerais, Brazil: a priority area for biodiversity conservation. **Herpetology Notes**, v. 10, p. 297-311, 2017.
- NEVES, M. O.; PEREIRA, E. A.; SUGAI, J. L. M. M.; ROCHA, S. B.; FEIO, R. N.; SANTANA, D. J. Distribution pattern of anurans from three mountain complexes in southeastern Brazil and their conservation implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 90, n. 2, p. 1611-1623, 2018.
- NIX, H. A biogeographic analysis of Australian Elapid snakes. In: LONGMORE, R. (Eds.) **Snakes: Atlas of Elapid snakes of Australia**. Canberra: Bureau of Flora and Fauna, 1986, p. 4-10.
- NOGUEIRA, C. C.; RIBEIRO, S.; COSTA, G. C.; COLLI, G. R. Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. **Journal of Biogeography**, v. 38, p. 1907-1922, 2011.
- OLIVEIRA, U.; BRESOVIT, A. D.; SANTOS, A. J. Delimiting areas of endemism through Kernel Interpolation. **PLoS ONE**, v. 10, n. 1, p. e0116673, 2015.
- OLIVEIRA, U.; VASCONCELOS, M. F.; SANTOS, A. J. Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemism. **Scientific Reports**, v. 7, p. 2992, 2017.
- PETERSON, A. T. et al. **Ecological Niches and Geographic Distributions**. Monographs in Population Biology 49. New Jersey: Princeton University Press, 2011.

- PHILLIPS, S. J. et al. Opening the black box: an open-source release of Maxent. **Ecography**, v. 40, p. 887-893, 2017.
- PINHEIRO, P. D. P.; PEZZUTI, T. L.; LEITE, F. S. F.; GARCIA, P. C. A.; HADDAD, C. F. B.; FAIVOVICH, J. A new species of the *Hypsiboas pulchellus* Group from the Serra da Mantiqueira, Southeastern Brazil (Amphibia: Anura: Hylidae). **Herpetologica**, v. 72, n. 3, p. 256-270, 2016.
- PLATNICK, N. I. **On areas of endemism. Austral Systematic Botany**. 4, xi-xii, 1991.
- PRESSEY, R. L.; HUMPHRIES, C. J.; MARGULES, C.R.; VANE-WRIGHT, R. I.; WILLIAMS, P. H. Beyond opportunism—key principles for systematic reserve selection. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 8, p. 124-128, 1993.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. 2017. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 20 jun. 2017.
- RIBEIRO, A. C.; LIMA, F. C. T.; RICCOMINI, C.; MENEZES, N. A. Fishes of the Atlantic rainforest of Boracéia: testimonies of the Quaternary fault reactivation within a Neoproterozoic tectonic province in Southeastern Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 17, p. 157-164, 2006.
- RIBEIRO, M. C. et al. ATLANTIC SPATIAL: a dataset of spatial variables from the Atlantic Forest of South America (in prep.).
- RIBEIRO, P. L.; RAPINI, A.; SOARES-E-SILVA, U. C.; KONNO, T. U. P.; DAMASCENA, L. S.; VAN DEN BERG, C. Spatial analyses of the phylogenetic diversity of *Minaria* (Apocynaceae): assessing priority areas for conservation in the Espinhaço Range, Brazil. **Systematics and Biodiversity**, v. 10, p. 317-331, 2012.
- ROSEN, D. E. Vicariant patterns and historical explanations in biogeography. **Systematic Zoology**, v. 27, p. 159-188, 1978.
- ROTHERMEL, B. B.; SEMLITSCH, R. D. An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. **Conservation Biology**, v. 16, p. 1324-1332, 2002.
- SABBAG, A. F.; LYRA, M. L.; ZAMUDIO, K. R.; HADDAD, C. F. B.; FEIO, R. N.; LEITE, F. S. F.; GASPARINI, J. L.; BRASILEIRO, C. A. Molecular phylogeny of Neotropical rock frogs reveals a long history of vicariant diversification in the Atlantic forest. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 122, p. 142-156, 2018.
- SAENZ, C. A. T.; HACKSPACHER, P. C.; HADLER-NETO, J. C.; IUNES, P. J.; GUEDES, S.; RIBEIRO, L. F. B.; PAULO, S. R. Recognition of Cretaceous, Paleocene, and Neogene tectonic reactivation through apatite fission-track analysis in Precambrian areas of southeast Brazil: association with the opening of the south Atlantic Ocean. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 15, p. 765-774, 2003.
- SCLATER, P. L. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. **Journal of the Proceedings of the Linnean Society: Zoology**, v. 2, p. 130-136, 1858.
- SHI, G. R. Multivariate data analysis in palaeoecology and palaeobiogeography - a review. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 105, p. 199-234, 1993.
- SIGRIST, M. S.; CARVALHO, C. J. B. Detecção de áreas de endemismo em duas escalas espaciais utilizando a Análise de Parcimônia de Endemismos: região Neotropical e Mata Atlântica. **Biota Neotropica**, v. 8, n. 4, p. 33-42, 2008.
- SILVA, J. M. C.; SOUSA, M. C.; CASTELLETTI, C. H. M. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. **Global Ecology and Biogeography**, v. 13, p. 85-92, 2004.
- SOBRAL-SOUSA, T.; LIMA-RIBEIRO, M. S.; SOLFERINI, V. N. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. **Evolutionary Ecology**, v. 29, p. 1, 2015.

- SOBRAL-SOUZA, T., et al. Efficiency of protected areas in Amazon and Atlantic Forest conservation: a spatio-temporal view. **Acta Oecologica**, v. 87, p. 1-7, 2018.
- SZUMIK, C.; AAGESEN, L.; CASAGRANDA, D.; ARZAMENDIA, V.; GIACOMO, D., GIRAUDO, A.; GOLOBOFF, P.; GRAMAJO, C.; KOPUCHIAN, C.; KRETZSCHMAR, S.; LIZARRALDE, M.; MOLINA, A. Detecting areas of endemism with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds, and insects from Argentina. **Cladistics**, v. 28, p. 317-329, 2012.
- TAX, D. M. J.; DUIN, R. P. W. Support vector data description. **Machine Learning**, v. 54, p. 45-66, 2004.
- VALDUJO, P. H.; SILVANO, D. L.; COLLI, G.; MARTINS, M. Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a Neotropical hotspot. **South American Journal of Herpetology**, v. 7, p. 63-78, 2012.
- VASCONCELOS, M. F. Mountaintop endemism in eastern Brazil: Why some bird species from campos rupestres of the Espinhaço Range are endemic to the Cerrado Region? **Revista Brasileira de Ornitologia**, v. 16, p. 348-362, 2008.
- XAVIER, A. L.; GUEDES, T. B.; NAPOLI, M. F. Biogeography of anurans from the poorly known and threatened coastal sandplains of eastern Brazil. **PLoS ONE**, v. 10, n. 6, p. e0128268, 2015.
- WALLACE, A. R. **The geographical distribution of animals: with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface.** Vol. 1. MacMillan and Co., London, 1876.
- WALKER, M.; LYRA, M. L.; HADDAD, C. F. B. Phylogenetic relationships and cryptic species diversity in the Brazilian egg-brooding tree frog, genus *Fritziana* Mello-Leitão 1937 (Anura: Hemiphractidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 123, p. 59-72, 2018.
- WARTON, D. I.; HUI, F. K. C. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. **Ecology**, v. 92, p. 3-10, 2011.
- WELLS, K. D. **The ecology and behavior of amphibians.** The University of Chicago Press, Chicago, 2007.
- WERNECK, M. S.; SOBRAL, M. E. G.; ROCHA, C. T. V.; LANDAU, E. C.; STEHMANN, J. R. Distribution and endemism of angiosperms in the Atlantic Forest. **Natureza & Conservação**, v. 9, n. 2, p. 188-193, 2011.
- WHITTAKER, R. J.; ARAÚJO, M. B.; JEPSON, P.; LADLE, R. J.; WATSON, J. E. M.; WILLIS, K. J. Conservation biogeography: assessment and prospect. **Diversity and Distributions**, v. 11, p. 3-23, 2005.
- WHITTAKER, R. J.; LADLE, R. J. 2011. The roots of conservation biogeography. In: LADLE, R. J.; WHITTAKER, R. J. (eds) **Conservation biogeography**. Blackwell Publishing Ltd, 2012. p. 3-12.
- ZALÁN, P. V. Origem e evolução das bacias do Sudeste. In: HASUI, Y.; CARNEIRO, C.D.R.; ALMEIDA, F.F.M.; BARTORELLI, A. (Org.) **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca, 2012. p. 544-548.
- ZALÁN, P. V.; OLIVEIRA, J. A. B. Origem e evolução estrutural do sistema de riftes cenozóicos do Sudeste do Brasil. **Boletim das Geociências - Petrobras**, v. 13, n. 2, p. 269-300, 2005.
- ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. 5 ed. Prentice Hall, USA, 2010.

Tabelas

Tabela 1. Valores de *cutdist* (0,1 a 0,5) com as espécies não classificadas em nenhum elemento biótico (componentes de ruído = Noise). Para análises posteriores o valor de *cutdist* escolhido foi o de 0,25 (ressaltado em negrito), que maximizou o número de elementos bióticos recuperados com número relativamente baixo de espécies correspondentes a componentes de ruído (veja maiores detalhes no texto).

Valores de <i>cutdist</i>	0,1	0,15	0,2	0,25	0,3	0,35	0,4	0,45	0,5
<i>Noise</i>	105	82	47	31	15	8	3	3	0
Número de Elementos bióticos	15	19	25	22	21	18	15	13	11

Tabela 2. Elementos bióticos (EB) recuperados para a Serra do Mar e respectivas regiões, localidades específicas (entre parênteses), estados de abrangência e listagem das espécies endêmicas formadoras de cada EB.

Elemento Biótico (EB)	Regiões, localidades específicas (entre parênteses) e estados de abrangência	Número de spp. endêmicas	Espécies endêmicas
EB 1	Centro e Norte da Serra do Mar (Paraty, Bocaina, Bananal, Serra dos Órgãos, Tijuca, região de Paracambi). Abrange a porção norte do estado de São Paulo e porções sul, central e norte do estado do Rio de Janeiro.	20	<i>Aplastodiscus flumineus</i> , <i>A. musicus</i> , <i>Boana secedens</i> , <i>Crossodactylus aeneus</i> , <i>Cycloramphus brasiliensis</i> , <i>C. ohausi</i> , <i>C. organensis</i> , <i>Dendrophryniscus organensis</i> , <i>Fritziana</i> aff. <i>fissilis</i> 5, <i>F. fissilis</i> , <i>F. izecksohni</i> , <i>Hylodes pipilans</i> , <i>Ischnocnema gualteri</i> , <i>I. venancioi</i> , <i>Megaelosia goeldii</i> , <i>Ololygon albicans</i> , <i>Ololygon melloi</i> , <i>Physalaemus</i> aff. <i>maculiventris</i> , <i>Proceratophrys appendiculata</i> e <i>Thoropa petropolitana</i>
EB 2	Centro da Serra do Mar (início da Serra de Paranapiacaba (Curucutu), Paranapiacaba, Boracéia, Serras do Juquerirê I e II, e de Guaratuba). Abrange somente o estado de São Paulo.	14	<i>Boana cymbalum</i> , <i>Brachycephalus</i> aff. <i>ephippium</i> 1, <i>Cycloramphus semipalmatus</i> , <i>Hylodes</i> aff. <i>phyllodes</i> PN, <i>H. mertensi</i> , <i>Ischnocnema gehrti</i> , <i>I. spanios</i> , <i>Megaelosia massarti</i> , <i>Paratelmatobius cardosoi</i> , <i>P. yepiranga</i> , <i>Phrynomedusa fimbriata</i> , <i>Physalaemus bokermanni</i> , <i>P. moreirae</i> e <i>Proceratophrys pombali</i>
EB 3	Centro da Serra do Mar (Parte de Cunha, Serra da Bocaina e Bananal). Abrange o norte do estado de São Paulo e uma pequena porção do Sul do estado do Rio de Janeiro.	10	<i>Bokermannohyla ahenea</i> , <i>B. clepsydra</i> , <i>Chiasmocleis altomontana</i> , <i>Hylodes</i> gr. <i>lateristrigatus</i> Bocaina, <i>Ischnocnema</i> aff. <i>holti</i> Campo Fruticultura, <i>I. pusilla</i> , <i>Ololygon ariadne</i> , <i>Paratelmatobius gaigeae</i> , <i>Physalaemus barrioi</i> e <i>Proceratophrys gladius</i>
EB 4	Sul da Serra do Mar, incluindo uma pequena parte sobre a falha geológica no limite entre as porções sul e central, no Vale do Ribeira (inclui as Serras de Jaraguá, Queimada, Quiriri, Morretes e Marumbi). Abrange o estado de Santa Catarina, porção central da Serra do Mar no estado do Paraná, e um ponto na porção sul do estado de São Paulo.	8	<i>Boana semiguttata</i> , <i>Brachycephalus mariaeterezae</i> , <i>B. olivaceus</i> , <i>Crossodactylus</i> aff. <i>caramaschii</i> , <i>Cycloramphus izecksohni</i> , <i>C. rhyakonastes</i> , <i>Melanophryniscus xanthostomus</i> e <i>Scythrophrys sawayae</i>
EB 5	Centro da Serra do Mar com uma área no Sul (Serra de Paranapiacaba, Curucutu, Paranapiacaba, Boracéia). Abrange principalmente o centro do estado de São Paulo.	7	<i>Bokermannohyla astartea</i> , <i>Cycloramphus acangatan</i> , <i>C. dubius</i> , <i>Hylodes caete</i> , <i>Ischnocnema</i> aff. <i>spanios</i> , <i>I. hoehnei</i> e <i>Vitreorana</i> aff. <i>eurygnatha</i>
EB 6	Norte da Serra do Mar (complexo Tijuca, Pedra Branca e Grumari e porção sul da Serra dos Órgãos). Abrange o centro do estado do Rio de Janeiro.	7	<i>Aplastodiscus albofrenatus</i> , <i>Cycloramphus</i> aff. <i>eleutherodactylus</i> Tijuca, <i>Hylodes nasus</i> , <i>Ischnocnema guentheri</i> , <i>I. parva</i> , <i>Ololygon perpusilla</i> e <i>Thoropa lutzi</i>
EB 7	Sul da Serra do Mar (Picos Paraná, Caratuba, Igreja e Marumbi, Serra da Graciosa e Morretes). Abrange o estado do Paraná.	7	<i>Bokermannohyla langei</i> , <i>Brachycephalus brunneus</i> , <i>B. ferruginus</i> , <i>B. pombali</i> , <i>Cycloramphus duseni</i> , <i>Ischnocnema paranaensis</i> e <i>Melanophryniscus alipioi</i>

EB 8	Norte da Serra do Mar (Parte central da Serra dos Órgãos e Serra do Mato Grosso). Abrange o centro do estado do Rio de Janeiro.	6	<i>Aplastodiscus</i> aff. <i>albofrenatus</i> , <i>Brachycephalus</i> aff. <i>didactylus</i> TheoOliv, <i>Brachycephalus garbeanus</i> , <i>Crossodactylodes pintoii</i> , <i>Holoaden pholeter</i> e <i>Ischnocnema</i> aff. <i>venancioi</i>
EB 9	Sul da Serra do Mar (Serras do Araçatuba, Quiriri, Pedra Branca do Araraquara e Morro da Tromba). Abrange o norte do estado de Santa Catarina e sul do estado do Paraná.	6	<i>Brachycephalus auroguttatus</i> , <i>B. leopardus</i> , <i>B. quiririrensis</i> , <i>B. verrucosus</i> , <i>Melanophryniscus biancae</i> e <i>Physalaemus insperatus</i>
EB 10	Centro da Serra do Mar (Serra de Ubatuba e Cunha). Abrange o norte do estado de São Paulo.	5	<i>Brachycephalus crispus</i> , <i>B. guarani</i> , <i>B. pitanga</i> , <i>B. toby</i> e <i>Ischnocnema</i> gr. <i>lactea</i> Cunha
EB 11	Centro da Serra do Mar (Juréia, Serras de Paranapiacaba, Cantareira, Juquerirê I e II, Bocaina e Paraty). Abrange as porções sul, central e norte do estado de São Paulo e extremo sul do estado do Rio de Janeiro.	5	<i>Boana bandeirantes</i> , <i>Ischnocnema lactea</i> , <i>I. nigriventris</i> , <i>Paratelmatobius poecilogaster</i> e <i>Thoropa taophora</i>
EB 12	Norte da Serra do Mar (Serra do Desengano (ou Serra Grande)). Abrange uma única área no norte do estado do Rio de Janeiro.	5	<i>Brachycephalus</i> aff. <i>didactylus</i> Desengano, <i>Brachycephalus</i> sp. Desengano, <i>Crossodactylus</i> sp. Desengano, <i>Ischnocnema nanahallux</i> e <i>Zachaenus</i> sp. Desengano
EB 13	Centro da Serra do Mar (Maciço da Juréia e Serra do Itatins). Abrange pequena porção no sul do estado de São Paulo.	5	<i>Cycloramphus juimirim</i> , <i>Dendrophryniscus</i> aff. <i>brevipollicatus</i> Jureia, <i>Hylodes dactylocinus</i> , <i>Ololygon jureia</i> e <i>Paratelmatobius</i> sp. Serra do Itatins
EB 14	Sul, Centro e Norte da Serra do Mar (Guaraqueçaba, Serra de Paranapiacaba, Paranapiacaba, Serras do Juquerirê I e II, Bocaina, Ilhabela, Ilha Grande, Mangaratiba, Maciço da Tijuca, Serra do Mendanha e parte centro-sul da Serra dos Órgãos). Abrange o extremo norte do estado do Paraná, todo o estado de São Paulo e o sul e centro do estado do Rio de Janeiro.	5	<i>Brachycephalus hermogenesi</i> , <i>Dendrophryniscus brevipollicatus</i> , <i>Fritziana ohausi</i> , <i>Ololygon brienii</i> e <i>O. gr. perpusilla</i>
EB 15	Centro da Serra do Mar (Angra dos Reis, Ilha Grande, Ilha dos Porcos Pequena, trechos menos elevados da Serra da Bocaina). Abrange o norte do estado de São Paulo e extremo sul do estado do Rio de Janeiro.	4	<i>Bokermannohyla</i> sp. Bocaina, <i>Brachycephalus vertebralis</i> , <i>Ischnocnema bolbodactyla</i> e <i>Ololygon faivovichii</i>
EB 16	Sul da Serra do Mar (Morros da Boa Vista, do Cachorro e do Baú, Rio dos Cedros). Abrange o estado de Santa Catarina, no limite sul da Serra do Mar.	4	<i>Brachycephalus albolineatus</i> , <i>B. boticario</i> , <i>Cycloramphus cedrensis</i> e <i>Melanophryniscus milanoi</i>
EB 17	Centro da Serra do Mar (encostas e trechos menos elevados de Paraty, Angra dos Reis e Mangaratiba). Abrange o sul do estado do Rio de Janeiro.	4	<i>Hylodes</i> cf. <i>caete</i> , <i>Ololygon angrensis</i> , <i>O. tupinamba</i> e <i>Proceratophrys izecksohni</i>
EB 18	Centro da Serra do Mar (São Sebastião, Cunha, Serra da Bocaina). Abrange o norte do estado de São Paulo	3	<i>Brachycephalus</i> aff. <i>ephippium</i> 2, <i>Megaelosia bocainensis</i> e <i>Proceratophrys belzebul</i>

EB 19	Centro da Serra do Mar (Ilha Grande). Abrange o sul do estado do Rio de Janeiro	3	<i>Hylodes fredii</i> , <i>Phasmahyla</i> aff. <i>cruzi</i> e <i>Proceratophrys tupinamba</i>
EB 20	Norte da Serra do Mar (Serra dos Órgãos). Abrange o centro e norte do estado do Rio de Janeiro.	3	<i>Bokermannohyla carvalhoi</i> , <i>Ischnocnema erythromera</i> e <i>Ollolygon v-signata</i>
EB 21	Centro e Sul da Serra do Mar (Morro Grande, Serra de Paranapiacaba, Carlos Botelho, Piraquara). Abrange o estado de São Paulo e uma única área no estado do Paraná.	3	<i>Boana caipora</i> , <i>Paratelmatobius</i> aff. <i>cardosoi</i> e <i>Trachycephalus lepidus</i>
EB 22	Sul e centro da Serra do Mar (Serra Dona Francisca, Morretes, Serra do Morato, Serra de Paranapiacaba, Ilha do Cardoso, Vale do Ribeira). Abrange os estados de Santa Catarina, Paraná e sul de São Paulo.	3	<i>Cycloramphus lutzorum</i> , <i>Hylodes cardosoi</i> e <i>H. heyeri</i>

Figuras

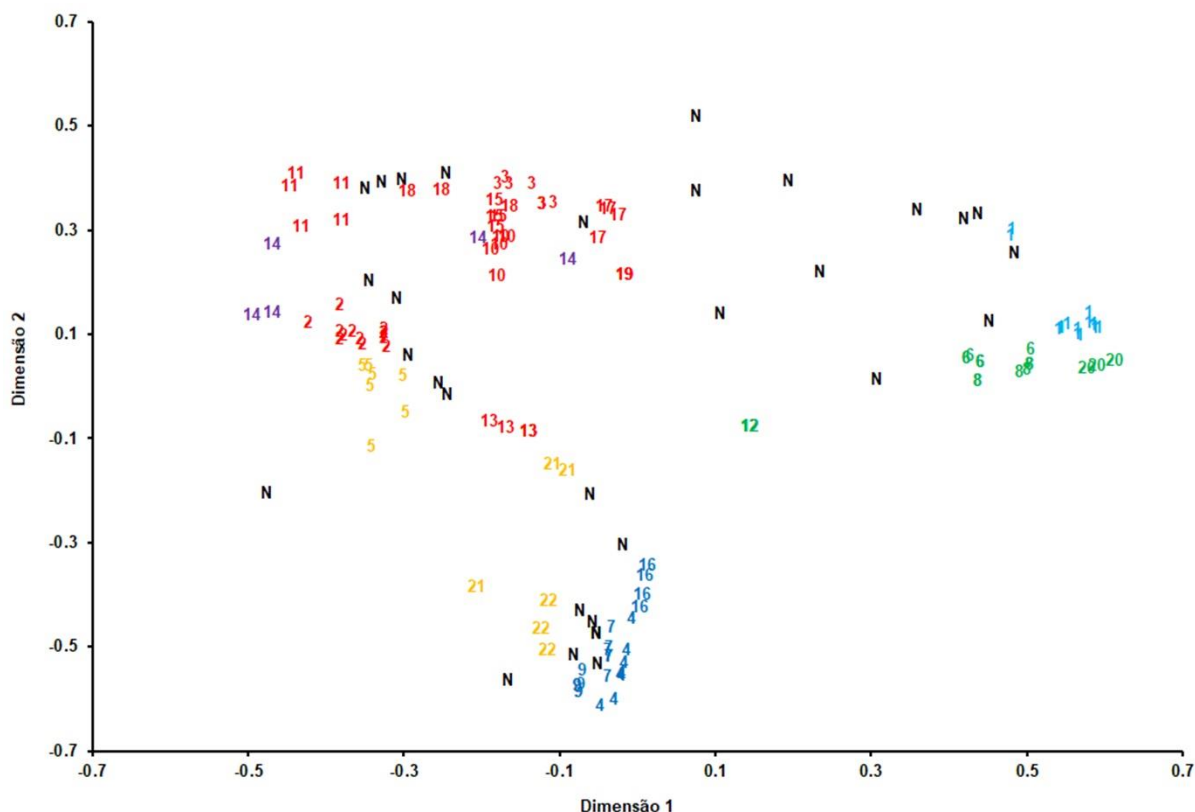


Figura 1. Agrupamento de espécies nas duas primeiras dimensões da análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) a partir das distribuições de 168 espécies endêmicas da Serra do Mar (SM), mapeadas em quadrículas de $0,2^\circ \times 0,2^\circ$ com a análise *mclust*. As espécies não incluídas em nenhum elemento biótico (*noise*) são indicadas pela letra N. As diferentes cores indicam agrupamentos relacionados às diferentes porções da SM. Azul = porção sul da SM. Vermelho = porção central da SM. Verde = porção norte da SM. Laranja = sul e centro da SM. Azul claro = centro e norte da SM. Roxo = sul, centro e norte da SM.

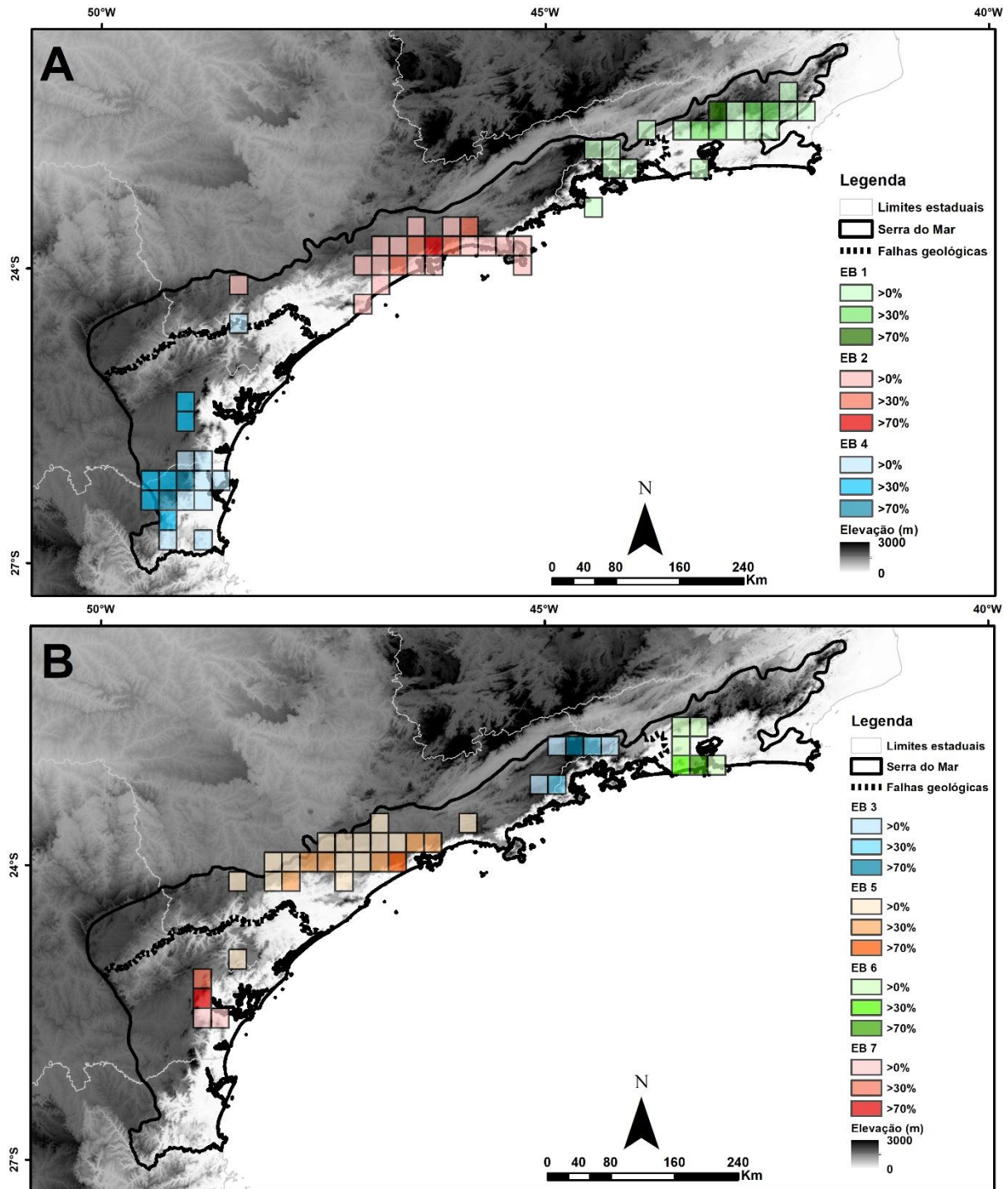


Figura 2. Elementos bióticos recuperados a partir da distribuição de 168 espécies endêmicas da Serra do Mar. (A) Elementos bióticos 1, 2 e 4. (B) Elementos bióticos 3, 5, 6 e 7. A gradação de cores da mais fraca para a mais forte indica, respectivamente, áreas onde > 0%, > 30% e > 70% das espécies de um determinado elemento estão presentes.

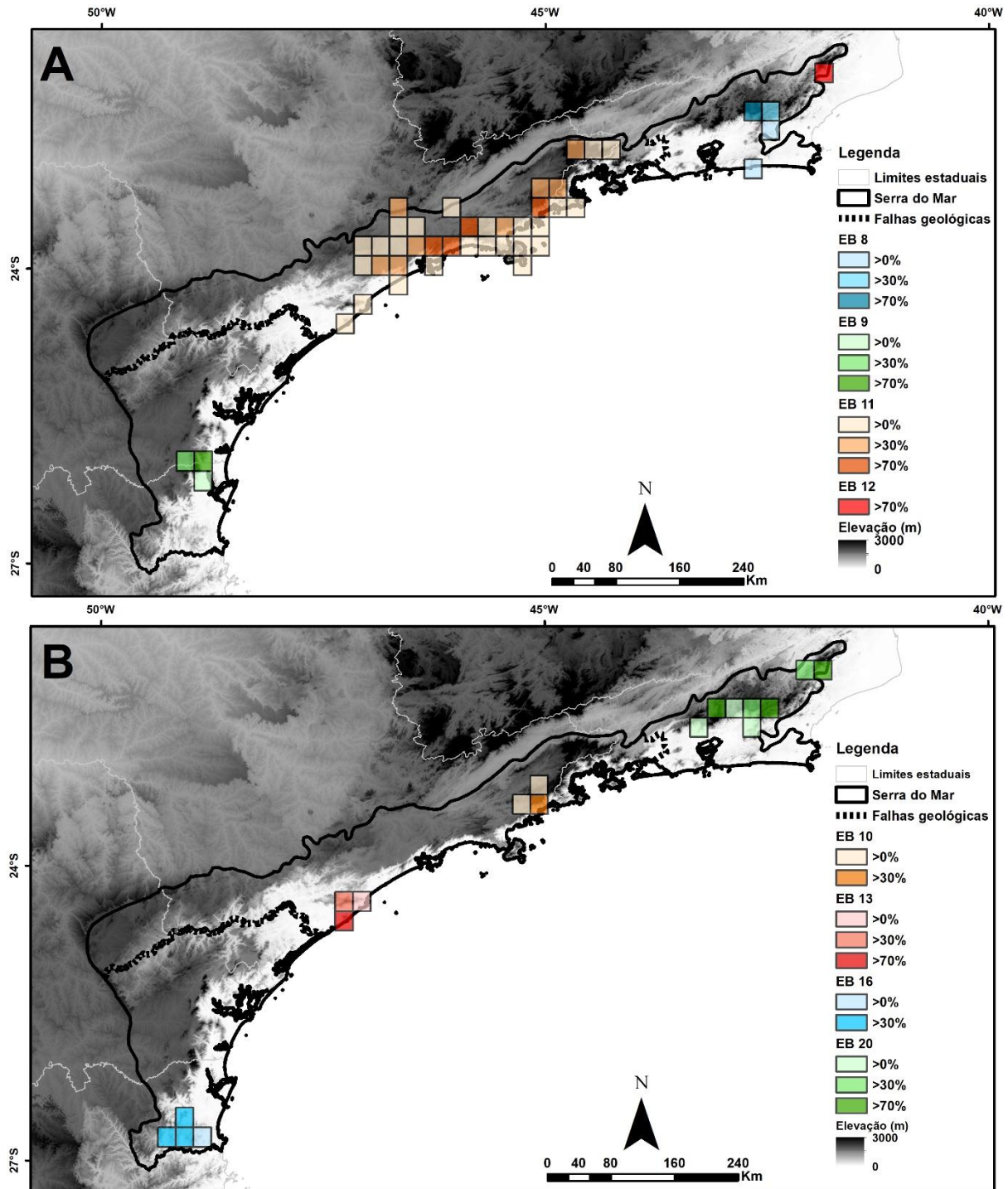


Figura 3. Elementos bióticos recuperados a partir da distribuição de 168 espécies endêmicas da Serra do Mar. (A) Elementos bióticos 8, 9, 11 e 12. (B) Elementos bióticos 10, 13, 16 e 20. A gradação de cores da mais fraca para a mais forte indica, respectivamente, áreas onde > 0%, > 30% e > 70%, das espécies de um determinado elemento estão presentes.

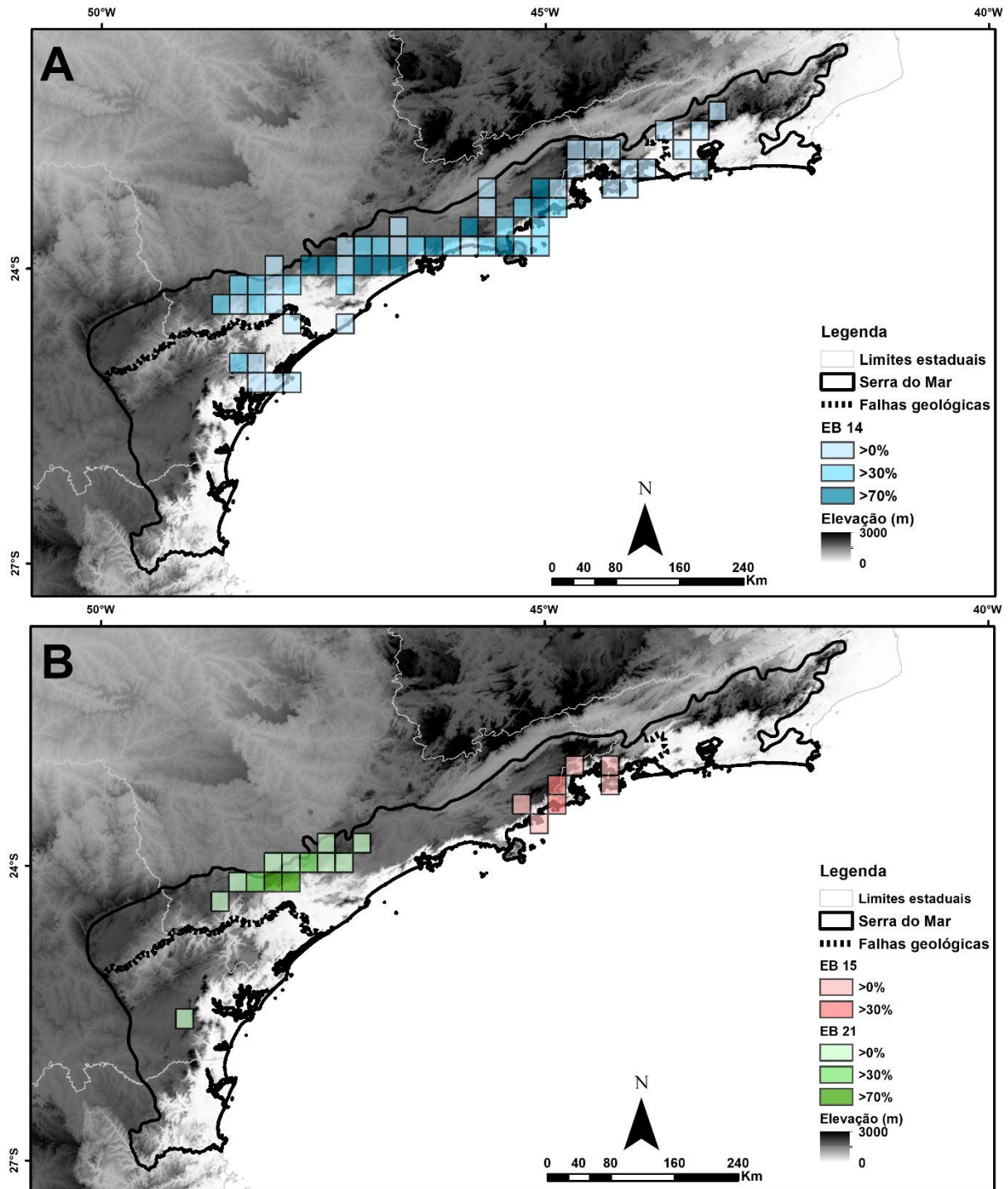


Figura 4. Elementos bióticos recuperados a partir da distribuição de 168 espécies endêmicas da Serra do Mar. (A) Elementos biótico 14. (B) Elementos bióticos 15 e 21. A gradação de cores da mais fraca para a mais forte indica, respectivamente, áreas onde > 0%, > 30% e > 70%, das espécies de um determinado elemento estão presentes.

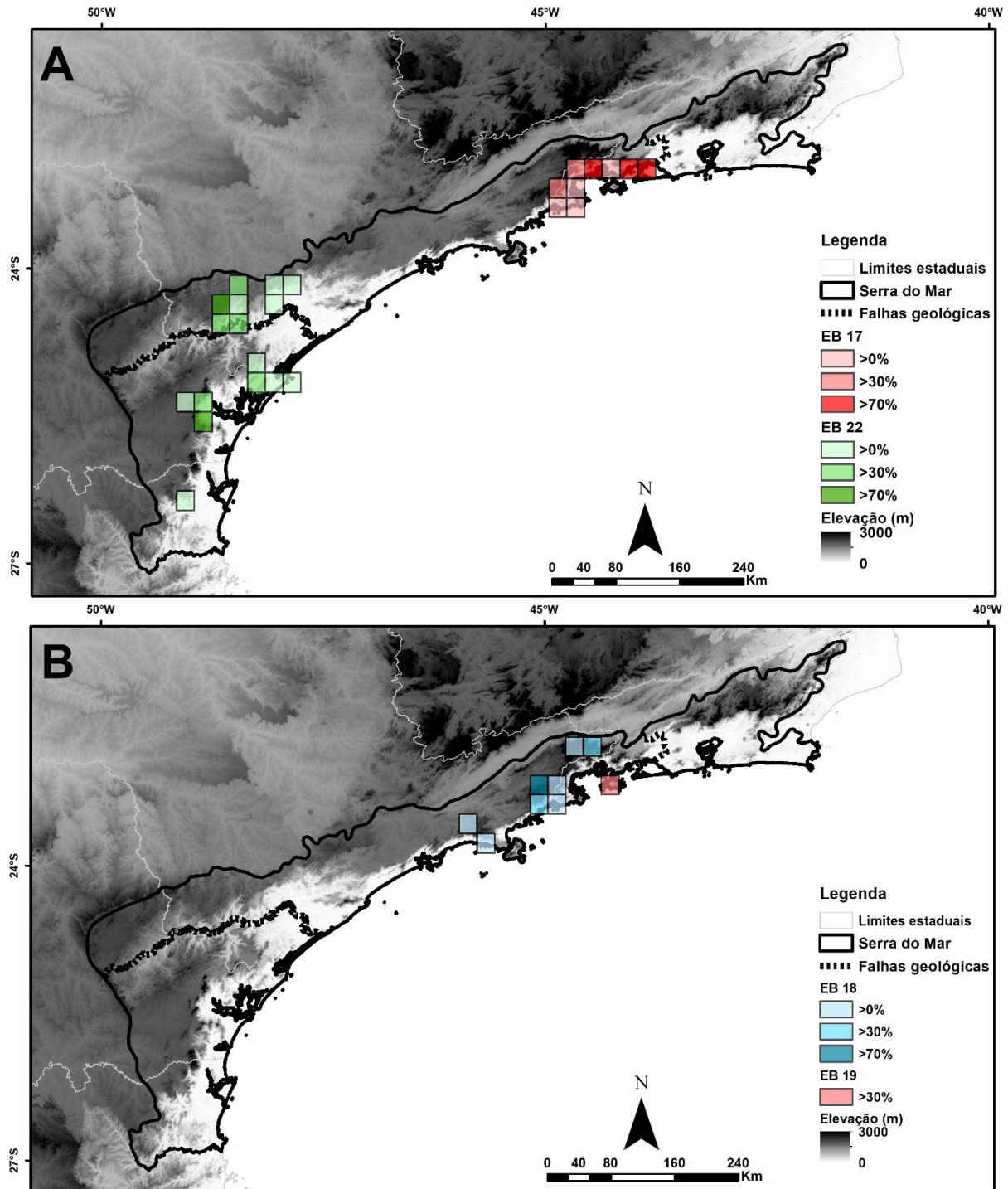


Figura 5. Elementos bióticos recuperados a partir da distribuição de 168 espécies endêmicas da Serra do Mar. (A) Elementos bióticos 17 e 22. (B) Elementos bióticos 18 e 19. A gradação de cores da mais fraca para a mais forte indica, respectivamente, áreas onde > 0%, > 30% e > 70%, das espécies de um determinado elemento estão presentes.

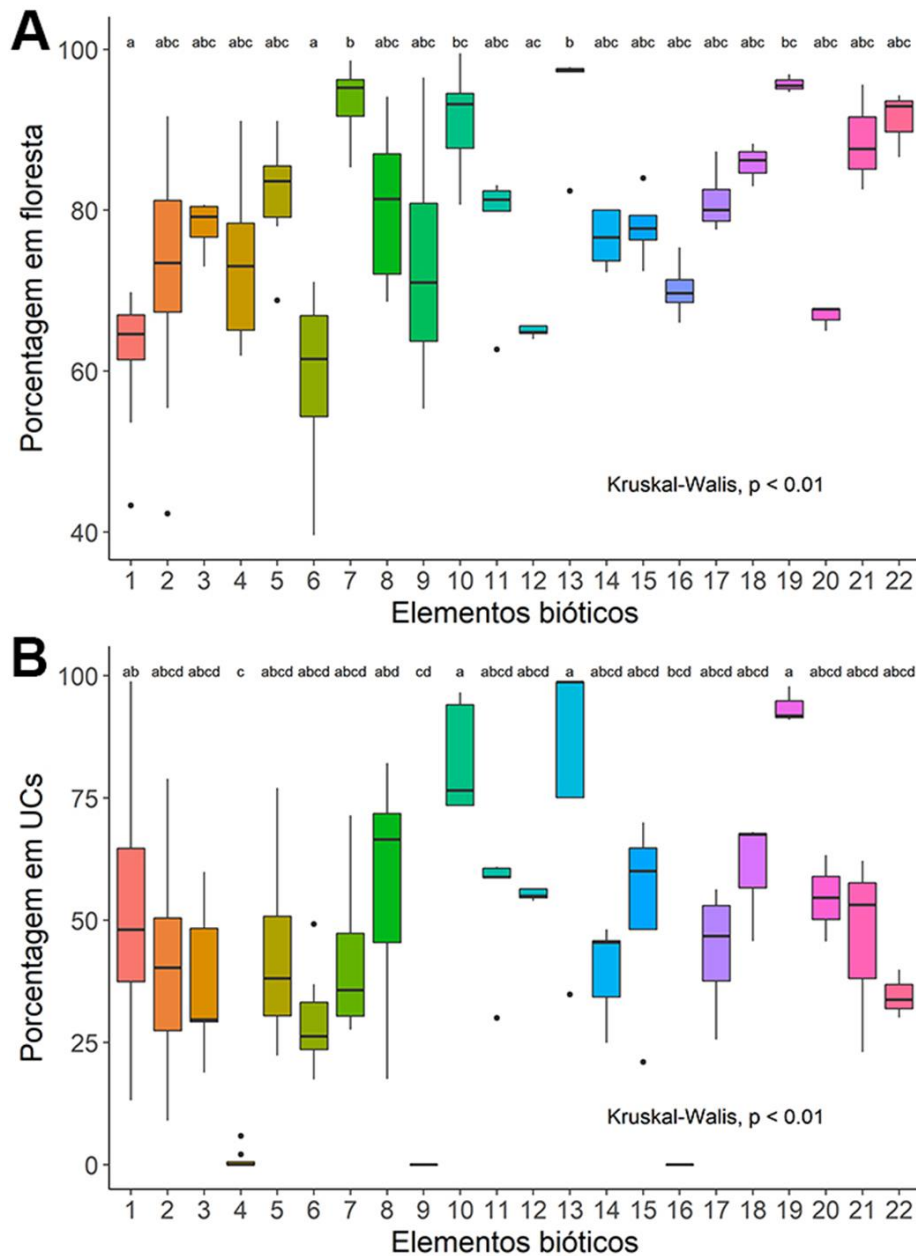


Figura 6. (A) Variação da porcentagem de cobertura florestal remanescente congruente com a distribuição geográfica estimada das espécies formadoras de cada elemento biótico (EB) (1–22). Barras horizontais = mediana; caixa = primeiro e terceiro quartis; linhas verticais = valores mínimo e máximo. A mesma letra ou sequência de letras acima de cada elemento biótico, indica diferenças não significativas de porcentagem de cobertura florestal remanescente entre os EBs. (B) Variação da porcentagem de cobertura por Unidades de Conservação (UCs) sobre as distribuições geográficas das espécies formadoras de cada EB (1–22). Barras horizontais = mediana; caixa = primeiro e terceiro quartis; linhas horizontais = valores mínimo e máximo. A mesma letra ou sequência de letras acima de cada elemento biótico, indica diferenças não significativas de porcentagem de cobertura de UCs entre os EBs.

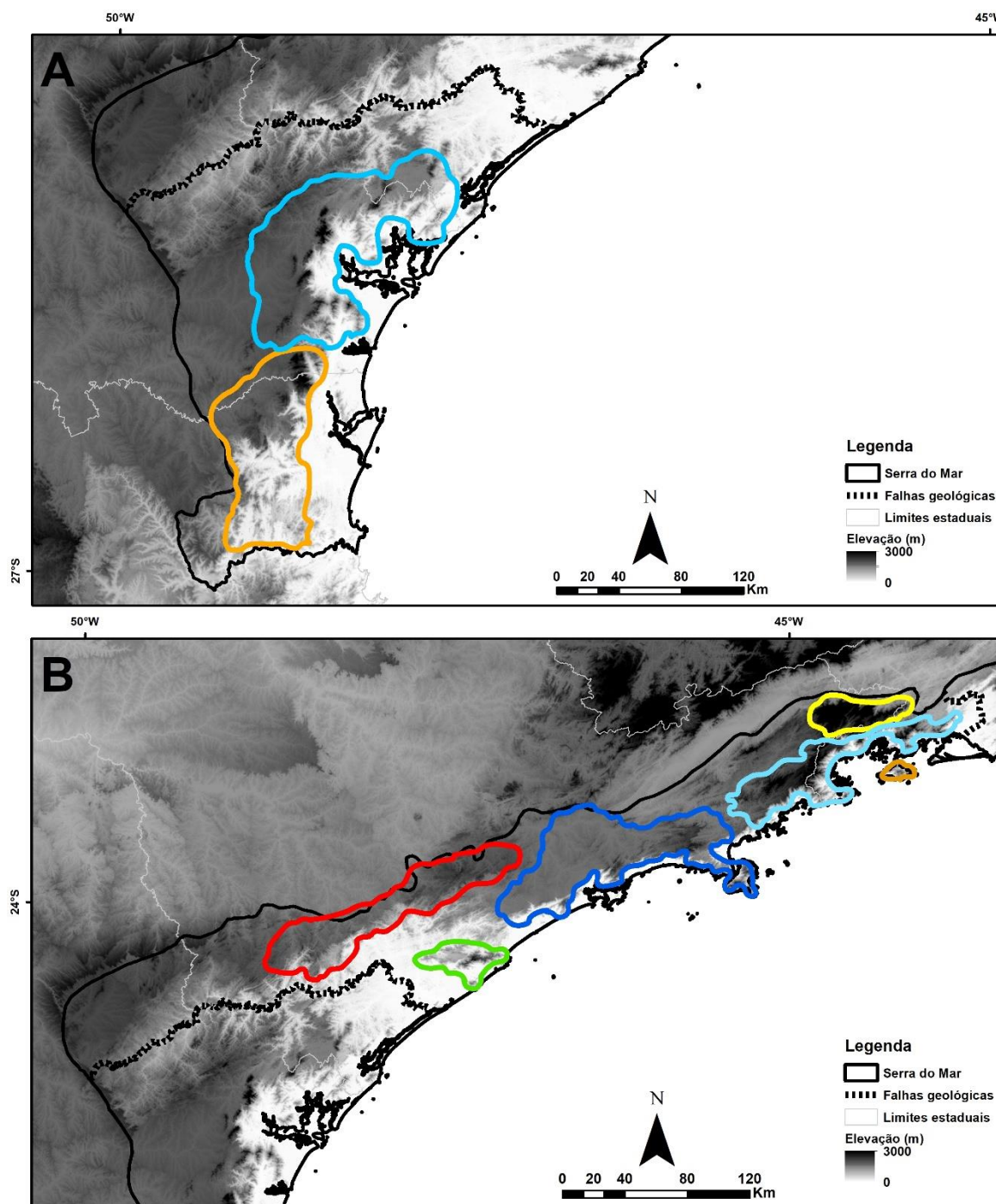


Figura 7. Localização das Áreas de Endemismo (AEs) propostas para a Serra do Mar (SM), delimitadas de acordo com as áreas nucleares dos elementos bióticos recuperados. (A) AEs localizadas na porção sul da SM. Em laranja, AE Santa Catarina (SC); na cor azul, AE Paraná (PR). (B) AEs localizadas na porção central da SM. Na cor verde, AE Maciço da Juréia e Serra do Itatins (MJSI); na cor vermelha, AE Sul de São Paulo (SSP); na cor azul-escuro, AE Serra do Mar de São Paulo (SMSP); na cor amarela, AE Serra da Bocaina (Boc); na cor azul-claro, AE Litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro (LSRJ); na cor bege, AE Ilha Grande (IG). Veja texto para detalhes.

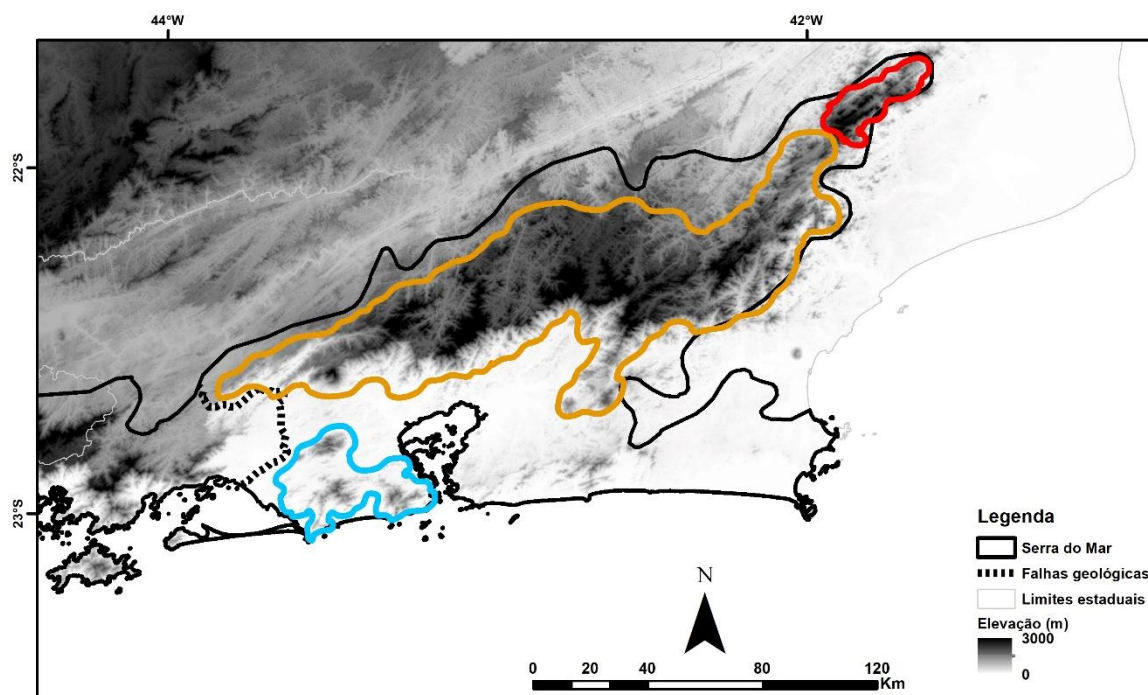
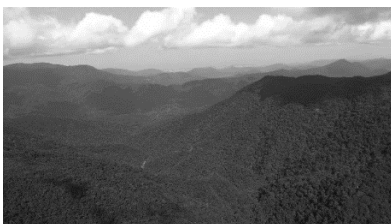


Figura 8. Localização das Áreas de Endemismo (AEs) para a Serra do Mar (SM), delimitadas de acordo com as áreas nucleares dos elementos bióticos recuperados. AEs localizadas na porção norte da SM. Na cor azul-claro, AE Maciços Costeiros do Rio de Janeiro (MCRJ); na cor laranja, AE Serra dos Órgãos (Org); na cor vermelha, AE Serra do Desengano (SD). Veja texto para detalhes.

Capítulo 3

Riqueza e diversidade funcional de anfíbios anuros da Serra do Mar



Serra do Mar em Itanhaém, SP



Desova de *Vitreerana uranoscopa*



Phasmahyla cruzi

Riqueza e diversidade funcional dos anfíbios anuros da Serra do Mar

Leo R. Malagoli^{1*}, Maurício H. Vancine¹, Vanessa E. W. Campos¹, Ricardo Lourenço-de-Moraes², Célio F. B. Haddad³, Ricardo J. Sawaya⁴

¹ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia e Centro de Aquicultura (CAUNESP), Rio Claro, SP 13506-900, Brazil

² Universidade Federal de Goiás (UFG), Departamento de Ecologia, Laboratório de Herpetologia e Comportamento Animal, Goiânia, GO, 74001-970, Brazil

³ Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia e Centro de Aquicultura (CAUNESP), Rio Claro, SP 13506-900, Brazil

⁴ Universidade Federal do ABC (UFABC), Centro de Ciências Naturais e Humanas, São Bernardo do Campo, SP 09606-070, Brazil

*Corresponding author. Email: lrmalagoli@gmail.com

Resumo

A Serra do Mar (SM) é uma cadeia de montanhas que se estende por cerca de 1.500 km, do norte do estado de Santa Catarina até o norte do estado do Rio de Janeiro. Devido à sua geografia acidentada, com altitudes que variam de 0 a mais de 2.000 m e grande diversidade de ambientes, essa região apresenta elevados níveis de riqueza de espécies de variados grupos de animais, mas principalmente de anfíbios anuros. Estas características ambientais da SM resultam em um grande número de endemismos para diferentes grupos taxonômicos, que favorecem o surgimento de unidades biogeográficas como Elementos Bióticos (EBs). Estudos que abordem diferentes dimensões da diversidade de animais em conjuntos de montanhas e serras ainda não são comuns. Embora estas áreas sejam relevantes do ponto de vista histórico e evolutivo, elas pouco são exploradas e avaliadas com o uso de diferentes métricas de diversidade. Utilizando dados obtidos em coleções científicas, trabalhos de campo e literatura, nossos objetivos neste estudo foram: (1) mapear a riqueza de espécies de anuros ao longo da SM, além de verificar e discutir as lacunas de informações; (2) mapear a diversidade funcional (FD) dos anuros ao longo da SM, verificar se a distribuição da FD possui padrões relacionados às suas porções sul, central e norte e se há diferenças entre as três porções da SM em relação aos valores médios de FD; e (3) verificar se os EBs para anuros da SM apresentam valores expressivos de FD e se há diferenças entre os EBs, em relação aos valores médios de FD. Nossos resultados apontaram que as áreas com maior número de espécies estão situadas em localidades com um longo histórico de amostragem. Observamos que as principais lacunas de informação relacionadas aos anuros da SM estão na porção sul. Áreas de baixada da SM e sobre as falhas que dividem as três porções da SM apresentaram menores valores de FD. A porção sul não diferiu da porção central e norte em relação aos valores médios de FD, mas a porção central diferiu significativamente da porção norte. Em geral, as áreas onde ocorrem os EBs apresentaram valores elevados de FD, embora não tenha havido diferenças significativas entre os EBs em relação aos valores médios de FD. A inclusão de diferentes métricas de diversidade, como riqueza e diversidade funcional, e informações biogeográficas devem ser consideradas como critérios para a seleção de áreas prioritárias para proteção e conservação da biodiversidade.

Palavras-chave. Amphibia, Biogeografia, Conservação, Distribuição geográfica, Mata Atlântica, Montanhas.

Abstract

Serra do Mar (SM) is a mountain chain extending across 1,500 km, of south and southeastern Brazil, from the north of Santa Catarina state to the north of Rio de Janeiro state. Due to its rugged geography, with altitudes ranging from 0 to more than 2,000 m and a great diversity of environments, it presents high levels of species richness of diverse animal groups, mainly anuran amphibians. These environmental characteristics of SM result in a large number of endemisms for different taxonomic groups, which favor the emergence of strong bioregionalization patterns, detected as 22 Biotic Elements (BEs). Studies addressing different components of animal diversity in mountain ranges are still scarce. Although these areas are historically and evolutionarily relevant, they are little explored and evaluated using different metrics of diversity. Using data obtained in scientific collections, fieldwork and literature, our aims in this study were: (1) to map the species richness of anurans along SM, and to identify and discuss the information gaps; (2) to map the functional diversity (FD) of the anurans along SM, verify if FD patterns are related to its southern, central and northern portions, and if there are differences between the three portions of SM in relation to the mean values of FD; and (3) to verify if BEs show higher values of FD and if there are differences between the EBs in relation to the mean values of FD. Our results reveal that most of the richest areas are situated in localities that are historically well sampled. We observed that the main information gaps related to SM anurans are in the southern portion. Lowland areas and faults that divide the three major portions of SM presented lower values of FD. The southern portion did not differ from the central and northern portion in relation to the mean values of FD, but the central portion differed significantly from the northern portion. Biotic Elements presented, in general, higher values of FD, although there were no significant differences between the EBs in relation to the mean values of FD. The inclusion of different biodiversity metrics, including richness and functional diversity, as well as biogeographic information must be considered as criteria for selection of areas to protect and conserve biodiversity.

Key-words. Amphibia, Atlantic Forest, Biogeography, Conservation, Geographic distribution, Mountains.

Introdução

A compreensão dos padrões de distribuição da biodiversidade nas mais variadas escalas é um dos grandes objetivos da ecologia e da biogeografia (GASTON, 2000). Questões relativas aos processos responsáveis pela diversidade e estruturação de comunidades biológicas são frequentemente debatidas na literatura (*e.g.*, RICKLEFS, 1987, 2007; CAVENDER-BARES et al., 2004; MAYFIELD; LEVINE, 2010; VELLEND, 2010; HILLERISLAMBERS et al., 2011). Em escalas locais, tais processos envolvem relações de competição e predação, enquanto que em escalas mais amplas (*i.e.*, regionais, continentais) resultam de fatores biogeográficos e históricos (LEIBOLD et al., 2004, 2010; RICKLEFS, 2007, 2008). Assim, o conceito de metacomunidades que considera que conjuntos de comunidades locais estão conectadas por dispersão, permite a integração e análise de processos ecológicos que vão além das escalas locais (LEIBOLD, 2004).

As métricas mais comuns de diversidade, que consideram somente a riqueza de espécies e suas contribuições relativas, geralmente não são as mais adequadas para analisar e prever os processos responsáveis pela estruturação e funcionamento das comunidades biológicas em diferentes escalas (CIANCIARUSO et al., 2009; MOUQUET et al., 2012). Métodos de análise que utilizam conjuntamente informações filogenéticas e atributos funcionais das espécies têm sido comumente empregados, com resultados mais explicativos sobre fatores estruturadores de comunidades e metacomunidades, inclusive em escalas amplas (*e.g.*, GRAHAM et al., 2009; RIBEIRO et al., 2012; HOLT et al., 2013; SPASOJEVIC et al., 2014; NUNES et al., 2017).

Entre as métricas de diversidade com maior poder informativo, a diversidade funcional (FD) se destaca por considerar as variações das características fenotípicas, fisiológicas e comportamentais dos organismos, que podem ser relacionadas ao seu papel funcional nos ecossistemas (TILMAN, 2001; PETCHEY; GASTON, 2002, 2006; VIOLLE et al., 2007). Portanto, os atributos funcionais podem ser morfológicos ou de histórias de vida e, ao serem mensurados, revelam a sua influência sobre os processos ecológicos das comunidades e ecossistemas, além de suas relações com os serviços ambientais (DÍAZ; CABIDO, 2001; CIANCIARUSO et al., 2009; SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012; DÍAZ et al., 2013).

Há um número crescente de estudos que utilizam a FD com diversas abordagens, sendo bastante comuns duas grandes linhas de pesquisas. A primeira delas analisa a perda, erosão ou mesmo o ganho de FD em diferentes grupos taxonômicos, comparando habitats degradados, íntegros ou em recuperação (*e.g.*, ERNST et al., 2006; FLYNN et al., 2009; SACCO et al., 2015; DÍAZ-GARCIA et al., 2017). Outras frentes abordam padrões globais, continentais ou ao longo de biomas (*e.g.*, SWENSON; WEISER, 2010; SAFI et al., 2011; TOUSSAINT et al.,

2016; TSIANOU; KALLIMANIS, 2016; CAMPOS et al., 2017; GONZÁLES-MAYA et al., 2017). No entanto, ainda são raros estudos que explorem a distribuição da FD ou mesmo de outras métricas, como diversidade filogenética, ao longo de cadeias de montanhas ou unidades biogeográficas naturais (mas veja RIBEIRO et al., 2012; LEE et al., 2013; FENKER et al., 2014; SPASOJEVIC et al., 2014). Contudo, mais recentemente, alguns autores estão empenhados em discutir e apresentar métodos e abordagens para o estudo da diversidade e seus padrões exclusivamente em montanhas (*e.g.*, GRAHAM et al., 2014; TUOMISTO, 2018). Nesse sentido, novos campos de estudo como o da Biogeografia Funcional (VIOLLE et al., 2014), que pretende responder questões relacionadas à distribuição das formas e funções em escalas espaciais que partem desde o nível dos organismos até regiões biogeográficas ou biomas, podem impulsionar estudos envolvendo métricas alternativas de diversidade em complexos serranos.

A Serra do Mar (SM) é uma cadeia de montanhas que abrange partes do Sul e Sudeste do Brasil, se estendendo por cerca de 1.500 km, do norte do estado de Santa Catarina até o norte do estado do Rio de Janeiro (ALMEIDA; CARNEIRO, 1998; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). Devido à sua geografia acidentada, com altitudes que variam de 0 a mais de 2.000 m e grande diversidade de ambientes, apresenta elevados níveis de riqueza de espécies de variados grupos de animais, mas principalmente de anfíbios anuros (*e.g.*, CRUZ; FEIO, 2007; MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese). Adicionalmente, estas características ambientais resultam em um grande número de endemismos para diferentes grupos taxonômicos (*e.g.*, CRUZ; FEIO, 2007; BARBO, 2012 BRAGAGNOLO et al., 2015), que propiciam o surgimento de unidades biogeográficas naturais (*sensu* HAUSDORF, 2002; MORRONE, 2018) na SM, como áreas de endemismo para opiliões (DASILVA et al., 2016) e Elementos Bióticos (EBs) para anuros (MALAGOLI et al., in prep., capítulo 2 desta tese). Porém, apesar da relevância das unidades biogeográficas para a conservação, por serem consideradas valiosas do ponto de vista biológico e evolutivo (*e.g.*, CARVALHO et al., 2011; GUEDES et al., 2014; DE MELLO et al., 2015), estas áreas não são exploradas sob a perspectiva de diferentes métricas de diversidade, como a diversidade funcional.

Os anuros estão entre os vertebrados que mais sofrem declínios populacionais por diversas razões, como perda e fragmentação de habitat (BEEBEE; GRIFFITHS, 2005), desconexão de habitats (BECKER et al., 2007) e doenças (MESQUITA et al., 2017; GREENSPAN et al., 2018; O'HANLON et al., 2018). Este quadro alarmante faz com que os anfíbios sejam considerados um dos vertebrados mais ameaçados do mundo (WELLS, 2007; IUCN, 2017). Apesar de ameaçados, são um grupo-chave para a manutenção de diversos

processos ecológicos, como manutenção e relação entre ecossistemas aquáticos e terrestres (DUELLMAN; TRUEB, 1994; WELLS, 2007). Contudo, apenas recentemente os atributos funcionais dos anuros têm sido melhor compreendidos e mensurados (*e.g.*, VALENCIA-AGUILAR, et al., 2013; HOCKING; BABBITT, 2014; CORTÉZ-GOMÉZ et al., 2015). Estes avanços têm permitido inferências mais robustas sobre as relações dos anfíbios (adultos e girinos), com o funcionamento dos ecossistemas e sua importância no fornecimento de serviços ambientais (HOCKING; BABBITT, 2014; CORTÉZ-GOMÉZ et al., 2015a, b; DÍAZ-GARCIA et al., 2017; SALINAS et al., 2018).

Neste estudo, utilizamos uma extensa base de dados, com informações de distribuição geográfica e de atributos funcionais dos anuros da SM, com os seguintes objetivos: (1) mapear a riqueza de espécies ao longo da SM, além de verificar e discutir as lacunas de informações; (2) mapear a diversidade funcional (FD) dos anuros ao longo da SM, verificar se a distribuição da FD varia entre as porções sul, central e norte da SM e se há diferenças entre as três porções da SM em relação aos valores médios de FD; (3) verificar se as unidades biogeográficas (elementos bióticos) recuperadas para os anuros da SM (MALAGOLI et al., in prep. capítulo 2 desta tese) apresentam maiores valores de FD e se há diferenças entre os EBs em relação aos valores médios de FD.

Materiais e Métodos

Área de estudo

A Serra do Mar (SM) encontra-se completamente inserida no domínio morfoclimático da Mata Atlântica (*sensu* AB'SABER, 1977) e abrange os estados de Santa Catarina, Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro, no Sul e Sudeste do Brasil (ALMEIDA; CARNEIRO, 1998; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). Para obter a delimitação geomorfológica da SM, utilizamos unidades de relevo disponibilizadas pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, 2006). Unificamos as unidades de relevo da Serra do Mar, Planalto de Paranapiacaba, Maciços Costeiros, Montanhas do Leste de Santa Catarina (parcialmente), Ilhas e Planícies Marinhas (*sensu* IBGE, 2006). As duas últimas unidades de relevo utilizadas englobam montanhas e colinas que têm a mesma origem geológica da SM. Em seguida, subdividimos a SM em três porções (sul, centro e norte) com base no Sistema de Riftes Cenozoicos do Sudeste do Brasil (ZÁLAN; OLIVEIRA, 2005). Este sistema compreende falhas geológicas paralelas à costa que surgiram na Era Cenozoica, entre 58 e 20 milhões de anos atrás (ZALÁN, 2012; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). Dividimos a porção sul da SM entre o rio Itajaí no estado de Santa Catarina e os riftes continentais do Alto Ribeira, Sete Barras e Ribeira

de Iguape, coincidentes com o rio Ribeira de Iguape, nos estados do Paraná e São Paulo. Esta porção abrange o norte do estado de Santa Catarina, o leste do estado do Paraná e a porção sul do estado de São Paulo (GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). A porção central da SM foi dividida entre o rio Ribeira de Iguape e o rifte continental de Volta Redonda, coincidente com o rio Guandu, no estado do Rio de Janeiro (ZALÁN; OLIVEIRA, 2005; GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). Esta porção cobre a maior parte do leste do estado de São Paulo e o sul do estado do Rio de Janeiro. Por fim, dividimos a região norte da SM entre o rio Guandu e o rio Paraíba do Sul (GONTIJO-PASCUTTI et al., 2012). A porção norte da SM está inserida inteiramente no estado do Rio de Janeiro.

Coleta de dados

Utilizamos a base de dados compilada por MALAGOLI et al. (in prep., capítulo 1 desta tese), produzida a partir de três fontes: (1) análise cuidadosa de espécimes preservados em coleções científicas; (2) trabalhos de campo realizados em algumas localidades com lacunas de amostragem; e (3) dados disponíveis na literatura científica. As coleções científicas visitadas foram: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), incluindo parte da coleção Adolpho Lutz (AL-MN); Coleção de Anfíbios "Célio F. B. Haddad" (CFBH), Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP; Coleção de Anfíbios da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC-AMP); e Coleção de Anfíbios da Universidade Federal do Rio de Janeiro (ZUFRJ). Os pontos de ocorrência das espécies foram cuidadosamente obtidos e ajustados e/ou corrigidos a partir de ferramentas como Google Earth®, Wikimapia® (disponível em: <http://wikimapia.org>) e Geoloc (disponível em: <http://splink.cria.org.br/geoloc>). Para detalhes veja Malagoli et al. (in prep., capítulo 1 desta tese).

A partir das ocorrências provenientes dos dados de distribuição compilados, produzimos uma matriz de presença e ausência adotando as comunidades inseridas em 198 quadrículas de 0,2° X 0,2°, compreendendo a distribuição de todas as 356 espécies de anuros conhecidas para a SM (*sensu* MALAGOLI et al. in prep., capítulo 1 desta tese). Este total de quadrículas foi utilizado apenas para os dados de riqueza de espécies. Para a análise de FD, descrita abaixo, removemos as 25 quadrículas que continham apenas uma espécie e que, portanto, não teriam seus valores de FD calculados (PODANI; SCHMERA, 2007; WEIHER, 2011). Mesmo com a remoção destas quadrículas o número total de espécies para a SM se manteve o mesmo.

Durante a compilação dos dados, medimos um total de 8.520 espécimes adultos pertencentes a 346 espécies. A fim de alcançarmos o número de 356 espécies de anuros para a SM, obtivemos dados complementares referentes às espécies restantes (10 espécies) na literatura. Doze medidas morfológicas contínuas foram obtidas com um paquímetro digital Mitutoyo absolute®, acoplado a um Input Tool Mitutoyo®. As medidas obtidas foram: comprimento rostro-cloacal, largura da cabeça, comprimento da cabeça, distância interorbital, diâmetro do olho, comprimento do braço, comprimento do antebraço, comprimento da mão, comprimento da coxa, comprimento da tíbia, comprimento do tarso e comprimento do pé. No entanto, durante a seleção dos atributos funcionais para este estudo, optamos por utilizar somente três medidas morfológicas contínuas, por serem comumente relacionadas a funções ecossistêmicas (*e.g.*, TSIANO; KALLIMANIS, 2016; LESCANO et al., 2018), veja detalhes abaixo.

Seleção de atributos funcionais

Selecionamos um total de 13 atributos funcionais, sendo três contínuos e dez categóricos. Esta seleção considerou as seguintes categorias dos atributos: (1) morfológicos, (2) reprodutivos, (3) larvais, e (4) relacionados ao microhabitat e hábitos dos adultos (*sensu* CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b; TSIANO; KALLIMANIS, 2016) (Tabela 1). Os atributos morfológicos contínuos obtidos diretamente dos exemplares amostrados em coleções, durante os trabalhos de campo e complementados com dados de literatura, foram os seguintes: comprimento-rostro-cloacal, largura da cabeça e comprimento da cabeça (*sensu* NALI et al., 2014a, b; CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b; LESCANO et al., 2018). Como forma de padronização, optamos por utilizar na maioria dos casos, os comprimentos médios dos exemplares machos adultos, por serem mais comuns e abundantes tanto nas coleções, quanto no campo. Na ausência de informações dos machos de uma determinada espécie, utilizamos informações de fêmeas adultas. Os indivíduos foram determinados como adultos pela presença de saco vocal, fendas vocais, *prepollex* ou almofadas nupciais no caso dos machos, e pela presença de ovos visíveis na região inguinal ou no dorso no caso das fêmeas. Adicionalmente, obtivemos uma medida morfológica categórica, a presença ou não de expansões digitais (CORRÊA-FILHO, 2013). Para os atributos funcionais relacionados à reprodução, utilizamos como base o estudo de Haddad e Prado (2005), a partir da segmentação e criação de variáveis categóricas que representaram os modos reprodutivos compilados e propostos por estes autores. Como diversos atributos estão reunidos em cada um dos modos reprodutivos (*i.e.*, o modo 1 inclui o local de oviposição, o tipo de desova, além do local de desenvolvimento e o tipo de

fonte energética dos girinos, neste caso, exotrófica), consideramos mais informativo o desmembramento de cada modo, facilitando a quantificação de cada atributo funcional reprodutivo isoladamente. Atualmente são conhecidos 40 modos reprodutivos para os anuros em todo o mundo (HADDAD; PRADO, 2005; ISKANDAR et al., 2014; CRUMP, 2015). Portanto, dividimos os atributos de 27 modos reprodutivos, que correspondem aos modos reprodutivos das espécies que ocorrem na SM. Seleccionamos os seguintes atributos reprodutivos: tamanho da desova (pequena [até 50 ovos], média [51-300 ovos] ou grande [acima de 300 ovos]), local de oviposição (diretamente na água, câmaras subterrâneas, bacias, ninhos, plantas aéreas, ninho de espuma, carregados pelos adultos ou terrestre), tipo do ovo (terrestre, aquático, arborícola ou carregado por adultos) e atividade reprodutiva (explosiva ou prolongada) (*sensu* HADDAD; PRADO, 2005; WELLS, 2007; HADDAD et al., 2013; NALI et al., 2014). Quanto aos atributos larvais, seleccionamos a fonte energética dos girinos (endotrófica ou exotrófica) e o habitat do girino (ambiente lântico, lótico ou terrestre) (*sensu* HADDAD; PRADO, 2005; CRUMP 2015). Por fim, seleccionamos os atributos relacionados ao microhabitat e hábitos dos adultos: horário de atividade (diurno, noturno ou ambos), microhabitat preferencial do adulto (arborícola, reofílico ou terrestre), habitat do adulto (floresta, área aberta ou borda) (*sensu* ERNST et al., 2006; HADDAD et al., 2013). A seleção dos atributos funcionais para os anuros da SM foi realizada considerando que estes influenciam o funcionamento das comunidades e ecossistemas (Tabela 1), além de serem frequentemente propostos e utilizados por diversos autores (*e.g.*, DÍAZ et al., 2013; VALENCIA-AGUILAR et al., 2013; HOCKING; BABBITT, 2014; CORTÉZ-GOMÉZ et al., 2015; LESCANO et al., 2018). Em seguida, construímos uma matriz funcional contendo dados contínuos (para as medidas morfológicas) e de presença e ausência (para os dados categóricos), com os atributos funcionais inseridos nas colunas e as espécies nas linhas (veja parte da matriz funcional no Apêndice).

Análise dos dados

A riqueza de espécies para cada uma das quadrículas distribuídas ao longo da SM foi calculada a partir da matriz de presença e ausência de todos os registros compilados na área de estudo (MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese). Realizamos as análises no software R, versão 3.4.3 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017), com o uso dos pacotes *vegan*, *picante* e *FD*. Para a análise da Diversidade Funcional (FD) utilizamos a matriz funcional para a construção de um dendrograma funcional. Convertimos a matriz funcional em uma matriz de distâncias utilizando a medida de dissimilaridade de Gower, que permite tanto o uso de dados

contínuos quanto categóricos (PODANI; SCHMERA, 2007; PAVOINE et al., 2009). A seguir, utilizamos o método de agrupamento de pares não ponderado, usando médias aritméticas (UPGMA), para a confecção do dendrograma de relações funcionais entre as espécies de anuros da SM (Figura 1). Adicionalmente, verificamos a correlação cofenética do dendrograma obtido, para observarmos o quanto da estrutura da matriz de distância foi preservada durante o processo de agrupamento, adotando um valor acima de 0,7, que indica boa preservação da estrutura da matriz funcional (SNEATH; SOKAL, 1973). A correlação cofenética para o dendrograma funcional das espécies de anuros da SM foi de 0.742, indicando boa preservação da matriz de distâncias. Para o cálculo do índice do dendrograma funcional (PETCHEY; GASTON, 2002, 2006; PODANI; SCHMERA, 2007) utilizamos o método descrito em Petchey e Gaston (2002, 2006). O cálculo é realizado da mesma forma que o utilizado em um dendrograma filogenético (FAITH, 1992), somando-se o comprimento dos ramos do dendrograma funcional para cada comunidade de espécies. Para esta análise, utilizamos a função *PD* do pacote *picante*, obtendo os valores de FD para cada uma das 173 quadrículas distribuídas ao longo da SM. Em geral, a FD é altamente correlacionada com a riqueza de espécies (WEIHER, 2011; SWENSON, 2014). Dessa forma, para verificar esta correlação nos nossos dados aplicamos um teste de correlação de Pearson, adotando alta correlação acima de 0,7 (ZAR, 2010). Abreviamos a FD correlacionada à riqueza de espécies como *FD-ric*. Considerando a correlação mencionada, também optamos por calcular a FD sem o efeito da riqueza. Para tanto, utilizamos um modelo nulo com o algoritmo *Independent swap* (GOTELLI; ENTSMINGER, 2001), com 999 aleatorizações para cada quadrícula. O uso de modelos nulos permite estimar a distribuição esperada dos valores de FD para uma determinada quadrícula de acordo com a riqueza que ela apresenta (SWENSON, 2014). Em seguida, utilizamos a padronização do efeito do tamanho (*standardized effect size, S.E.S.*), que é calculada a partir dos resultados do modelo nulo. O valor do FD observado é subtraído da média do FD simulado pelo modelo nulo e dividido pelo desvio padrão do FD simulado. Este cálculo remove a influência da riqueza de espécies (SWENSON, 2014). Em seguida, obtivemos os valores de FD sem a influência da riqueza de espécies (*FD-ses*) para cada quadrícula. Este cálculo resulta em valores negativos e positivos de *FD-ses* para cada quadrícula. Quadrículas com valores negativos indicam um valor observado de *FD-ses* inferior ao valor médio esperado, que é gerado pelo modelo nulo. Da mesma forma, quadrículas com valores positivos indicam um valor observado maior do que o valor médio esperado (SWENSON, 2014). Adicionalmente, verificamos se a distribuição da *FD-ses* ao longo da SM apresenta algum padrão e se são congruentes com as suas porções sul, central e norte.

Para explorar a *FD-ric* e *FD-ses* nos elementos bióticos (EBs) recuperados para os anuros da SM (MALAGOLI et al., in prep., capítulo 2 desta tese), extraímos os valores de FD das quadrículas que compõem cada EB. Em seguida, apresentamos o valor mínimo, máximo, média e desvio padrão da *FD-ric* e *FD-ses*, além da riqueza de espécies para cada EB. Em seguida, nós testamos se as médias de *FD-ses* entre as três porções da SM e entre os EBs, são significativamente diferentes usando o teste de Kruskal-Wallis (HOLLANDER; WOLFE, 1973), além de testes de comparação múltipla em caso de diferenças significativas (veja SIEGEL; CASTELLAN, 1988). As análises foram implementadas no pacote *pgirmess* (GIRAUDOUX, 2018; R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017). Para todas as análises estatísticas, consideramos o nível de significância de $p < 0,05$ (ZAR, 2010).

Mapeamos os resultados das análises nos programas QGIS 2.12.2 e ArcMap 10.1. Por considerarmos mais informativo, produzimos mapas de FD para os EBs somente com os valores de *FD-ses*.

Resultados

Das 198 quadrículas distribuídas ao longo da SM, a riqueza de espécies de anuros variou entre 1 e 87 espécies em cada quadrícula. Entre estas, 92 quadrículas (46% do total) possuem riqueza de 1 a 11 espécies; 57 quadrículas (29%) riqueza de 12 a 29 espécies; 37 quadrículas (19%) 30 a 53 espécies; e 12 quadrículas (6%) apresentaram riqueza de 54 a 87 espécies. (Figura 2).

Em relação à diversidade funcional (FD), os valores de *FD-ric* variaram entre 0,483 e 5,411 em cada quadrícula (Figura 3A). Como esperado, *FD-ric* e a riqueza de espécies foram correlacionadas ($r = 0.958$, $p < 0,05$), sendo possível observar as semelhanças entre o mapa de riqueza de espécies por quadrícula e *FD-ric* (Figuras, 2 e 3A). Quanto aos valores de *FD-ses*, estes variaram entre -3,197 e 1,469. Os valores negativos, representados por tons de azul e amarelo, indicam valores observados de *FD-ses* inferiores ao valor médio esperado pelo modelo nulo, enquanto que os valores positivos, representados por tons de laranja e vermelho, indicam valores observados de *FD-ses* maiores do que o valor médio esperado pelo modelo nulo (Figura 3B). Portanto, valores positivos nas quadrículas indicam diversidades funcionais significativamente maiores do que aquelas esperadas ao acaso. Das 173 quadrículas utilizadas nas análises, 77 (44,5%) apresentaram valores positivos e 96 (55,4%) apresentaram valores negativos de *FD-ses*.

Em relação à distribuição dos valores de *FD-ses* nas diferentes porções da SM, a porção sul apresentou um total de 21 quadrículas (45,6% do total de 46 quadrículas) com valores

positivos, quatro destas com os valores mais elevados (entre 0,871 e 1,469). Na porção central, um total de 44 quadrículas (51% do total de 86 quadrículas) apresentou valores positivos de *FD-ses*, das quais nove com valores mais elevados (0,871-1,469). Na porção norte, 13 quadrículas (32% do total de 41 quadrículas) apresentaram valores positivos de *FD-ses* e somente uma com os valores mais elevados (entre 0,871-1,469). Quanto aos valores negativos de *FD-ses*, a porção sul apresentou 25 quadrículas (54,4%), a porção central 42 quadrículas (49%), e a porção norte 28 quadrículas (68%), das quais três apresentaram os valores negativos mais significativos (-3,197 a -2,336). Quanto à distribuição da *FD-ses* entre as três porções da SM, algumas quadrículas nas imediações ou sobrepostas ao vale do rio Ribeira de Iguape, principalmente quando mais próximas do litoral, apresentam valores negativos (Figura 3B). Já entre a porção central e norte, há uma divisão mais evidente, com quadrículas apresentando valores negativos de *FD-ses* nas imediações ou sobre o rifte continental de Volta Redonda, coincidente com o rio Guandu (Figura 3B). A porção sul da SM não diferiu da porção central e norte em relação aos valores médios de *FD-ses*, mas a porção central diferiu significativamente da porção norte (Kruskall-Wallis = 7,47, $df = 2$, $p = 0,02$; Figura 4A)

Os elementos bióticos (EBs) apresentaram valores de *FD-ric* entre 0,554 e 5,412. Em geral, os maiores valores de *FD-ric* estão presentes em EBs que possuem maior riqueza de espécies (Tabela 2). Em relação à *FD-ses*, todos os EBs apresentaram valores que variaram entre negativos e positivos, com exceção dos EBs 9, 12 e 19 que apresentaram somente valores negativos (Tabela 2, Figuras 5 a 8). Não houveram diferenças significativas dos valores médios de *FD-ses* entre os EBs (Kruskall-Wallis = 26,46, $df = 21$, $p = 0,19$; Figura 4B).

Discussão

Embora a Serra do Mar seja uma área de grande importância para a conservação da biodiversidade de anuros (CRUZ; FEIO, 2007; MALAGOLI et al., in prep., capítulo 1 desta tese) e frequentemente amostrada ao longo das últimas décadas, com amplo volume de dados disponíveis, nós mapeamos pela primeira vez a riqueza de espécies e a diversidade funcional detalhadamente dentro de seus limites. Verificamos que apesar de não haver diferenças significativas entre os Elementos Bióticos (EBs) em relação aos valores médios de *FD-ses*, ao menos parte das quadrículas com valores positivos de *FD-ses* estão contidas nos elementos bióticos (EBs) recuperados. Este resultado indica que estas unidades biogeográficas abrigam não apenas relações históricas entre as espécies, mas também parte significativa da diversidade funcional dos anuros da SM.

Parte das quadrículas que apresentaram maiores riquezas de espécies na SM coincide com localidades bem amostradas historicamente. Na porção norte, as áreas mais ricas em espécies estão localizadas em diferentes trechos da Serra dos Órgãos e em porções que abrangem os maciços costeiros do Rio de Janeiro, como os complexos montanhosos da Tijuca, Pedra Branca, Mendanha e Grumari (*e.g.*, LUTZ, 1958, 1973; IZECKSOHN; CARVALHO-E-SILVA, 2001). Contudo, estas mesmas áreas, além de outras localidades, têm sido recentemente estudadas, contribuindo para o aumento do conhecimento e acréscimo de material tombado em coleções representativas desta porção da SM, como o MNRJ e a ZUFRJ (*e.g.*, SALLES et al., 2009; ALMEIDA-GOMES et al., 2014; FOLLY et al., 2014, 2016; MARTINS et al., 2014). Mesmo com um bom nível de conhecimento nesta porção da SM, é possível observar algumas lacunas. Destacam-se algumas áreas próximas dos limites da SM abrangendo partes dos municípios de Duas Barras, Trajano de Moraes e Sumidouro. Além do extremo norte da SM, nos municípios de Santa Maria Madalena, São Fidélis e Campos dos Goytacazes (Figura 2).

Na porção central da SM observamos alguns padrões semelhantes aos da porção norte, onde quadrículas com elevada riqueza de espécies situam-se sobre localidades como Paranapiacaba, Boracéia e Serra da Bocaina, que são amostradas há décadas (*e.g.*, COCHRAN, 1955; LUTZ, 1973; HEYER et al., 1990; VERDADE et al., 2009). Estudos recentes nestas mesmas localidades (*e.g.*, BERTOLUCI; RODRIGUES, 2002; GAREY et al., 2014; TREVINE et al., 2014), além de pesquisas em novas áreas (*e.g.*, CARVALHO-E-SILVA et al., 2008; CONDEZ et al., 2009; FORLANI et al., 2010; MALAGOLI, 2013; GAREY et al., 2014; TREVINE et al., 2014), também contribuem para o aumento do conhecimento e de registros em coleções desta porção da SM, como o que se observa no MZUSP e na coleção CFBH. No entanto, mesmo sendo uma das porções mais bem conhecidas, são evidentes algumas lacunas de amostragens, principalmente ao sul da porção central da SM (extremo sul da Serra de Paranapiacaba e região do arco de Ponta Grossa, no estado do Paraná). Outros pontos com pouca ou nenhuma informação também são observados ao norte do estado de São Paulo, na região que engloba a margem esquerda do rio Paraíba do Sul, abrangendo municípios como Caçapava, Areias, Silveiras, Lorena, Taubaté, Roseira e Guaratinguetá (Figura 2).

Em relação à porção sul da SM, as quadrículas com maior riqueza de espécies abrangem regiões como o entorno de Curitiba e Guaraqueçaba, no estado do Paraná, e São Bento do Sul e Corupá, no estado de Santa Catarina. Historicamente, os dois últimos municípios citados abrangem regiões que possuem amostragens significativas, obtidas ao longo de muitas décadas (*e.g.*, LUTZ, 1973; LINGNAU et al., 2008; LUCAS, 2008; BAÊTA et al., 2016). Entretanto, esta é a porção da SM que apresenta grande número de quadrículas com menor riqueza de

espécies (Figura 2). Este resultado evidencia a existência de lacunas de informações nesta porção, em especial no extremo sul da SM, em Santa Catarina (*e.g.*, LUCAS, 2008). Por outro lado, também aponta algumas deficiências em nossa base de dados, pela falta de inclusão de dados das coleções científicas mais representativas desta porção da SM, como por exemplo o Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI) e a Coleção Herpetológica da Universidade Federal de Santa Catarina.

Entretanto, é importante ressaltar que a falta de conhecimento sobre a distribuição das espécies continua sendo uma das grandes dificuldades enfrentadas dentro da biogeografia, mesmo em regiões relativamente bem amostradas, o que é conhecido como impedimento Wallaceano (LOMOLINO, 2004). Esta afirmação é bastante adequada para a escala de trabalho adotada no presente estudo, considerando que há um aumento nas lacunas de conhecimento sobre a distribuição de espécies conforme a escala de estudo se torna mais refinada (HORTAL et al., 2015). Contudo, com a obtenção de informações nas coleções citadas e a inclusão de dados provenientes de grandes compilações publicadas recentemente (*e.g.*, SANTOS-PEREIRA et al., 2018; VANCINE et al., 2018), haverá uma significativa diminuição das lacunas existentes em nossa base de dados, em especial na porção sul. Além disso, os dados compilados por Vancine et al. (2018) também deverão incrementar as informações nas outras duas porções da SM.

Quanto à diversidade funcional, a *FD-ric* foi altamente influenciada pela riqueza de espécies, como já amplamente observado (*e.g.*, PETCHEY; GASTON, 2002; WEIHER, 2011; SWENSON, 2014). Considerando esta relação visível a partir das figuras 2 e 3A, qualquer área ou região com valores significativos de *FD* é resultado de uma maior riqueza de espécies. Entretanto, alguns resultados interessantes foram obtidos em relação à *FD-ses*. Parte das quadrículas com valores negativos de *FD-ses* parecem estar associadas a trechos com menores altitudes ou a áreas que englobam planícies com morros isolados. Isto pode ser claramente observado sobre a falha geológica que divide as porções central e norte da SM e em parte da falha geológica que divide a porção sul e central. Como estas falhas abrangem vales profundos e planos, apresentam menor heterogeneidade ambiental em relação às áreas mais elevadas do seu entorno, o que deve resultar em espécies semelhantes funcionalmente (*e.g.*, PETCHEY et al., 2007). Em áreas mais elevadas, os valores negativos podem estar associados aos mesmos fatores citados acima e/ou a processos ecológicos como filtros ambientais (ALGAR et al., 2011; GRAHAM et al., 2014), como pode ser observado na porção norte da SM, em alguns trechos da Serra dos Órgãos (veja Figura 3B). Por outro lado, algumas quadrículas estão cercadas ou inseridas em áreas densamente urbanizadas ou alteradas pelo processo de urbanização, como as

regiões metropolitanas de São Paulo e Rio de Janeiro. Como observado recentemente em cidades inseridas no Domínio da Mata Atlântica, parques em áreas densamente urbanizadas apresentam um padrão de empobrecimento da fauna de anuros em relação às áreas periféricas menos urbanizadas e mais permeáveis (LOURENÇO-DE-MORAES et al., 2018). Tal processo pode favorecer a permanência em locais muito alterados (mais homogêneos) de espécies próximas funcionalmente, em detrimento daquelas mais distintas, resultando em menor diversidade funcional nestas áreas.

Em relação aos valores positivos de *FD-ses*, os números mais expressivos estão em quadrículas que abrangem áreas de encosta e planalto com variação altitudinal, além de serras isoladas na SM, como o maciço da Juréia e Serra do Itatins e os maciços costeiros do Rio de Janeiro (Tijuca, Pedra Branca, Grumari e Mendanha). Estas quadrículas englobam regiões heterogêneas, que contêm espécies de anuros com características funcionais distintas, resultando em áreas com maior diversidade funcional (e.g., DEVICTOR et al., 2010). No entanto, algumas quadrículas inseridas somente em áreas elevadas apresentam altos valores de *FD-ses*, como a região de São Bento do Sul e Corupá na porção sul da SM, e o extremo sul do município de São Paulo, parte alta do município de Bertioga e trechos da Serra da Bocaina e Bananal, todos na porção central da SM. Embora não tenha ocorrido diferenças significativas dos valores médios de *FD-ses* entre a porção sul da SM e as porções central e norte, houve diferença significativa entre as porções central e norte. Tais diferenças podem estar relacionadas com alguns dos fatores já indicados acima, mas é possível que seja resultado, ao menos em parte, de diferenças acentuadas de relevo entre a porção central e norte.

As ilhas apresentaram resultados interessantes em relação ao *FD-ses*. As Ilhas do Cardoso, Queimada Grande, Búzios, Vitória e Marambaia apresentaram valores altos de *FD*. Já Ilhabela e Ilha Grande apresentaram valores elevados somente em parte de suas áreas. No entanto, a Ilha dos Alcatrazes, que possui três espécies de anuros distintas funcionalmente (*Adenomera marmorata*, *Ololygon alcatraz* e *Cycloramphus faustoi*), apresentou valores negativos de *FD-ses*.

Quanto aos EBs, as grandes variações observadas nos valores de *FD-ric* e *FD-ses* refletem a área de abrangência de cada uma das 22 unidades biogeográficas, incluindo suas diferenças altitudinais e ambientais. Embora os EBs sejam resultado da congruência espacial de pelo menos duas espécies endêmicas em uma dada região (HAUSDORF, 2002; HAUSDORF; HENNIG, 2003), estas áreas são compostas por diversas espécies de anuros que, embora não sejam endêmicas, podem ser distintas funcionalmente e, portanto, importantes para diversos processos ecológicos. Assim consideramos a inclusão de todo o conjunto de espécies

existentes em cada EB para a análise de FD, por ser mais informativo funcionalmente do que somente as espécies endêmicas. Por exemplo, alguns EBs são compostos por muitas espécies endêmicas de um mesmo gênero, com grandes semelhanças em seus atributos funcionais (*e.g.*, espécies de *Brachycephalus* que compõem o EB 10, veja Tabela 2 do capítulo 2 desta tese). Embora os EBs não sejam diferentes em relação aos valores médios de *FD-ses*, a maioria deles (16 EBs, equivalente a 73% do total) apresentou parte de suas quadrículas com valores positivos de *FD-ses*, indicando que há congruências entre as unidades biogeográficas e regiões com significativa diversidade funcional. Dentre estes EBs, destacamos alguns como EB 2, situado na porção central da SM, abrangendo o início da Serra de Paranapiacaba, região de Paranapiacaba (Santo André), Bertioga, São Sebastião e Ilhabela (Figura 5A). O EB 4, localizado na porção sul da SM, com valores elevados de *FD-ses* nos arredores de Curitiba e no norte de Santa Catarina em municípios como São Francisco do Sul, São Bento do Sul e Corupá (Figura 5A). O EB 3, situado na porção central da SM, abrangendo partes da Serra da Bocaina, nos municípios de São José do Barreiro e Bananal (Figura 5B). O EB 6, localizado na porção norte da SM, abrangendo parte dos maciços costeiros do Rio de Janeiro e da Serra dos Órgãos (Figura 5B). O EB 10, localizado na porção central da SM, abrangendo parte da Serra de Ubatuba (Figura 6B). O EB 13, também na porção central da SM, abrangendo o maciço da Juréia e parte da Serra do Itatins (Figura 6B). E o EB 17, igualmente localizado na porção central da SM, com valores positivos de *FD-ses* em áreas dos municípios de Paraty, Angra dos Reis, Mangaratiba e Ilha da Marambaia, todos no estado do Rio de Janeiro (Figura 8A).

Muitas áreas fora dos EBs também apresentaram riqueza significativa de *FD-ses* (veja Figura 3B), indicando que embora as unidades biogeográficas apresentem áreas com alto valor de *FD-ses*, outras áreas com maiores valores de *FD-ses* também devem ser consideradas em políticas de conservação. A inclusão de diversas dimensões de diversidade, com diferentes métricas e informações biogeográficas pode ser ainda mais informativa para a seleção de áreas a serem protegidas de forma prioritária na SM (*e.g.*, DEVICTOR et al., 2010; TSIANOU; KALLIMANI, 2016; CAMPOS et al., 2017). Assim, enfatizamos que as áreas com elevados valores de *FD-ses* congruentes com os EBs mencionados acima devem representar áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade de anfíbios anuros na Serra do Mar.

Perspectivas futuras

Após este primeiro passo no sentido de explorar e compreender a distribuição da FD de anfíbios anuros na SM e em suas unidades biogeográficas (Elementos Bióticos), pretendemos aumentar a base de dados e incluir as métricas de diversidade taxonômica e filogenética. Além

disso, a análise do componente de beta-diversidade para as diferentes medidas de diversidade (taxonômica, filogenética e funcional), deve contribuir para uma melhor compreensão espacial da diversidade dos anuros da Serra do Mar, considerando suas diferentes porções e a influência dos fatores fisiográficos.

Agradecimentos

Por facilitarem o acesso aos espécimes sob seus cuidados, agradecemos às seguintes coleções: MZUSP, Taran Grant e Hussam Zaher; ZUEC, Luís Felipe Toledo e Karina Rebelo; MNRJ, José P. Pombal Jr., Pedro H. Pinna e Manoela W. Cardoso; ZUFRJ, Sergio Potsch de Carvalho-e-Silva e Marcia dos Reis Gomes. Somos gratos à João G. R. Giovanelli e Priscila Lemes por valiosas contribuições e discussões durante a fase de seleção dos atributos funcionais. Pelo apoio financeiro, agradecemos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), processos #2008/54472-2, #2008/50928-1, #2013/50741-7, #2014/50342-8, #2014/23677-9 e #17/09676-8, além do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). O CNPq também apoiou a bolsa de doutorado de LRM (141259/2014-0) e bolsas de produtividade em pesquisa para RJS (304929/2015-8) e CFBH (302518/2013-4). Somos muito gratos ao geólogo João Alberto Bach de Oliveira e sua equipe na Petrobrás, por fornecerem dados e informações sobre o Sistema de Riftes Cenozóicos do Sudeste do Brasil.

Referências

- AB'SABER, A. N. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. **Geomorfologia**, v. 53, p. 1-23, 1977.
- ALGAR, A. C.; KERR, J. T.; CURRIE, D. J. Quantifying the importance of regional and local filters for community trait structure in tropical and temperate zones. **Ecology**, v. 92, p. 903-914, 2011.
- ALMEIDA, F. F. M.; CARNEIRO, C. D. R. Origem e evolução da Serra do Mar. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 28, p. 135-150, 1998.
- ALMEIDA-GOMES, M.; SIQUEIRA, C. C.; BORGES-JÚNIOR, V. N. T.; VRCIBRADIC, D.; FUSINATTO, L. A.; ROCHA, C. F. D. Herpetofauna da Reserva Ecológica de Guapiaçú (REGUA) e das áreas do entorno, no estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 3, p. e20130078, 2014.
- BAÊTA, D.; GIASSEN, L. O. M.; POMBAL, JR., J. P.; HADDAD, C. F. B. Review of the rare genus *Phrynomedusa* Miranda-Ribeiro, 1923 (Anura: Phyllomedusidae) with description of a new species. **Herpetological Monographs**, v. 30, n. 1, p. 49-78, 2016.
- BARBO, F. E. **Biogeografia histórica e conservação das serpentes da floresta pluvial atlântica costeira do Brasil**. 2012. 173 f. Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, 2012.
- BECKER, C. G.; FONSECA, C. R.; HADDAD, C. F. B.; BATISTA, R. F.; PRADO, P. I. Habitat split and the global decline of amphibians. **Science**, v. 318, p. 1775-1777, 2007.

- BEEBEE, T. J. C.; GRIFFITHS, R. A. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? **Biological Conservation**, v. 125, p. 271-285, 2005.
- BERTOLUCI, J.; RODRIGUES, M. T. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 23, p. 161-167, 2002.
- BRAGAGNOLO, C.; PINTO-DA-ROCHA, R.; ANTUNES JR., M.; CLOUSE, R. M. Phylogenetics and phylogeography of a long-legged harvestman (Arachnida: Opiliones) in the Brazilian Atlantic Rain Forest reveals poor dispersal, low diversity and extensive mitochondrial introgression. **Invertebrate Systematics**, v. 29, n. 4, p. 386-404, 2015.
- CAMPOS, F. S.; LOURENÇO-DE-MORAES, R.; LLORENTE, G. A.; SOLÉ, M. Cost-effective conservation of amphibian ecology and Evolution. **Science Advances**, v. 3, e1602929, 2017.
- CARVALHO-E-SILVA, A. M. T.; SILVA, G. R.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. Anurans at Rio das Pedras Reserve, Mangaratiba, RJ, Brazil. **Biota Neotropica**, vol. 8, n. 1, p. 199-209, 2008.
- CARVALHO, S. B.; BRITO, J. C.; CRESPO, E. J.; POSSINGHAM, H. P. Incorporating evolutionary process into conservation planning using species distribution data: a case study with the western Mediterranean herpetofauna. **Diversity and Distributions**, v. 17, p. 408-421, 2011.
- CAVENDER-BARES, J.; ACKERLY, D. D.; BAUM, D.A.; BAZZAZ, F. A. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. **The American Naturalist**, v. 163, p. 823-843, 2004.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, p. 1-11, 2009.
- COCHRAN, D. M. Frogs of Southeastern Brazil. **United States National Museum Bulletin**, v. 206, p. 423, 1955.
- CONDEZ, T. H.; SAWAYA, R. J.; DIXO, M. Herpetofauna of the Atlantic Forest remnants of Tapiraí and Piedade region, São Paulo state, southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 1, p. 157-185, 2009.
- CORRÊA-FILHO, D. T. **Estruturação de uma metacomunidade de girinos e adultos de anuros no Cerrado: influências ambientais e filogenéticas**. 2013. 98 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, 2013.
- CORTÉZ-GÓMEZ, A. M. M.; RUIZ-AGUDELO, C. A.; VALENCIA-AGUILAR, A.; LADLE, R. J. Ecological functions of Neotropical amphibians and reptiles: a review. **Universitas Scientiarum**, v. 20, n. 2, p. 229-245, 2015a.
- CORTÉZ-GÓMEZ, A. M. M.; RAMÍREZ-PINILLA, M. P.; URBINA-CARDONA, N. Protocolo para la medición de rasgos funcionales em anfíbios. In: SALGADO-NEGRET, B. (ed) **La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 2015b. p. 126-179.
- CRUMP, M. L. Anuran reproductive modes: evolving perspectives. **Journal of Herpetology**, v. 49, n. 1, p. 1-16, 2015.
- CRUZ, C. A. G.; FEIO, R. N. Endemismos em anfíbios em áreas de altitude na Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. In: NASCIMENTO, L. B.; OLIVEIRA, M. E. (Ed.). **Herpetologia no Brasil II**. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, 2007. p. 117-126.
- DASILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; DESOUSA, A. M. História biogeográfica da Mata Atlântica: opiliões (Arachnida) como modelo para sua inferência. In: CARVALHO

- C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. (Ed.). **Biogeografia da América do Sul**: Análise de Tempo, Espaço e Forma. 2ª ed. São Paulo: Editora Roca, 2016. p. 227-244.
- DE MELLO, P. L. H.; MACHADO, R. B.; NOGUEIRA, C. C. Conserving Biogeography: Habitat loss and vicariant patterns in endemic squamates of the Cerrado Hotspot. **PLoS ONE**, v. 10, n. 8, p. e0133995, 2015.
- DEVICTOR, V.; MOUILLOT, D.; MEYNARD, C.; JIGUET, F.; THUILLER, W.; MOUQUET, N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. **Ecology Letters**, v. 13, p. 1030-1040, 2010.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v.16, n. 11, p. 646-655, 2001.
- DÍAZ, S.; PURVIS, A.; CORNELISSEN, J. H. C.; MACE, G. M.; DONOGHUE, M. J.; EWERS, R. M.; JORDANO, P.; PEARSE, W. D. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 9, p. 2958-2975, 2013.
- DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1994.
- ERNST, R.; LINSSENMAIR, K. E.; RÖDEL, M. O. Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. **Biological Conservation**, v. 133, n. 2, p. 143-155, 2006.
- FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, v. 61, p. 1-10, 1992.
- FENKER, J.; TEDESCHI, L. G.; PYRON, R. A.; NOGUEIRA, C. C. Phylogenetic diversity, habitat loss and conservation in South American pitvipers (Crotalinae: Bothrops and Bothrocophias). **Diversity and Distributions**, v. 20, n. 10, p. 1108-1119, 2014.
- FLYNN, D. F. B.; GOGOL-PROKURAT, M.; NOGEIRE, T.; MOLINARI, N.; RICHERS, B. T.; LIN, B. B.; SIMPSON, N.; MAYFIELD, M. M.; DECLERCK, F. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology Letters**, v. 12, p. 22-33, 2009.
- FOLLY, M.; KIRCHMEYER, J.; GOMES, M. R.; HEPP, F.; RUGGERI, J.; LUNA-DIAS, C.; BEZERRA, A. M.; AMARAL, L. C.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. 2014. Amphibians from the Centro Marista São José das Paineiras, in Mendes, and surrounding municipalities, State of Rio de Janeiro, Brazil. **Herpetology Notes**, v. 7, p. 489-499, 2014.
- FOLLY, M.; BEZERRA, A. M.; RUGGERI, J.; HEPP, F.; CARVALHO-E-SILVA, A. M. P. T.; GOMES, M. R.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. Anuran fauna of the high-elevation areas of the Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), Southeastern Brazil. **Oecologia Australis**, v. 20, n. 2, p. 109-120, 2016.
- FORLANI, M. C.; BERNARDO, P. H.; HADDAD, C. B. F.; ZAHER, H. Herpetofauna do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 265-309, 2010.
- GAREY, M. V.; PROVETE, D. B.; MARTINS, I. A.; HADDAD, C. F. B.; ROSSA-FERES, D. C. Anurans from the Serra da Bocaina National Park and surrounding buffer area, southeastern Brazil. **Check List**, v. 10, n. 2, p. 308-316, 2014.
- GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v. 405, p. 220-227, 2000.
- GIRAUDOUX, P. **pgirmess: Spatial Analysis and Data Mining for Field Ecologists**. 2018. R package version 1.6.9. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>>.
- GONTIJO-PASCUTTI, A. H. F.; HASUI, Y.; SANTOS, M.; SOARES JÚNIOR, A. V.; SOUZA, I. A. As Serras do Mar e da Mantiqueira. In: HASUI, Y.; CARNEIRO, C. D.

- R.; ALMEIDA, F. F. M.; BARTORELLI, A. (Org.) **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca, 2012. p. 549-571.
- GONZÁLEZ-MAYA, J. F.; MARTÍNEZ-MEYER, E.; MEDELLÍN, R.; CEBALLOS, G. Distribution of mammal functional diversity in the Neotropical realm: Influence of land-use and extinction risk. **PLoS ONE**, v. 12, n. 4, p. e0175931, 2017.
- GOTELLI, N. J.; ENTSMINGER, G. L. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. **Oecologia**, v. 129, p. 281-291, 2001.
- GRAHAM, C. H.; PARRA, J. L.; RAHBEK, C.; MCGUIRE, J. A. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, 19673–19678.
- GRAHAM, C. H.; CARNAVAL, A. C.; CADENA, C. D.; ZAMUDIO, K. R. et al. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. **Ecography**, v. 37, n. 8, p. 711-719, 2014.
- GREENSPAN, S. E.; LAMBERTINI, C.; CARVALHO, T.; JAMES, T. Y.; TOLEDO, L. F.; HADDAD, C. F. B.; BECKER, C. G. Hybrids of amphibian chytrid show high virulence in native hosts. **Scientific Reports**, v. 8, n. 9600, p. 1-10, 2018.
- GUEDES, T. B.; SAWAYA, R. J.; NOGUEIRA, C. C. Biogeography, vicariance and conservation of snakes of the neglected and endangered Caatinga region, north-eastern Brazil. **Journal of Biogeography**, v. 41, p. 919-931, 2014.
- HADDAD, C. F. B.; PRADO, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, v. 55, n. 3, p. 207-217, 2005.
- HADDAD, C. F. B.; TOLEDO, L. F.; PRADO, C. P. A.; LOEBMANN, D.; GASPARINI, J. L.; SAZIMA, I. **Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia**. 1. ed. São Paulo: Anolis Books. v. 1. 2013. p. 543.
- HAUSDORF, B. Units in biogeography. **Systematic Biology**, v. 51, p. 648-652, 2002.
- HAUSDORF, B.; HENNIG, C. Biotic element analysis in biogeography. **Systematic Biology**, v. 52, p. 717-723, 2003.
- HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L. M.; NELSON, C. E. Frogs of Boracéia. **Arquivos de Zoologia**, v. 31, p. 4, p. 231-410, 1990.
- HILLERISLAMBERS, J., ADLER, P. B., HARPOLE, W. S., LEVINE, J. M.; MAYFIELD, M. M. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, p. 227-248, 2011.
- HOCKING, D. J.; BABBITT, K. J. Amphibian contributions to ecosystem services. **Herpetological Conservation and Biology**, v. 9, n. 1, p. 1-17, 2014.
- HOLT, B. G.; LESSARD, J. P.; BORREGAARD, M. K.; FRITZ, S. A.; ARAÚJO, M. B.; DIMITROV, D.; FABRE, P. H.; GRAHAM, C. H.; GRAVES, G. R.; JØNSSON, K. A.; NOGUÉS-BRAVO, D.; WANG, Z.; WHITTAKER, R. J.; FJELDSÅ, J.; RAHBEK, C. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. **Science**, v. 339, p. 74-78, 2013.
- HOLLANDER, M.; WOLFE, D. A. **Nonparametric statistical methods**. John Wiley & Sons, New York-Sydney-Tokyo-Mexico City. 1973.
- HORTAL, J.; DE BELLO, F.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; LEWINSOHN, T. M.; LOBO, J. M.; LADLE, R. J. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 46, p. 523-549, 2015.
- IBGE. 2006. **Mapa de unidades de relevo do Brasil**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, IBGE. Disponível em:
ftp://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/geomorfologia/mapas/brasil/relevo_2006.pdf

- ISKANDAR, D.T.; EVANS, B. J.; MCGUIRE, J. A. A novel reproductive mode in frogs: a new species of fanged frog with internal fertilization and birth of tadpoles. **PLoS ONE**, v. 9, n. 12, e115884, 2014.
- IUCN. 2017. **The IUCN Red list of threatened species**. Version 2017-3. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 11 June 2018.
- IZECKSOHN, E.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. **Anfíbios do Município do Rio de Janeiro**. Rio de Janeiro, Editora UFRJ. 2001. p. 148.
- LEE, C. B.; CHUN, J. H.; CHO, H. J. Elevational patterns and determinants of plant diversity in the Baekdudaegan Mountains, South Korea: Species vs. functional diversity. **Chinese Science Bulletin**, v. 58, n. 31, p. 3747-3759, 2013.
- LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPEES, M. F.; HOLT, R. D. SHURIN J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, p. 601-613, 2004.
- LEIBOLD, M. A.; ECONOMO, E. P.; PEREZ-NETO, P. Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. **Ecology Letters**, v. 13, p. 1290-1299, 2010.
- LESCANO, J. N.; MILOCH, D.; LEYNAUD, G. C. 2018. Functional traits reveal environmental constraints on amphibian community assembly in a subtropical dry forest. **Austral Ecology**, p. 1-12, 2018.
- LINGNAU, R.; SOLÉ, M.; DALLACORTE, F.; KWET, A. Description of the advertisement call of *Cycloramphus bolitoglossus* (Werner, 1897), with comments on other species in the genus from Santa Catarina, south Brazil (Amphibia, Cycloramphidae). **North-Western Journal of Zoology**, v. 4, n. 2, p.224-235, 2008.
- LOMOLINO, M. V. Conservation biogeography. In: LOMOLINO, M. V.; HEANEY, L. R. (eds.) **Frontiers of biogeography: New directions in the geography of nature**. Sunderland, MA: Sinauer. 2004. p. 293-296.
- LOURENÇO-DE-MORAES, R.; MALAGOLI, L. R.; GUERRA, V.; FERREIRA, R. B.; AFFONSO, I. P.; HADDAD, C. F. B.; SAWAYA, R. J.; BASTOS, R. P. Nesting patterns among Neotropical species assemblages: can reserves in urban areas be failing to protect anurans? **Urban Ecosystems**, v. 21, p. 1-10, 2018.
- LUCAS, E. M. **Diversidade e conservação de anfíbios anuros no Estado de Santa Catarina, sul do Brasil**. 2008. 218 f. Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, São Paulo, 2008.
- LUTZ, B. Anfíbios novos e raros das serras costeiras do Brasil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, Rio de Janeiro, v. 56, n. 2, p. 373-399, 1958.
- LUTZ, B. **Brazilian species of *Hyla***. Austin, Texas: University of Texas Press, 1973.
- MALAGOLI, L. R. **Diversidade e distribuição dos anfíbios anuros do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar, SP**. 2013. 223 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências de Rio Claro, Rio Claro, 2013.
- MALAGOLI, L. R.; GIOVANELLI, J. G. R.; SAWAYA, R. J.; HADDAD, C. F. B. Anurans of Serra do Mar, South and Southwest Brazil: species composition and distribution patterns (in prep., capítulo 1 desta tese).
- MALAGOLI, L. R.; VANCINE, M. H.; GIOVANELLI, J. G. R.; RIBEIRO, M. C.; SAWAYA, R. J.; HADDAD, C. F. B. Endemismo, vicariância e conservação dos anuros (Amphibia) da Serra do Mar (in prep., capítulo 2 desta tese).
- MARTINS, A.; PONTES, R.; MATTEDI, C.; FRATANI, J.; MURTA-FONSECA, R. A.; RAMOS, L.; BRANDÃO, A. L. R. Anuran community of a coastal Atlantic Forest

- fragment in the state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Salamandra**, v. 50, n. 1, p. 27-39, 2014.
- MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v. 13, p. 1085-1093, 2010.
- MESQUITA, A. F. C.; LAMBERTINI C.; LYRA, M.; MALAGOLI, L. R.; JAMES, T. Y.; TOLEDO, L. F.; HADDAD, C. F. B.; BECKER, C. G. Low resistance to chytridiomycosis in direct-developing amphibians. **Scientific Reports**, v. 7, n. 16605, 2017.
- MORRONE, J. J. The spectre of biogeographical regionalization. **Journal of Biogeography**, v. 45, p. 282-288, 2018.
- MOUQUET, N.; DEVICTOR, V.; MEYNARD, C.N.; MUNOZ, F.; BERSIER, L.F.; CHAVE, J.; COUTERON, P.; DALECKY, A.; FONTAINE, C.; GRAVEL, D.; HARDY, O.J.; JABOT, F.; LAVERGNE, S.; LEIBOLD, M.; MOUILLOT, D.; MÜNKEMÜLLER, T.; PAVOINE, S.; PRINZING, A.; RODRIGUES, A.S.L.; ROHR, R.P.; THÉBAULT, E.; THUILLER, W. Ecophylogenetics: advances and perspectives. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 87, p. 769-785, 2012.
- NALI, R. C.; ZAMUDIO, K. R.; HADDAD, C. F. B.; PRADO, C. P. A. Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. **The American Naturalist**, v. 184, p. 727-740, 2014a.
- NALI, R. C.; ZAMUDIO, K. R.; HADDAD, C. F. B.; PRADO, C. P. A. Data from: Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. Dryad Digital Repository, 2014b.
- NUNES, C. A.; QUINTINO, A. V.; CONSTANTINO, R.; NEGREIROS, D.; REIS JR., R.; FERNANDES, G. W. Patterns of taxonomic and functional diversity of termites along a tropical elevational gradient. **Biotropica**, v. 49, n. 2, p. 186-194, 2017.
- O'HANLON, S. J.; RIEUX, R.; FARRER, R. A.; ROSA, G. M., et al. Recent Asian origin of chytrid fungi causing global amphibian declines. **Science**, v. 360, p. 621-627, 2018.
- PAVOINE, S.; VALLET, J.; DUFOUR, A. B.; GACHET, S.; DANIEL, H. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. **Oikos**, v. 118, p. 391-402, 2009.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional Diversity (FD), species richness, and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, n. 3, p. 402-411, 2002.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.
- PETCHEY, O. L.; EVANS, K. L.; FISHBURN, I. S.; GASTON, K. J. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. **Journal of Animal Ecology**, v. 76, p. 977-985, 2007.
- PODANI, J.; SCHMERA, D. How should a dendrogram-based measure of functional diversity function? A rejoinder to Petchey and Gaston. **Oikos**, v. 116, p. 1427-1430, 2007.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. 2017. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 19 Mai. 2018.
- RIBEIRO, P. L.; RAPINI, A.; SOARES-E-SILVA, U. C.; KONNO, T. U. P.; DAMASCENA, L. S.; VAN DEN BERG, C. Spatial analyses of the phylogenetic diversity of *Minaria* (Apocynaceae): assessing priority areas for conservation in the Espinhaço Range, Brazil. **Systematics and Biodiversity**, v. 10, p. 317-331, 2012.
- RICKLEFS, R. E. Community diversity: relative roles of local and regional process. **Science**, v. 235, p. 167-171, 1987.

- RICKLEFS, R. E. History and diversity: explorations at the intersection of ecology and evolution. **The American Naturalist**, v. 170 (supplement), p. S56-S70, 2007.
- RICKLEFS, R. E. Disintegration of the ecological community. **The American Naturalist**, v. 172, p. 741-750, 2008.
- SACCO, A. G.; RUI, A. M.; BERGMANN, F. B.; MÜLLER, S. C.; HARTZ, S. M. Perda de diversidade taxonômica e funcional de aves em área urbana no sul do Brasil. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 105, n. 3, p. 276-287, 2015.
- SAFI, K.; CIANCIARUSO, M. V.; LOYOLA, R. D.; BRITO, D.; ARMOUR-MARSHALL, K.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 366, p. 2536-2544, 2011.
- SALINAS, A. S.; COSTA, R. N.; ORRICO, V. G. D.; SOLÉ, M. Tadpoles of the bromeliad-dwelling frog *Phyllodytes luteolus* are able to prey on mosquito larvae, **Ethology Ecology & Evolution**, v. 30, p. 1-12, 2018.
- SALLES, R. O. L.; WEBER, L. N.; SILVA-SOARES, T. Amphibia, Anura, Parque Natural Municipal da Taquara, municipality of Duque de Caxias, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Check List**, v. 5, n. 4, 840-854, 2009.
- SANTOS-PEREIRA, M.; POMBAL JR., J. P.; ROCHA, C. F. D. Anuran amphibians in state of Paraná, Southern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 18, n. 3, p. e20170322, 2018.
- SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. **Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification**. Freeman, San Francisco. 1973. p. 278.
- SIEGEL, S.; CASTELLAN, N. J. **Nonparametric statistics for the behavioral sciences**. McGraw-Hill, New York. 1988.
- SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, v. 28, p. 617-631, 2012.
- SPASOJEVIC, M. J.; COPELAND, S.; SUDING, K. N. Using functional diversity patterns to explore metacommunity dynamics: a framework for understanding local and regional influences on community structure. **Ecography**, v. 37, n. 10, p. 939-949, 2014.
- SWENSON, N. G. **Functional and phylogenetic ecology in R**. Springer Science+Business Media, New York. 2014. p. 217.
- SWENSON, N. G.; WEISER, M. D. Plant geography upon the basis of functional traits: an example from eastern North American trees. **Ecology**, v. 91, n. 8, p. 2234-2241, 2010.
- TILMAN, D. Functional diversity. In: LEVIN, S. A. (ed.) **Encyclopedia of biodiversity**, Academic Press, San Diego. 2001. p. 109-120.
- TREVINE, V.; FORLANI, M. C.; HADDAD, C. F. B.; ZAHER, H. Herpetofauna of Paranaipiacaba: expanding our knowledge on a historical region in the Atlantic forest of southeastern Brazil. **Zoologia**, 31:126-146, 2014.
- TOUSSAINT, A.; CHARPIN, N.; BROSSE, S.; VILLÉGER, S. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. **Scientific Reports**, v. 6, n. 22125, p. 1-9, 2016.
- TSIANOU, M. A.; KALLIMANIS, A. S. Different species traits produce diverse spatial functional diversity patterns of amphibians. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 1, p. 117-132, 2016.
- TUOMISTO, H. Different ways of defining diversity and how to apply them in montane systems. In: HOORN, C.; PERRIGO, A.; ANTONELLI, A. (eds.). **Mountains, climate and biodiversity**. Wiley-Blackwell Press, First Edition, 2018. p. 295-308.
- VALENCIA-AGUILAR, A.; CORTÉS-GÓMEZ, A. M.; RUIZ-AGUDELO, C. A. Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in Neotropical ecosystems. **International**

- Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management**, v. 9, n. 3, p. 257-272, 2013.
- VANCINE, M. H.; DUARTE, K. S.; SOUZA, Y. S.; GIOVANELLI, J. G. R. et al. Atlantic amphibians: a data set of amphibians communities from the Atlantic Forests of South America. **Ecology**, v. 99, n. 7, p. 1692-1692, 2018.
- VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly Review of Biology**, v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010.
- VIOLLE, C.; NAVAS, M. L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.
- VIOLLE, C.; REICH, P. B.; PACALA, S. W.; ENQUIST, B. J.; KATTGE, J. The emergence and promise of functional biogeography. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, p. 13690–13696, 2014.
- WEIHER, E. A primer of trait and functional diversity. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. (eds.) **Biological diversity: frontiers in measurement and assessment**. Oxford University Press Inc., New York, 2011. p. 175-193.
- WELLS, K. **The ecology and behavior of amphibians**. The University of Chicago Press, Chicago, 2007.
- ZALÁN, P. V. Origem e evolução das bacias do Sudeste. In: HASUI, Y.; CARNEIRO, C.D.R.; ALMEIDA, F.F.M.; BARTORELLI, A. (Org.) **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca, 2012. p. 544-548.
- ZALÁN, P. V.; OLIVEIRA, J. A. B. Origem e evolução estrutural do sistema de riftes cenozóicos do Sudeste do Brasil. **Boletim das Geociências - Petrobras**, v. 13, n. 2, p. 269-300, 2005.
- ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. 5 ed. Prentice Hall, USA, 2010.

Tabelas

Tabela 1. Tabela 1. Atributos funcionais utilizados para calcular a Diversidade Funcional dos anuros das 356 espécies de anuros da Serra do Mar. Veja texto para detalhes.

Categoria do atributo funcional	Atributo funcional	Tipo	Função ecológica	Referências
Morfológico	comprimento-rostro-cloacal (CRC)	contínuo	Bioturbação; Papel como presa/predador	CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b; LESCANO et al., 2018
	largura da cabeça	contínuo	Papel como presa/predador	CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b; LESCANO et al., 2018
	comprimento da cabeça	contínuo	Papel como presa/predador	CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b; LESCANO et al., 2018
	expansão digital	categórico	Capacidade de explorar o habitat verticalmente	CORRÊA-FILHO, 2013
Reprodutivo	tamanho da desova	categórico	Aporte de energia no ecossistema	HOCKING; BABBITT, 2014; CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b
	local de oviposição	categórico	Aporte de energia no ecossistema	HOCKING; BABBITT, 2014; CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b
	tipo de ovo	categórico	Aporte de energia no ecossistema	HOCKING; BABBITT, 2014; CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b
	atividade reprodutiva	categórico	Aporte de energia no ecossistema; papel como presa/predador	CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b
Larval	fonte energética dos girinos	categórico	Ciclagem de nutrientes; Bioturbação; Aporte de energia no ecossistema; papel como presa/predador	VALENCIA-AGUILAR et al., 2013; HOCKING; BABBITT, 2014; CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b
	habitat dos girinos	categórico	Ciclagem de nutrientes; Bioturbação; Aporte de energia no ecossistema; papel como presa/predador	VALENCIA-AGUILAR et al., 2013; HOCKING; BABBITT, 2014; CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b

Relacionados ao microhabitat/hábitos dos adultos	horário de atividade	categórico	Aporte de energia no ecossistema; papel como presa/predador	ERNST et al., 2006; TSIANOU; KALLIMANIS, 2016; CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b
	microhabitat preferencial dos adultos	categórico	Bioturbação; aporte de energia no ecossistema; papel como presa/predador	ERNST et al., 2006; CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b
	hábitat	categórico	Aporte de energia no ecossistema; papel como presa/predador	HOCKING; BABBITT, 2014; CORTÉZ-GOMES et al., 2015a, b

Tabela 2. Valores de diversidade funcional (FD) nos elementos bióticos (EBs) recuperados para os anuros da Serra do Mar. Valores de FD - ric (considerando o efeito da riqueza de espécies) e FD - ses (sem o efeito da riqueza de espécies) são apresentados como amplitude mínima - máxima e média $\pm$ desvio padrão (entre parênteses). EBs formados por apenas uma quadrícula (400 km²), não possuem valores de amplitude e média.

Elementos bióticos	Área em km ²	Riqueza de espécies	FD - ric	FD - ses
EB 1	8.000	174	0.581 - 5.188 (3.197 $\pm$ 1.304)	-1.612 - 1.046 (-0.262 $\pm$ 0.829)
EB 2	8.400	152	1.228 - 5.412 (3.427 $\pm$ 1.218)	-1.366 - 1.255 (0.081 $\pm$ 0.857)
EB 3	2.400	113	3.411 - 4.337 (3.888 $\pm$ 0.420)	-0.762 - 0.634 (0.036 $\pm$ 0.631)
EB 4	6.800	97	0.728 - 4.265 (2.081 $\pm$ 0.958)	-2.000 - 1.469 (0.042 $\pm$ 0.954)
EB 5	8.800	148	0.722 - 5.412 (3.481 $\pm$ 1.281)	-1.181 - 1.294 (0.203 $\pm$ 0.674)
EB 6	2.400	110	3.350 - 5.133 (4.185 $\pm$ 0.601)	-0.672 - 1.046 (0.507 $\pm$ 0.619)
EB 7	1.600	40	0.635 - 2.636 (1.827 $\pm$ 0.892)	-1.706 - 0.866 (-0.545 $\pm$ 1.060)
EB 8	1.600	100	2.327 - 4.752 (3.456 $\pm$ 0.999)	-1.612 - 0.648 (-0.447 $\pm$ 0.975)
EB 9	1.200	35	0.773 - 2.630 (1.788 $\pm$ 0.940)	-2.000 - -0.141 (-0.809 $\pm$ 1.034)
EB 10	1.200	75	1.159 - 4.663 (3.227 $\pm$ 1.836)	-1.445 - 0.527 (-0.203 $\pm$ 1.082)
EB 11	14.400	211	0.554 - 5.412 (3.273 $\pm$ 1.232)	-1.366 - 1.245 (0.092 $\pm$ 0.702)
EB 12	400	26	2.801	-0.215
EB 13	1.200	40	1.938 - 3.183 (2.471 $\pm$ 0.641)	-0.965 - 0.942 (0.145 $\pm$ 0.991)
EB 14	23.600	281	0.654 - 5.411 (3.325 $\pm$ 1.159)	-1.445 - 1.294 (0.199 $\pm$ 0.649)
EB 15	2.800	98	1.159 - 3.450 (2.792 $\pm$ 0.779)	-1.445 - 0.627 (-0.371 $\pm$ 0.684)
EB 16	1.600	25	0.728 - 1.905 (1.243 $\pm$ 0.585)	-1.394 - 0.716 (-0.499 $\pm$ 0.929)
EB 17	3.600	103	0.806 - 3.690 (2.515 $\pm$ 0.965)	-0.841 - 0.462 (-0.110 $\pm$ 0.537)
EB 18	3.200	148	3.099 - 4.794 (3.889 $\pm$ 0.626)	-1.366 - 0.527 (-0.193 $\pm$ 0.664)
EB 19	400	29	3.095	-0.347
EB 20	3.200	138	1.850 - 5.188 (3.563 $\pm$ 1.348)	-1.612 - 0.705 (-0.404 $\pm$ 0.855)
EB 21	5.200	101	0.722 - 4.593 (3.016 $\pm$ 1.330)	-1.181 - 1.294 (0.208 $\pm$ 0.712)
EB 22	6.400	112	0.655 - 4.593 (2.829 $\pm$ 0.947)	-0.866 - 1.294 (0.351 $\pm$ 0.645)

Figuras

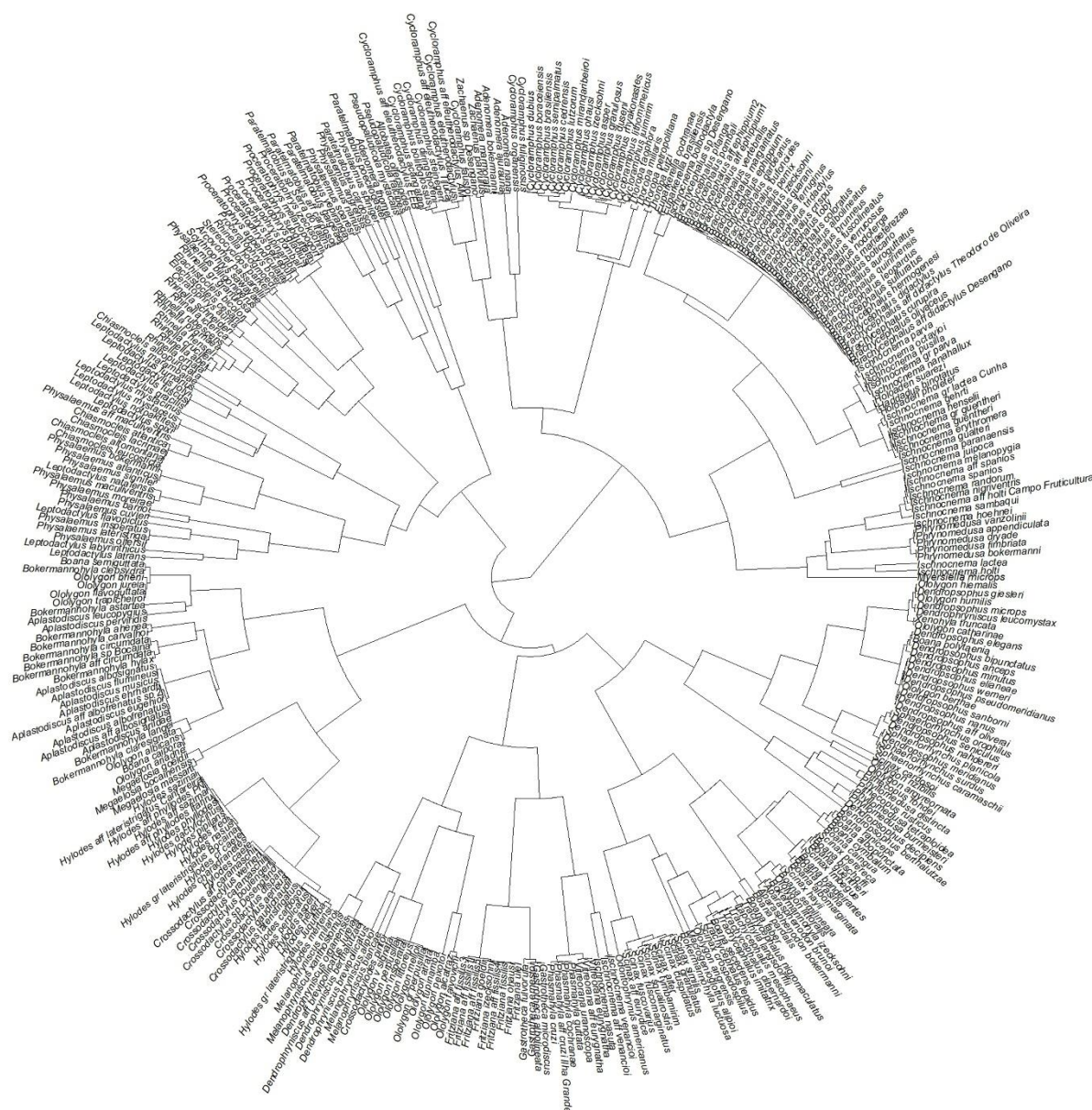


Figura 1. Dendrograma das relações funcionais entre as 356 espécies de anuros da Serra do Mar.

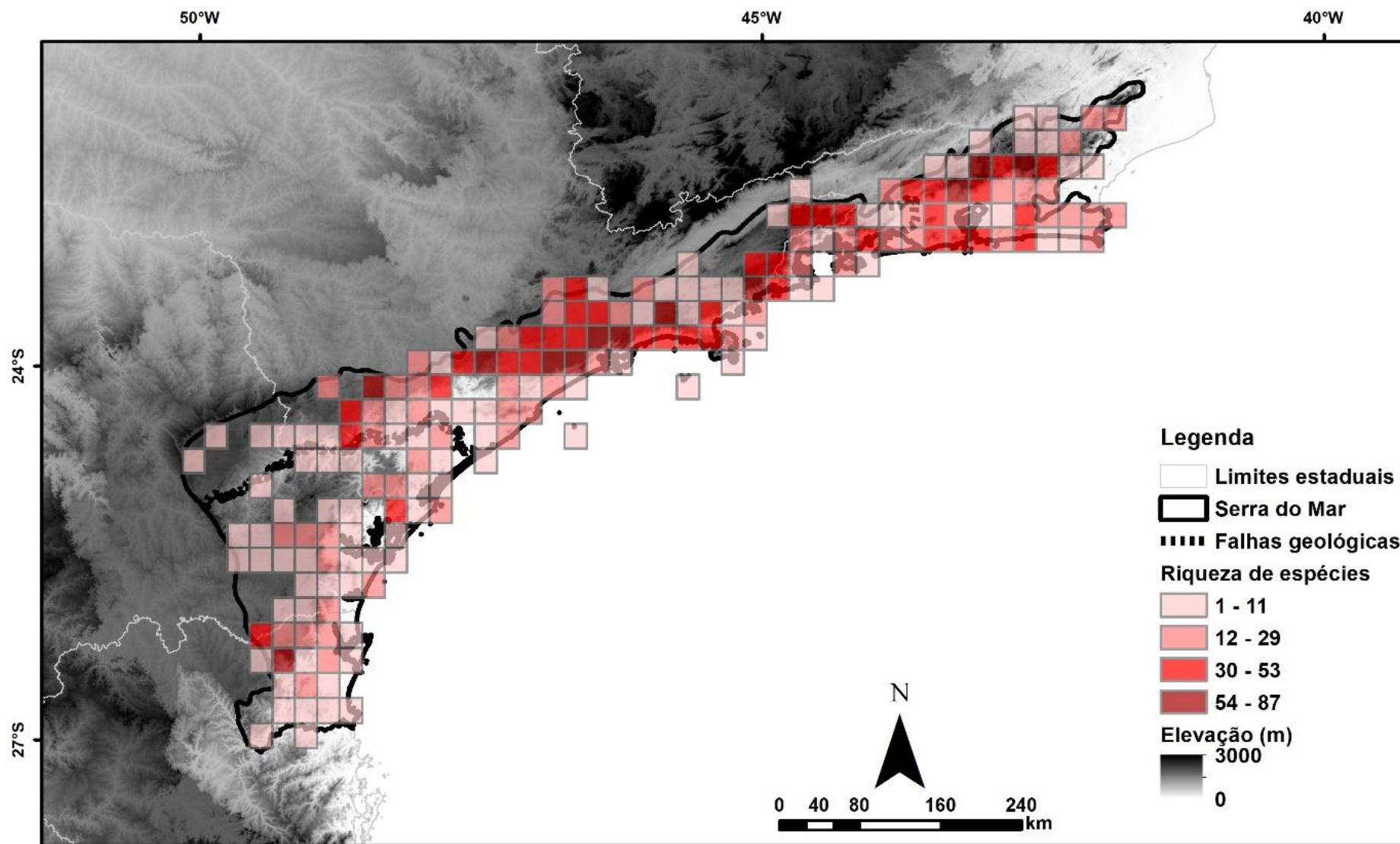


Figura 2. Riqueza de espécies de anfíbios por quadrículas de 0,2° X 0,2° na Serra do Mar, sul e sudeste do Brasil.

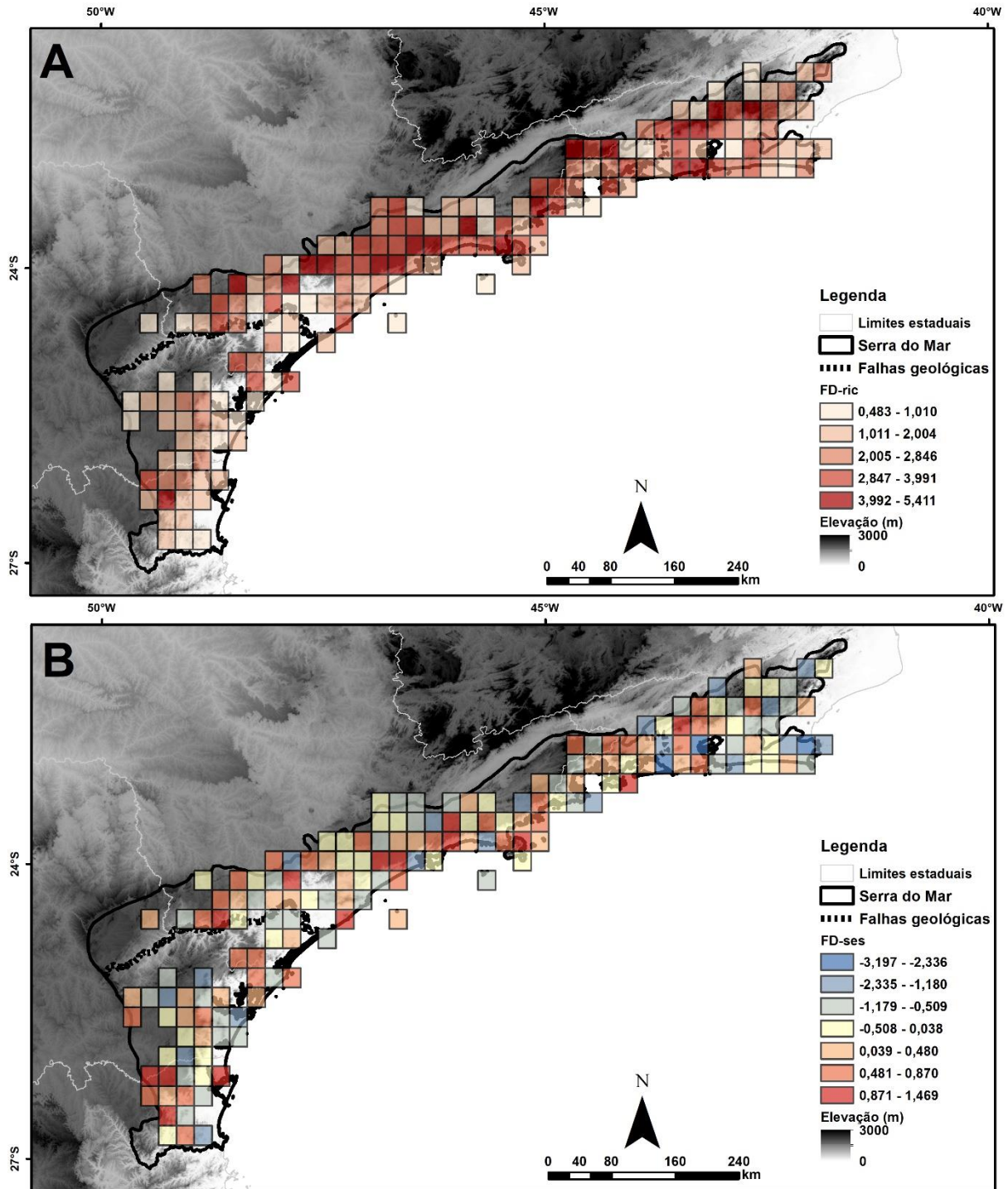


Figura 3. Diversidade funcional (FD) dos anuros da Serra do Mar. (A) FD-ric, valores de FD associado à riqueza de espécies. (B) FD-ses, valores de FD sem o efeito da riqueza de espécies. Quadrículas com valores negativos, representadas por tons de azul e amarelo, indicam um valor observado de FD-ses inferior ao valor médio esperado por modelos nulos (veja detalhes no texto). Quadrículas com valores positivos, representadas por tons de laranja e vermelho, indicam um valor observado de FD-ses maior do que o valor médio esperado por modelos nulos (veja detalhes no texto).

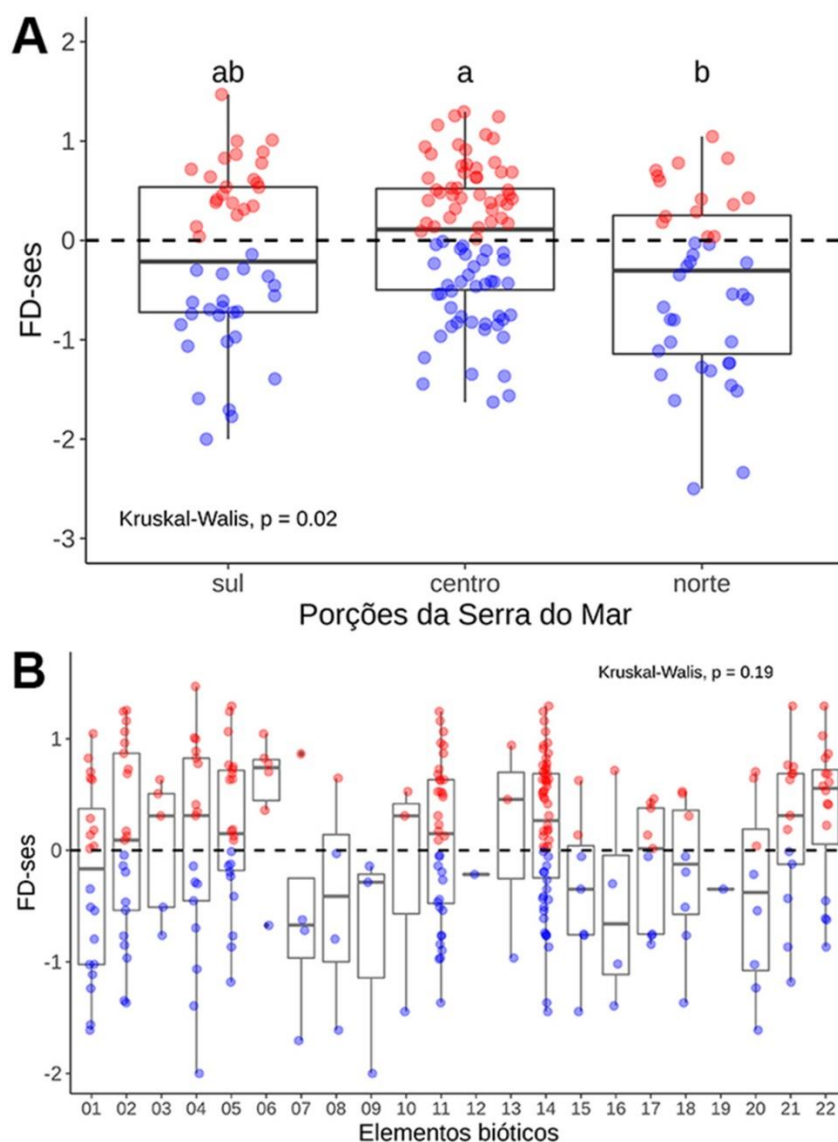


Figura 4. (A) Comparação dos valores médios de *FD-ses* entre as porções sul, central e norte da Serra do Mar. Diferentes letras acima de cada porção indicam diferenças significativas entre os valores médios de *FD-ses*. A sequência de letras “ab” acima da porção sul, indica que não há diferenças significativas dos valores médios de *FD-ses* entre esta porção e as demais. Barras horizontais = mediana; caixa = primeiro e terceiro quartis; linhas verticais = valores mínimo e máximo. A linha tracejada no zero indica a média calculada pelos modelos nulos. Os círculos representam cada quadrícula presente na Serra do Mar e as cores vermelha e azul, os valores positivos e negativos de *FD-ses*, respectivamente. (B) Comparação dos valores médios de *FD-ses* entre os Elementos bióticos (1–22) recuperados para a Serra do Mar. Barras horizontais = mediana; caixa = primeiro e terceiro quartis; linhas verticais = valores mínimo e máximo. A linha tracejada no zero indica a média calculada pelos modelos nulos. Os círculos representam cada quadrícula presente na Serra do Mar e as cores vermelha e azul, os valores positivos e negativos de *FD-ses*, respectivamente.

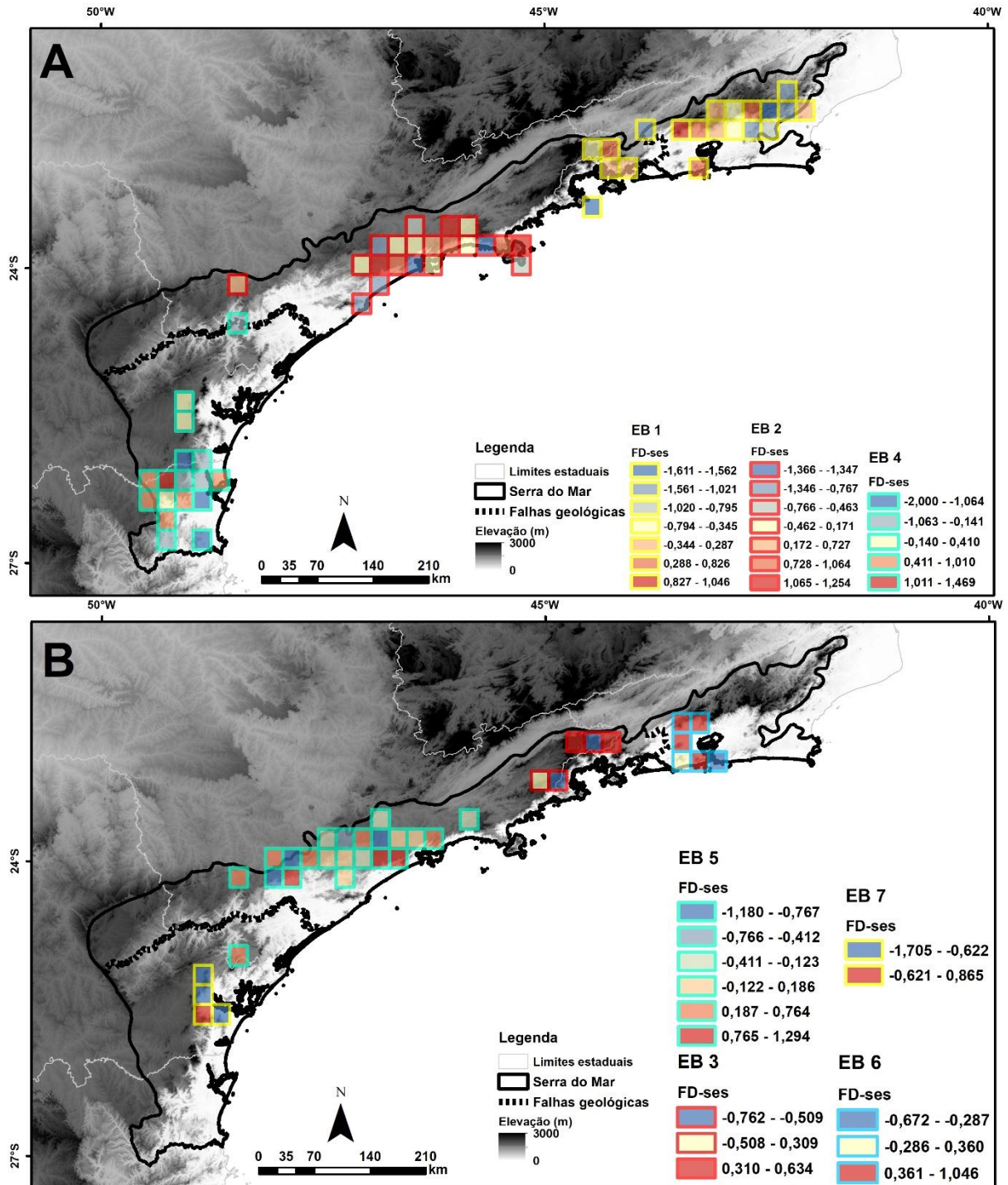


Figura 5. Diversidade funcional (FD) dos anuros nos elementos bióticos (EBs) recuperados para Serra do Mar. Valores de FD sem o efeito da riqueza de espécies (FD-ses). Quadrículas com valores negativos, indicam um valor observado de FD-ses inferior ao valor médio esperado por modelos nulos (veja detalhes no texto). Quadrículas com valores positivos indicam um valor observado de FD-ses maior do que o valor médio esperado por modelos nulos (veja detalhes no texto). (A) Valores de FD-ses para os EBs 1, 2 e 4. (B) Valores de FD-ses para os EBs 3, 5, 6 e 7.

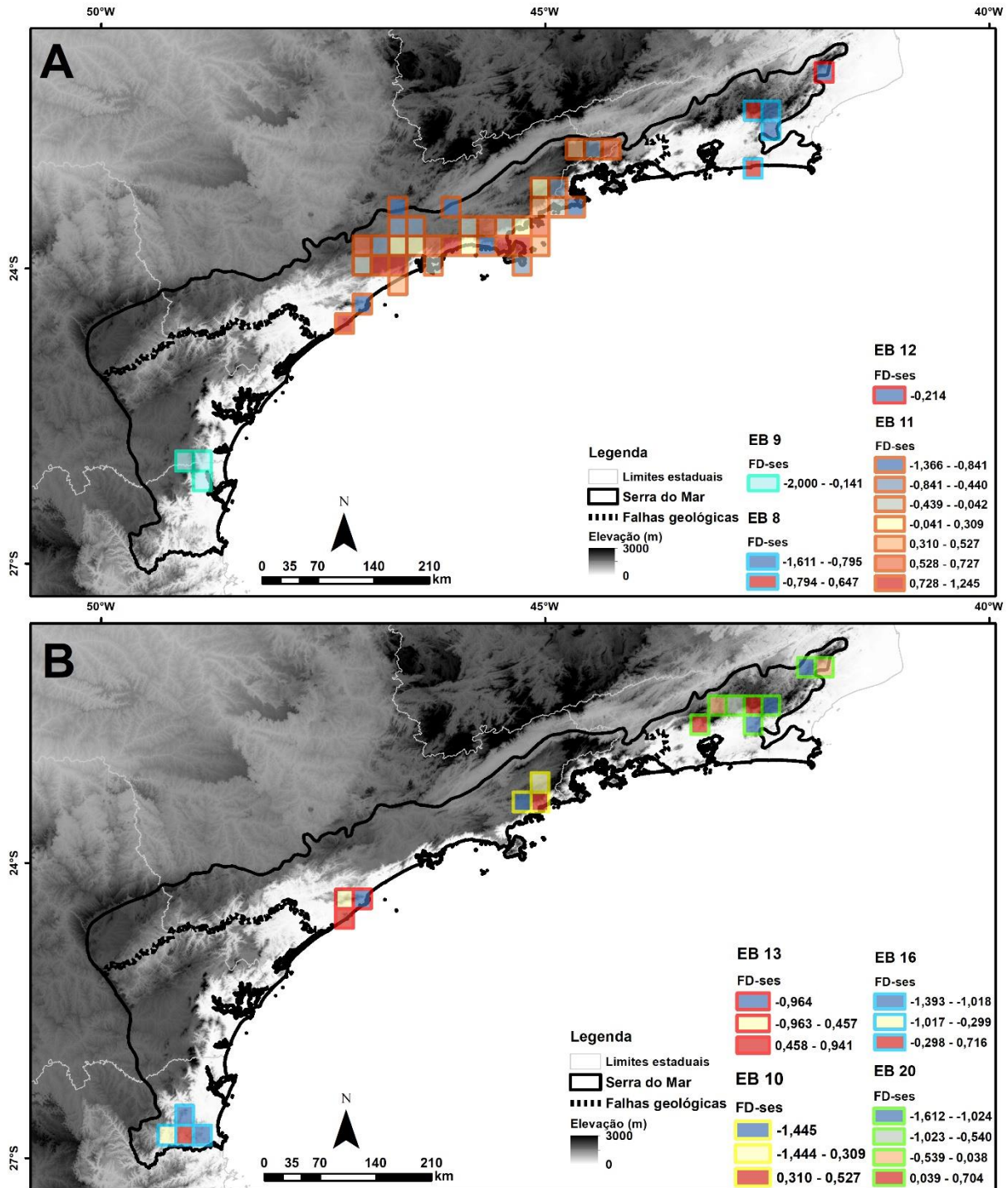


Figura 6. Diversidade funcional (FD) dos anuros nos elementos bióticos (EBs) recuperados para Serra do Mar. Valores de FD sem o efeito da riqueza de espécies (FD-ses). Quadrículas com valores negativos, indicam um valor observado de FD-ses inferior ao valor médio esperado por modelos nulos (veja detalhes no texto). Quadrículas com valores positivos indicam um valor observado de FD-ses maior do que o valor médio esperado por modelos nulos (veja detalhes no texto). (A) Valores de FD para os EBs 8, 9, 11 e 12. (B) Valores de FD para os EBs 10, 13, 16 e 20.

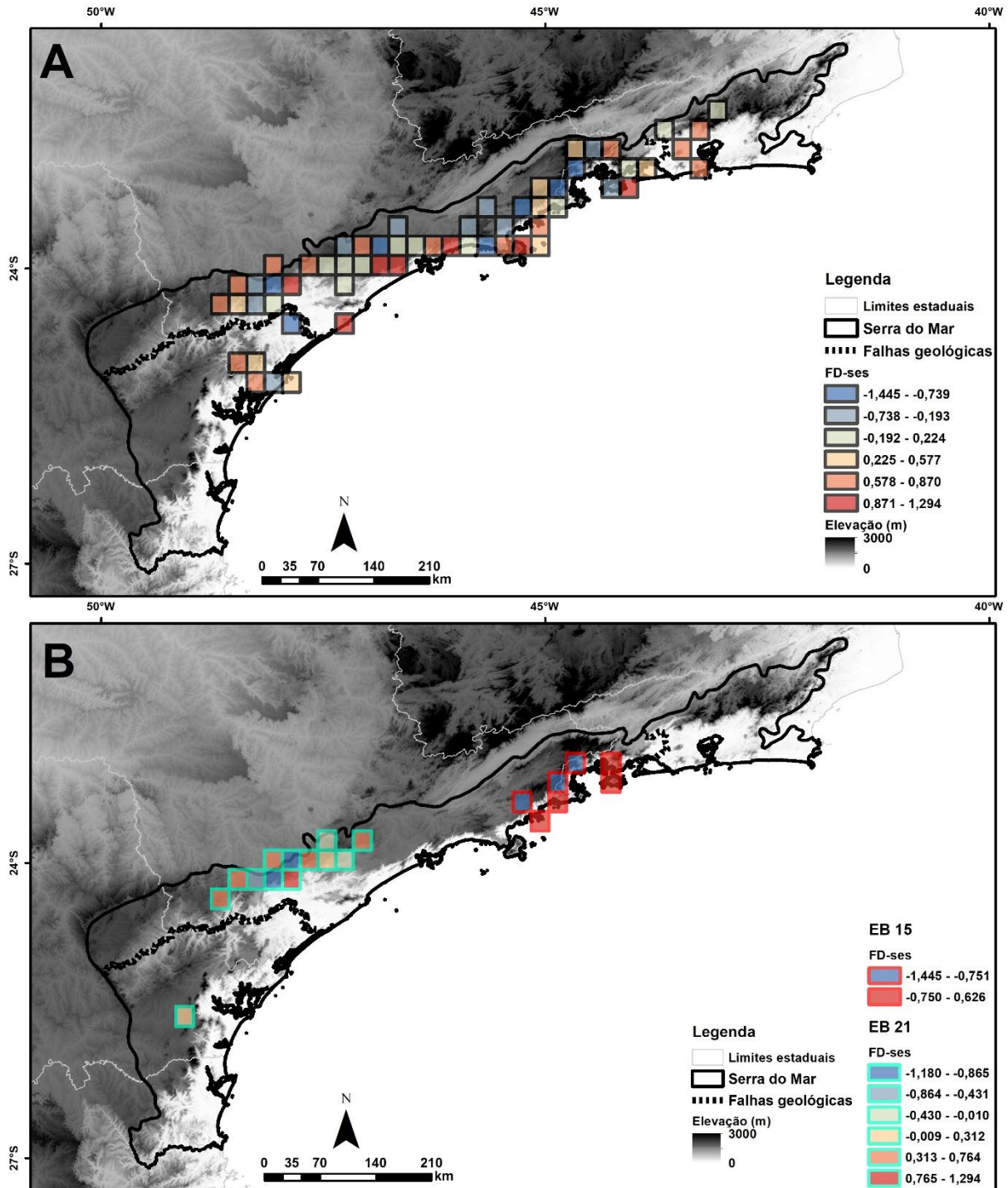


Figura 7. Diversidade funcional (FD) dos anuros nos elementos bióticos (EBs) recuperados para Serra do Mar. Valores de FD sem o efeito da riqueza de espécies (FD-ses). Quadrículas com valores negativos, indicam um valor observado de FD-ses inferior ao valor médio esperado por modelos nulos (veja detalhes no texto). Quadrículas com valores positivos indicam um valor observado de FD-ses maior do que o valor médio esperado por modelos nulos (veja detalhes no texto). (A) Valores de FD para o EB 14. (B) Valores de FD para os EBs 15 e 21.

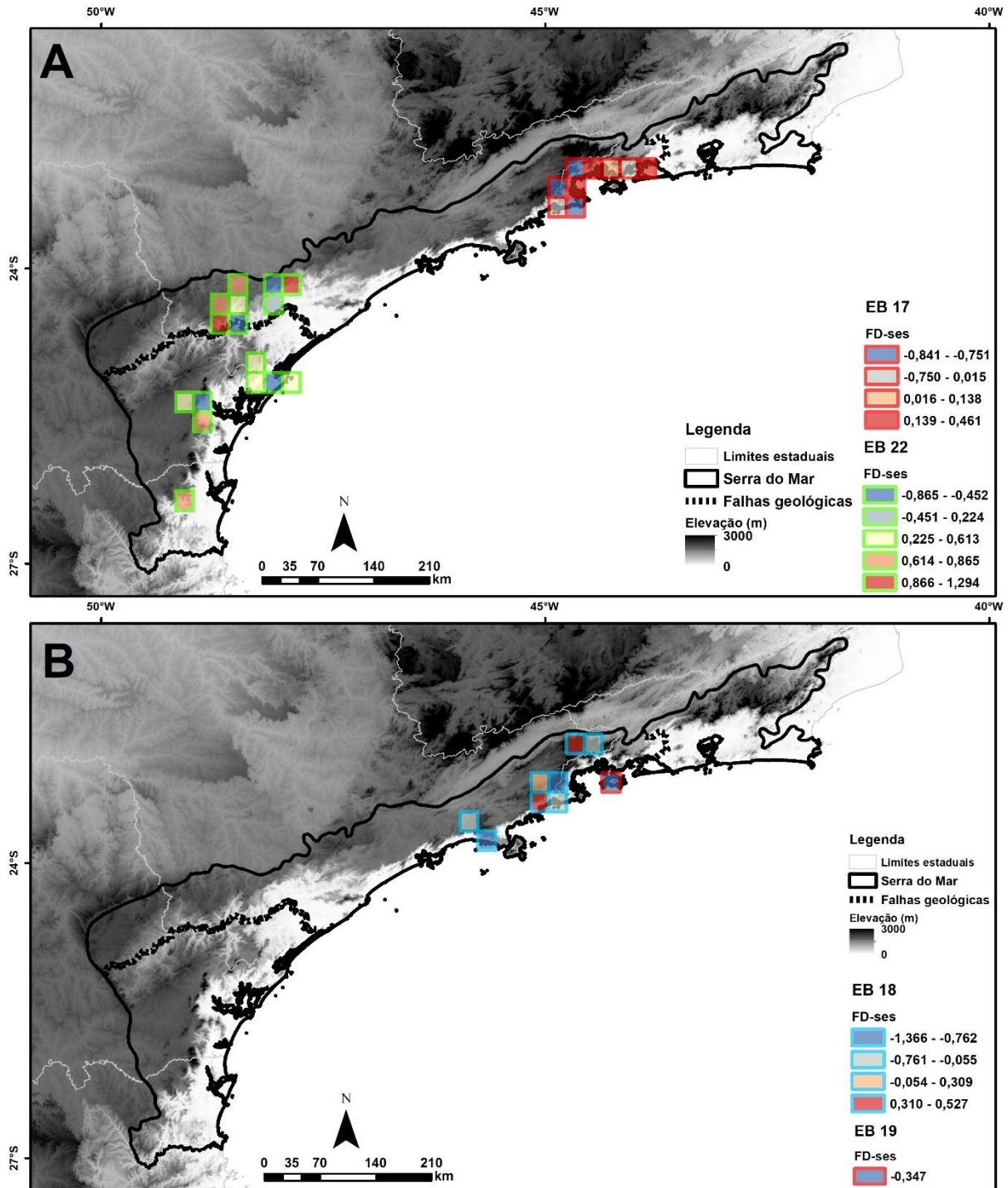


Figura 8. Diversidade funcional (FD) dos anuros nos elementos bióticos (EBs) recuperados para Serra do Mar. Valores de FD sem o efeito da riqueza de espécies (FD-ses). Quadrículas com valores negativos, indicam um valor observado de FD-ses inferior ao valor médio esperado por modelos nulos (veja detalhes no texto). Quadrículas com valores positivos indicam um valor observado de FD-ses maior do que o valor médio esperado por modelos nulos (veja detalhes no texto). (A) Valores de FD para os EBs 17 e 22. (B) Valores de FD para os EBs 18 e 19.

Apêndice

Apêndice. Parte da matriz utilizada para a produção do dendrograma funcional contendo os atributos funcionais dos anuros da Serra do Mar.

Considerando o grande número de colunas existentes na matriz, não foi possível a apresentação da planilha como um todo.

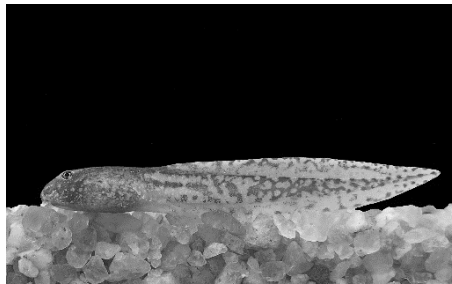
Especies	CRC médio	largura cabeça média	comprime nto cabeça médio	expansao digital	tamanho desova (<51)	tamanho desova (entre 51 e 300)	tamanho desova (>300)	local de oviposição (diretamen te na água)	local de oviposição (câmaras)	local de oviposição (bacias)	local de oviposição (ninhos)	local de oviposição (plantas aéreas)	local de oviposição (ninho de espuma)	local de oviposição (carregado pelos adultos)	local de oviposição (diretamen te terrestre)
Adenomera_ajurauna	19.51	7.33	7.93	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Adenomera_bokermanni	21.65	7.57	8.53	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Adenomera_marmorata	21.49	7.52	8.24	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Adenomera_nana	17.27	6.25	7.18	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Adenomera_thomei	23.41	8.11	8.91	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Allobates_olfersioides	15.04	4.91	5.49	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Aparasphenodon_bokermanni	70.14	21.86	24.31	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Aparasphenodon_brunoi	59.71	18.82	23.38	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Aplastodiscus_aff_albofrenatus_sp_2	33.76	12	13.04	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Aplastodiscus_aff_albofrenatus	40.9	13.78	14.94	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Aplastodiscus_albosignatus	39.14	13.02	14.48	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Aplastodiscus_arildae	44.61	15.07	15.91	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Aplastodiscus_ehrhardti	39.7	13.54	14.81	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Aplastodiscus_eugenioi	34.89	11.67	12.83	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Aplastodiscus_flumineus	34.46	12.13	13.33	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Aplastodiscus_leucopygius	48.8	16.18	16.81	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Aplastodiscus_musculus	42.53	14.97	15.54	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Aplastodiscus_perviridis	46.28	16.59	17.01	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Aplastodiscus_perviridis	38.9	14.96	14.8	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0

Capítulo 4

A new reproductive mode in anurans: Natural history of *Bokermannohyla astartea* (Bokermann, 1967) (Anura: Hylidae) and the description of its tadpole



Habitat of *Bokermannohyla astartea*



Tadpole of *Bokermannohyla astartea*



Bokermannohyla astartea

A new reproductive mode in anurans: Natural history of *Bokermannohyla astartea* (Bokermann, 1967) (Anura: Hylidae) and the description of its tadpole

Leo R. Malagoli^{1*}, Tiago L. Pezzuti², Julián Faivovich^{3,4}, Mariana L. Lyra¹, Paulo C. A. Garcia², Ricardo J. Sawaya⁵, Célio F. B. Haddad¹

¹ Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia and Centro de Aquicultura (CAUNESP), Rio Claro, SP 13506-900, Brazil.

² Laboratório de Herpetologia, Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia. Belo Horizonte, MG 31270-901, Brazil.

³ División Herpetología, Museo Argentino de Ciencias Naturales-CONICET, Angel Gallardo 470, C1405DJR, Buenos Aires, Argentina

⁴ Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina

⁵ Universidade Federal do ABC (UFABC), Centro de Ciências Naturais e Humanas, São Bernardo do Campo, SP 09606-070, Brazil

*Corresponding author: lrmalagoli@gmail.com

Abstract

Anurans are tetrapod vertebrates that exhibit the greatest diversity of reproductive modes. Herein we describe a new reproductive mode for anurans, observed for the Paranapiacaba Treefrog, *Bokermannohyla astartea*, an endemic and poorly known species of the Brazilian Atlantic Forest, belonging to the *B. circumdata* group. We also describe its tadpole and compare it with those of other species of *Bokermannohyla*. The new reproductive mode consists of: aquatic eggs deposited in leaf-tanks of bromeliads growing on the ground or epiphytes, located on the banks on temporary or permanent streams; from the eggs, hatch exotrophic tadpoles that remain in the leaf-tanks during the initial stages (until stage 26), when they jump or are transported to the streams after heavy rains, that fill out the bromeliads and make them overflow; the tadpoles complete the development in the streams. The tadpoles of *B. astartea* are similar to the other species of the *B. circumdata* group, although presenting more elongated tails, as well as differences in spiracle, eyes, and oral disc characters. Some larval characters described may represent an adaptive strategy related to the arboreality, as described for other anuran lineages. Additionally, we provide up-to-date information about its geographical distribution. So far, *B. astartea* is the only bromeligenous species among the 183 known species within the Cophomantini tribe.

Key-words. Arboreal tadpoles, Atlantic Forest, Bromeligenous anurans, Geographic distribution, Larval morphology, Reproductive biology, Spawning partition.

Resumo

Os anuros são vertebrados tetrápodes que exibem a maior diversidade de modos reprodutivos. Aqui descrevemos um novo modo reprodutivo para os anuros, registrado para a perereca-de-Paranapiacaba, *Bokermannohyla astartea*, uma espécie endêmica e pouco conhecida da Mata Atlântica brasileira, pertencente ao grupo *B. circumdata*. Descrevemos também o seu girino e comparamos com os de outras espécies de *Bokermannohyla*. O novo modo reprodutivo consiste em: ovos aquáticos depositados em axilas de bromélias de solo ou epífitas, localizadas nas margens de riachos temporários ou permanentes; dos ovos, eclodem os girinos exotróficos que permanecem nas axilas durante os seus estágios iniciais (observados por nós até o estágio 26), quando saltam ou são transportados para os riachos após fortes chuvas, que enchem as axilas das bromélias e as fazem transbordar; os girinos completam o desenvolvimento nos riachos. Os girinos de *B. astartea* são semelhantes às outras espécies do grupo *B. circumdata*, embora apresentem caudas mais alongadas, bem como diferenças nos caracteres do espiráculo, olhos e disco oral. Alguns caracteres larvais descritos podem representar uma estratégia adaptativa relacionada à vida arborícola, como descrito para outras linhagens de anuros. Além disso, fornecemos informações atualizadas sobre sua distribuição geográfica. Até agora, *B. astartea* é a única espécie bromelígena entre as 183 espécies conhecidas dentro da tribo Cophomantini.

Palavras-chave. Anuros bromelígenas, Biologia reprodutiva, Distribuição geográfica, Girinos arborícolas, Mata Atlântica, Morfologia larval, Partição de desova.

Introduction

Amphibians have a great diversity of reproductive modes that are defined by several traits, such as the choice of oviposition site, egg and clutch characteristics, rate and duration of larval development, stage and size of hatchlings, and type of parental care, if any (SALTHER, 1969; SALTHER; DUELLMAN, 1973). Currently 40 reproductive modes are known for anurans (ISKANDAR et al., 2014; CRUMP, 2015), and such diversity is a result of its complex life histories, with a greater number of reproductive modes present in the Neotropical region (HADDAD; PRADO, 2005; WELLS, 2007).

The genus *Bokermannohyla* Faivovich, Haddad, Garcia, Frost, Campbell and Wheeler, 2005 belongs to the Cophomantini tribe and comprises 32 species (FAIVOVICH et al., 2005, 2018; FROST, 2018) allocated in four species groups: *B. circumdata*, *B. claresignata*, *B. martinsi*, and *B. pseudopseudis* groups (FAIVOVICH et al. 2005). The distribution of the species covers the morphoclimatic domains (*sensu* AB'SABER, 1977) of the Atlantic Forest, Cerrado, and Caatinga (TAUCCE, 2015; FROST, 2018). Several species exhibit its reproduction associated to lentic (*e.g.*, ponds and pools) and/or lotic environments (*e.g.*, streams and rivulets) (HADDAD; PRADO, 2005; HADDAD et al., 2013). Although some general habits are known, detailed information on reproductive biology and natural history within the genus is scarce, as these data are only available for three species: *B. alvarengai* and *B. ibitiguara* (in the *B. pseudopseudis* group) (NALI; PRADO, 2014; CENTENO et al., 2015), and *B. nanuzae* (in the *B. circumdata* group) (LIMA et al., 2014).

Bokermannohyla astartea (BOKERMANN, 1967) is placed in the *B. circumdata* group (FAIVOVICH et al., 2005) and is distributed along the Serra do Mar, Southeastern Brazil (FROST, 2018), although its occurrence is also pointed to the Serra da Mantiqueira (PAVAN; RODRIGUES, 2004). It is known to use epiphytic or ground bromeliads located close to temporary pools and streams, as a vocalization site (BOKERMANN, 1967; HEYER et al., 1990; FORLANI et al., 2010). Although it has been described more than 50 years ago, there is no detailed information about its biology and its tadpole remains unknown, save for a passing mention of oviposition and development of tadpoles in bromeliads by Verdade et al. (2009), without any further data. In addition, information about the geographic distribution of *B. astartea* is scarce and generic, and a map containing occurrence points has never been presented.

During 11 years we have been observing *B. astartea* in the field and obtained new data on its natural history and concluded that the species has a reproductive mode that does not fit those described in the literature (HADDAD; PRADO, 2005; WELLS, 2007; CRUMP, 2015).

Here, based on these records, we describe this new reproductive mode for *Anura*. We also describe the natural history of *B. astartea*, including courtship behavior, defensive behaviors, spawning, and describe its tadpole. Furthermore, a careful analysis of material housed in zoological collections allowed update information on its distribution.

Materials and Methods

Study area

The study was conducted in the Núcleo Curucutu (NC) of Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) (23°59'8.29"S, 46°44'37.11"W), the largest protected area of the São Paulo state (SÃO PAULO, 2000). The NC covers the municipalities of São Paulo, Itanhaém, Mongaguá, Juquitiba, and São Vicente, in the state of São Paulo, Brazil. This territory is composed by a mosaic of phytophysionomies of Atlantic Forest domain, such as highland grasslands, high montane, and montane forests (GARCIA; PIRANI, 2003, 2005). The NC it is located about 50 km in a straight line from the Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, the type locality of *B. astartea*.

Field data collection

From September 2014 to March 2015, we visited the NC to obtain data on reproduction and to collect spawns and tadpoles. In this period the samplings occurred monthly, in three consecutive days per month, resulting in 21 days and 116 hours of field work. In addition to this period, other samplings were carried out from December 2005 to March 2014 and from September 2015 to December 2016, resulting in 50 days and 240 hours of field work. Considering the two sampling periods, the data were collected in a total of 71 days and 356 hours of effective observations, along 11 years. The samplings began at 1800 h and finished at 2400 h, when males decrease the vocalization activities. The observations occurred at two breeding sites: Site 1 (S1; 23°59'34.35"S, 46°42'55.34"W, municipality of São Paulo, 800 m above sea level [a.s.l.]), and Site 2 (S2; 23°59'46.00"S, 46°44'45.87"W, municipality of Itanhaém, 820 m a.s.l.) (Figures 1 and 2). In both cases we used datum WGS84. In the S1 we selected four sets of ground bromeliads in the margin of a temporary stream and two sets of epiphytic bromeliads in the margin of a permanent stream. The distance between each set of bromeliads varied from 5–60 m. In the S2 we selected four sets of epiphytic bromeliads on the margin of a permanent stream and two sets of epiphytic bromeliads on a temporary stream. The distance between each set of bromeliads varied from 6–80 m. In both sites we signalized each set of bromeliads with a tape to facilitate their finding and monitoring. We measured the

horizontal distance of each set of bromeliads from the water and the height of each set of bromeliads from the water, as well as the width of the streams and rivulets, with a tape-measure (in meters). The distance between the two sampled sites was 3.2 km in a straight line.

For observation of adult behaviors, we used focal animal and all-occurrence sampling methods (ALTMANN, 1974; LEHNER, 1979). All behavioral observations were made with a head lamp with a red filter to minimize the influence of our presence during the samplings (MIRANDA et al., 2008; NALI et al., 2012). To help with recordings we used a Leica D-Lux 4®, and Canon PowerShot G1X Mark II® digital cameras, which were also used to film some behaviors. We recorded air temperature with a digital thermometer. We follow Toledo et al. (2011) for the terminology used to describe the observed defensive behaviors.

Some males exhibit patterns of spots and blotches on the dorsum (HEYER et al., 1990; LRM pers. obs.), which made possible the individualization of some specimens (Figure 3) from September 2014 to March 2015. Each individualized male had its dorsum photographed and received a number. For the identification of the individuals, we produced a field photographic guide with all the marked specimens. The males were individualized in order to obtain information about their fidelity to the set of bromeliads. Techniques and examples of use of this method are available in Bradfield (2004), Donnelly et al. (1994), Fellers (1979), and Sazima (1988).

We identified adult individuals by the presence of developed prepollex, vocal sac, and vocal slits in males and by the visualization of oocytes in the inguinal region of females, by transparency of the skin, as well as the absence of prepollex. All males individualized by color pattern and some additional individuals that were observed had their snout-vent length (SVL) measured with calipers (0.05 mm). We measured the distance between some resident males (calling males) and satellite males with a measure-tape (in centimeters).

Some individuals were measured in order to verify if there were differences in the mean values of SVLs between females and males and between resident males and satellites. Then we performed the Student's *t*-test with a significance level of 0.05 (ZAR, 2010) and conduct the analysis in R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017).

We counted the spawns found in the bromeliads and some eggs were measured with an analogical caliper (0.05 mm). The tadpoles were counted and observed in the bromeliads and also in the temporary streams and backwaters of the permanent streams, always below or nearby to the sets of bromeliads studied. In the bromeliads, spawns and tadpoles were collected with a teaspoon, and in the streams, tadpoles were collected with a net. Some adult specimens were collected and euthanized via anesthetic overdose (5% lidocaine). Liver and muscle samples

were removed immediately thereafter and kept in 100% ethyl alcohol. Specimens were then fixed in 10% formalin and preserved in 70% ethyl alcohol. Some samples of tadpoles and spawning were collected and euthanized by the same method described above but were kept in 10% formalin. Some tissue samples were obtained from tadpole's tails and whole eggs kept in 100% ethanol. The study has been approved by the ethics committee on animal use of the Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, São Paulo, Brazil (CEUA 036/2015, 017/2016). Voucher specimens of adults, tadpoles, and spawning are housed in Coleção de Anfíbios "Célio F. B. Haddad" (CFBH), Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro, SP (see Appendix).

Collection of data in zoological collections

Additional data on adult SVL and geographic distribution were obtained by the conference of specimens collected in the following collections: CFBH; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), including part of Coleção Adolpho Lutz (AL-MN); and Coleção de Anfíbios of Universidade Estadual de Campinas (ZUEC-AMP). Further information on the distribution was obtained in Antunes (2007). Then we compare the records obtained from *B. astartea* in the present study with the distribution polygon provided by IUCN (2004).

Procedures for tadpole description

For external morphological characterization of the tadpoles we analyzed 35 specimens in developmental stages between 25 and 37 of Gosner (1960) from the breeding site 1 (S1). The description of the external morphology and proportions were based on four tadpoles in stages between 32 and 36 (CFBH 38055; Table 3). Additional lots (*i.e.* those not used in the description) were used to access intraspecific variation. Throughout the description the ratios between measurements are expressed as ranges.

Terminology and measurements for external morphology follow Altig and McDiarmid (1999) for total length (TL), body length (BL), tail length (TAL), maximum tail height (MTH), internarial distance (IND), interorbital distance (IOD), tail muscle width (TMW), and tail muscle height (TMH); Lavilla and Scrocchi (1986) for body width (BW), body width at narial level (BWN), body width at eye level (BWE), body height (BH), eye-snout distance (ESD), eye-nostril distance (END), nostril-snout distance (NSD), eye diameter (ED), narial diameter (ND), snout-spiracular distance (SSD), and oral disc width (ODW); Grosjean (2005) for dorsal fin height (DFH) and ventral fin height (VFH); oral-disc position (ODP; angle formed by the

tangent of the extended line connecting the anterior and posterior lips and the plane of longitudinal axes of the tadpole, characterized as ventral and anteroventral, adapted from ALTIG; JOHNSTON, 1989); dorsal-fin insertion angle (DFiA; PINHEIRO et al., 2012). Additional measurements taken were spiracle length (distance between the anterior insertion of the spiracle and its distal margin; SL), spiracular-venter distance (perpendicular distance between the spiracle distal margin and the ventral surface of the tadpole; SVD), vent tube length (distance between the anterior insertion of the ventral wall of the tube in the body and its most distal margin, taken in ventral view; VTL), and length of anterior gap on marginal papillae of oral disc (AGL). To obtain high quality photos we used an adjustable platform to support tadpoles immersed in water (SCHACHT; MCBRAYER, 2009). Lateral line descriptions and terminology follow Lannoo (1987). All measurements (Table 3) were taken to the nearest 0.1 mm with the aid of ImageJ version 1.50b (SCHNEIDER et al., 2012). Drawings of the tadpole were made with a Zeiss stereomicroscope equipped with a drawing tube.

Molecular identification of tadpoles

We used molecular data to confirm the identity of *B. astartea* tadpoles in both bromeliads and in temporary and permanent streams. This procedure was conducted to differentiate *B. astartea* to the other three *Bokermannohyla* species occurring in the same sites studied: *B. circumdata*, *B. hylax*, and *B. izecksohni* (MALAGOLI, 2013), avoiding possible misidentification. We extracted total DNA using a standard ammonium acetate precipitation method (MANIATIS et al., 1982). We amplified a fragment of the mitochondrial 16S ribosomal gene (16S) using primers 16Sar-L and 16Sbr-H (KESSING et al., 1989) and the PCR cycling conditions described in Lyra et al. (2017). PCR products were purified using enzymatic reaction and sequenced by Macrogen Inc. South Korea. DNA sequences were quality-verified and trimmed using Geneious V.6 (BIOMATTER; KEARSE et al., 2012). For the identification of the tadpoles we built a local database with all 16S sequences available for Anura in GenBank along with newly generated sequences for *B. astartea* adults from three different localities in state of São Paulo (accession numbers: MH20128-MH201230; Núcleo Curucutu, Tapiraí, and São Miguel Arcanjo). We then used the tool blastn (BLAST+ application; CAMACHO et al., 2009) to compare the sequences of tadpoles with the database, considering value of $1.0e-13$. We considered values of 98% to 100% of similarity to assign a tadpole to a species. The table for tadpole identification along with metadata information (*i.e.* voucher, collection site, and GenBank accession numbers) is given in supplementary material (Table S1).

Results

Bokermannohyla astartea is a prolonged breeder (*sensu* WELLS, 1977). Calling males were observed from September to March (spring and summer). Adult females were observed from October to March. In the autumn and winter months (April to August) no males or females were registered. Males initiate vocalization activities after sunset between 1810 and 1900 h and decrease the intensity after 2400 h. Among the males observed in calling activity ($n = 89$), most of them (93.3%, $n = 83$) used ground and epiphytic bromeliads at heights ranging from 0.20 to 2.4 m above the water or the ground as a calling site. Bromeliads used as a calling site belong to the genera *Nidularium* ($n = 43$), *Vriesea* ($n = 34$), and the species *Wittrockia cyathiformis* ($n = 6$). The males that were observed vocalizing outside the bromeliads (6.7%, $n = 6$) used shrubs close to bromeliads. Males were observed using different portions of the bromeliads as a calling site. Most of males use the lateral leaf-tanks ($n = 47$), but also the central tanks ($n = 21$), and some were observed positioned in leaves of bromeliads, outside of leaf-tanks ($n = 11$), although they may change their position during the night. The horizontal distance between the set of bromeliads and the water in the streams ranged from 0.20 to 1 m ($n = 12$). The height of the set of bromeliads above the streams in relation to the water varied from 0.20 to 3 m ($n = 12$). The width of the streams varied between 0.5 and 5 m ($n = 8$). Adult males measure from 36.84 to 42.7 mm (39.89 ± 1.24 mm, $n = 58$) and females from 42.29 to 44.32 mm (43.34 ± 0.71 mm, $n = 7$). Males and females differed significantly in SVL, with females presenting larger sizes than males ($t = 7.14$, $df = 63$, $P < 0.05$).

We recorded five types of defensive behaviors in *B. astartea*: 1) When disturbed at their breeding site (bromeliads) males or amplexed couples exhibit *Hiding* behavior, when dive into the leaf-tank and remain submerged with their eyes closed ($n = 23$) (Figure 4 A); 2) when manipulated, males exhibit *Spine aggression* behavior, when jab with their prepollical spines ($n = 13$); 3) males exhibit *Puffing up the body* behavior ($n = 7$); 4) males and females exhibit *Contracting* behavior ($n = 16$) (Figure 4 C); and 5) males exhibit *Eye-protection* behavior ($n = 2$). In some cases, more than one defensive behavior was displayed simultaneously, such as *Puffing up the body* and *Contracting* ($n = 3$) (Figure 4 B), and *Eye-protecting* and *Puffing up the body* ($n = 4$) (Figure 4 D).

Male territoriality and satellite males

We individualized 11 males according their dorsal patterns of blotches and spots. Of these, seven were individualized in S1 and four in S2. We recaptured eight marked individuals in the same set of bromeliads. Five individuals were recaptured in S1 and three in S2. The

interval of days between recaptures ranged from 1 to 53 (Table 1). We found non-calling satellite males close to resident calling males ($n = 29$). The distance between resident males and satellites varied between 20–150 cm (86 ± 42 cm, $n = 22$). Unlike the resident males that generally vocalized in the leaf and central tanks of the bromeliads, the satellites remained in the leaves of bromeliads or in shrubs near the bromeliads and adopted a lower posture (Figure 5 A). There was no difference between the SVL of resident males (40.18 ± 0.99 mm, 38.50–41.77 mm, $n = 13$) and the satellite males (40.22 ± 1.35 mm, 38.08–41.97, $n = 12$) ($t = -0.08$, $df = 23$, $P = 0.93$). In the absence of resident males, two males observed previously exhibiting satellite behavior were observed assuming a resident male posture, vocalizing in the leaf-tanks. Some males exhibited scars from scratches on the dorsum and head ($n = 14$). On one occasion, we observed an interaction between two males vocalizing at the same bromeliad, but in different leaf-tanks (one above the other). The male located in the upper leaf-tank has turned several times to the individual located in the lower leaf-tank, emitting a territorial call (call not recorded).

Courtship behavior

We observed five sequences of courtship, two of them observed until to the end (oviposition). All these courtships were observed in S1, but in different sets of bromeliads. The courtship 1, 2, 3, and 5 were recorded in sets of ground bromeliads located on the banks of a temporary stream, 5-15 m apart between them. The courtship 4 was recorded in a set of epiphytic bromeliads in the margin of a permanent stream, about 1.2 m above the water.

The courtship behavior of *B. astartea* is composed by a sequence of steps detailed below and summarized in the Table 2. In the courtship 1, the resident male vocalized in a leaf-tank when the female approached and observed the male for about 3 minutes. Then the female inspected sequentially four leaf-tanks, staying in each of them for 2 to 4 minutes. Then the female entered in the same leaf-tank where the male vocalized, remaining for about a minute without the amplexus. After this period, the female left the axilla jumping towards a nearby shrub, not returning to the bromeliad. In the courtship 2, the female (CFBH 38045) approached a resident male vocalizing in the bromeliad leaf-tank. At about 60 cm was a satellite male (Figure 5 A). When the female started to enter the leaf-tank where resident male was, the satellite male jumped towards the couple. The female got scared and jumped several times towards another set of bromeliads, located 6 m away from the previous one. The resident male apparently by mistake got in amplexus with the satellite male. The satellite male was released in about two minutes. In the courtship 3, the same female from the courtship 2 inspected a leaf-

tank while the male (CFBH 38044) in a nearby leaf-tank emitted courtship calls. Then the female entered in the same leaf-tank where the male was and the pair got in amplexus. After two minutes the female separated from the male and entered the leaf-tank just below. The female inspected the bromeliad leaf-tank by sitting on the water for 5 minutes, while the male continued to emit courtship calls in the upper axilla (Figure 5 B). Then the male entered the leaf-tank where the female was and they got in amplexus again for about 8 minutes. During the amplexus and deposition of the eggs, the male squeezed the female with his arms (Figure 5 C; Video S 1). Eighty-two eggs were laid during this amplexus. Then the male left the female and entered the upper leaf-tank, when he resumed vocalizing (Figure 5 D). After three minutes, the female entered the leaf-tank where the male was and the pair resumed the amplexus. At this moment, a satellite male (CFBH 38046) start to approaches the couple, observing them closely (Figure 5 E). While the couple was in amplexus, the satellite male entered in another leaf-tank where the first spawn was, sitting on it for about two minutes (Figure 5 F; Video S 2). Then, the satellite male leaves the leaf-tank where the spawn was and approached the leaf-tank where the couple was, watching them and passing under the leaf-tank, while the resident male emitted an amplexus call (Video S 2). The last amplexus lasted about 12 minutes with 26 eggs laid. Then the female left the resident male, who still tried to hold her unsuccessfully, returning to the leaf-tank and continuing to emit courtship calls. The satellite male remained perched in a leaf-tank just below (Video S 3). The courtship 4 was similar to courtship 3, but there were no satellite males. The female inspected three leaf-tanks before entering in amplexus in the fourth leaf-tank, where the male was. The female entered in two amplexus with the same male, in two different bromeliad leaf-tanks of the same bromeliad. The first amplexus lasted 11 minutes and the female laid 57 eggs. The second amplexus lasted nine minutes and the female laid 49 eggs. The courtship 5 is similar to courtship 1, with the difference that the amplexus occurred. During the amplexus, the male seemed to rub the gular region on the head of the female. After about 30 minutes the female left the leaf-tank abandoning the male; oviposition did not occur. Additionally, we observed 11 ongoing amplexus (in these cases we did not observe the beginning and the end of the reproduction). The amplexus were always observed in the lateral leaf-tanks of the bromeliads.

Spawning and tadpoles in bromeliads and tadpoles in streams

The newly deposited spawning is an egg aggregate (Figure 6 A), which after approximately three hours ($n = 2$) acquires the appearance of a gelatinous mass (Figure 6 B). The spawns are always found in the leaf-tanks of bromeliads and have 24 to 84 eggs ($45.3 \pm$

14.1, $n = 64$ spawning). Eggs diameter ranged 7.8 to 9.8 mm (8.8 ± 0.5 mm, $n = 145$ eggs from 15 spawns), including the gelatinous capsule. We often observe more than one spawn per leaf-tank (Figure 6 C). Three dissected females exhibited between 139 and 194 (172.3 ± 29.3) mature oocytes. One of the females (CFBH 38045) deposited 108 eggs in two leaf-tanks of the same bromeliad (82 and 26 eggs, respectively). Counting mature oocytes and the laying eggs, this female had 247 oocytes. The diameter of the oocytes varied between 1.58 and 2.06 mm (1.85 ± 0.13 mm, $n = 58$). The oocytes have black coloration on the animal pole and beige on the vegetative pole. We found spawning between October and March.

Tadpoles were observed in the leaf-tanks until stage 26 ($n = 184$ tadpoles, in 39 leaf-tanks of 17 bromeliads). The number of tadpoles in each leaf-tank ranged from 1 to 16 (4.71 ± 3.05). Newly hatched tadpoles have external gills and begin feeding in two or three days after hatching (Figure 6 D). The leaf-tanks contain detritus, such as leaves and seeds, as well as non-fertilized eggs in decomposition, which the tadpoles seem to use as part of their diet, biting and scraping them (Figure 6 E). When the leaf-tank contains a lot of water the tadpoles were observed quiescent with the snout pointing upward, near the water surface, supported on the bromeliad leaves by the tail (Figure 6 F). We found tadpoles in bromeliads between October and mid-April. In streams, tadpoles were recorded in stages 26 to 36 ($n = 56$), from December to March. The narrower streams (0.5-1 m of width) present temporary characteristics, decreasing the volume of water in the driest periods, when small pools are formed serving as a development environment for the tadpoles of *B. astartea*. In broader streams (3-5 m of width), which are usually permanent, tadpoles are observed in backwaters in the midst of dead leaves and sediments. In general, the bottom of these streams is composed of rocks and sand.

Description of a new reproductive mode

The reproductive mode of *B. astartea* consists in eggs deposited in the water accumulated in the leaf-tanks of bromeliads growing on the ground or epiphytes, located on the margins or over temporary and/or permanent streams; eggs hatching into exotrophic tadpoles that remain in bromeliad leaf-tanks during the early stages (observed until stage 26), when they then jump or are transported to the streams after heavy rains that can fill the leaf-tanks of the bromeliads and make them overflow (see Figure 1, B and D); tadpoles complete their development in the streams.

Tadpole description

External morphology. **Body** depressed ($BH/BW = 0.71\text{--}0.81$; Figures 7 A and B; 8 A and B), BL 0.25–0.27 times TL ; elongated elliptical in dorsal view, with slight lateral constrictions at the eyes level; in lateral view, contour flat from peribranchial region to the end of abdominal region. **Snout** rounded in dorsal ($BWN/BWE = 0.79\text{--}0.83$) and lateral views. **Nostrils** small ($ND/BL = 0.037\text{--}0.43$), elliptical, dorsally positioned ($IND/BWN = 0.49\text{--}0.55$), dorsolaterally directed, located at half distance between eyes and the tip of snout ($NSD/ESD = 0.49\text{--}0.53$); presence of a small fleshy projection on the medial margin; lateral margin slightly scalloped (Figure 9). **Eyes** medium-sized ($ED/BWE = 0.23\text{--}0.26$), dorsally located ($IOD/BWE = 0.65\text{--}0.73$), slight anterolaterally directed. **Spiracle** sinistral, lateral, visible in dorsal and ventral views ($SVD/BH = 0.55\text{--}0.74$), short ($SL/BL = 0.08\text{--}0.11$), posterodorsally projected; its inner wall free from the body and almost of the same length than the external wall; opening elliptical, narrower than the anterior portion of spiracular tube, located between the medial and final thirds of the body ($SSD/BL = 0.65\text{--}0.68$; Figure 9 B and C). **Vent tube** moderately long ($VTL/BL = 0.16\text{--}0.21$), dextral; its ventral wall fused to ventral fin and longer than dorsal wall (Figure 9 F). **Intestinal tube** circularly coiled, with the switchback point somewhat dislocated to the left of the abdominal cavity. **Tail** long ($TAL/TL = 0.73\text{--}0.75$), low ($MTH/TAL = 0.19\text{--}0.21$), higher than body ($MTH/BH = 1.21\text{--}1.34$); tail musculature robust ($TMH/BH = 0.75\text{--}0.83$) reaching the tip of the pointed tail. Dorsal and ventral fins low ($DFH/TAL = 0.07\text{--}0.08$; $VFH/TAL = 0.05\text{--}0.06$), with the free margins slightly convex; dorsal fin emerging on posterior third of the body at a low slope ($DFiA = 5^\circ\text{--}20^\circ$); its maximum height at the posterior third of the tail; ventral fin origin concealed by vent tube. **Oral disc** (Figures 7 D and 9 A) ventrally positioned ($ODP = 10^\circ\text{--}15^\circ$), large ($ODW/BW = 0.41\text{--}0.46$, measured with oral disc closed); when closed, its posterior margin with three emarginations (one medial and two lateral) and the infra-angular region is smoothly directed posteriorly; a single row of conical and rounded marginal papillae (165 to 180 papillae all over the disc) interrupted by a moderately wide anterior gap ($AGL/ODW = 0.15\text{--}0.16$; Figures 7 D and 9 A); papillae aligned in the anterior portion of oral disc and with bases offset on lateral and posterior portions. Absence of submarginal papillae and flaps with labial teeth laterally in the oral disc. Labial tooth row formula 2(2)/4(1); A1 and A2 approximately equal in length; P1 slightly shorter than P2, P2 longer than P3, which is longer than P4; gaps in A2 and P1 about 5 and 1% of oral disc width, respectively; tooth density on P1 36–45 teeth/mm. Jaw sheaths wide, pigmented, finely serrated on the margins (42 to 50 triangular serrations on the upper jaw); upper jaw sheath arc-shaped and lower jaw-sheath V-shaped; lateral processes of anterior jaw sheath medially directed when the oral disc is opened. **Lateral line system** evident in life and in preserved specimens (Figures

8 and 10). Ten lines can be differentiated, all with rounded stitches. In dorsal view, supraorbital line, with 17–21 stitches irregularly spaced, runs from the posterior region of the eyes, converging at the level of the nares and diverging in direction to the anterior portion of oral disc. Posterior infraorbital series consists of three or four stitches. Posterior supraorbital line is composed of five to eight stitches located near the posterior portion of the supraorbital line. Two series of lines extend from the mid body portion to the tail: 1) the dorsal line begins with two to four stitches at the mid body; after a large gap without neuromasts, 14 to 20 stitches are distributed from the region of dorsal fin insertion until the end of the first third of the tail (in the tail, stitches are distributed along the base of the dorsal fin); 2) the middle-body line, with 19–21 stitches, located laterally, joins the middle caudal series; along the approximate middle third of tail, this line curves slightly upward reaching the dorsal fin base; stitches barely distinct from the middle portion of the tail to the end. In lateral view, the infraorbital line consists of 19–22 stitches, which are smaller and more concentrated near the anterior region of oral disc. Anterior oral line, with 20 to 24 stitches, extends from lateral region of oral disc to the venter, where approaches the angular line. The angular line is one of the most noticeable series with 21–30 stitches and extends obliquely from below eyes to venter. Longitudinal oral line, with seven or eight stitches, extends towards the angular line, parallel to infraorbital line. The ventral body line, consisting of 31–44 stitches, extends from near vent tube to above the spiracle; after two gaps without neuromasts at the level of the spiracle, this line continues posteroventrally until mid-abdominal region.

Coloration. In life, general pattern dark to light brown (Figs. 9 and 10). Body marbled by golden spots and black dots, which are scattered mainly over the dorsum; abdominal region whitish; distal margin of spiracle lightly pigmented. Lateral line system highlighted by chromatophores. Iris black almost completely covered by golden spots, which form a golden rim surrounding the pupil. Tail cream, with musculature and fins mottled by irregular dark brown spots; a short longitudinal dark stripe extends along medial caudal muscle line, for the first anterior 1/4 of tail; dorsal margin of caudal musculature with a continuous or interrupted narrow brown line; dorsal fin more densely marbled than the ventral fin. Presence of well-defined, rounded, and large whitish spots, defined by other authors as cumuli of neuromasts (*e.g.*, KOLENC et al., 2008; PEZZUTI et al., 2015), anterolaterally to base of vent tube, above the ventral line. In preservative, the coloration of tadpoles is similar to that of live individuals but faded and without the golden pigmentation. Tail fins become transparent.

Variation. Individuals from the other lots did not have considerable differences in morphology when compared to the characterized specimens (CFBH 38055). Two specimens in

stages 35 (CFBH 42652), one in stage 36 (CFBH 42655), and two in stages 25 and 26 (CFBH 42659) with few submarginal papillae (2–4), randomly distributed laterally in the oral disc. The number of stitches is highly variable among specimens of all lots. The ventral body-line is the most variable, presenting from 30 to 55 stitches (CFBH 42649). A variable number of well-defined whitish spots, like those commonly found anterolaterally at the base of vent tube, can be present scattered in the venter.

Comparisons with other species of *Bokermannohyla*. The larval external morphology is currently known for 23 of the 32 species of *Bokermannohyla* (MAGALHÃES et al., 2015; PEZZUTI et al., 2015). The tadpole of *B. astartea*, as most species of the *B. circumdata* group, can be promptly distinguished from the other species of *B. pseudopseudis*, *B. martinsi*, and *B. claresignata* groups by the absence of small flaps with labial teeth laterally in the oral disc and the predominant absence (*i.e.* main condition) of submarginal papillae (MAGALHÃES et al., 2015; PEZZUTI et al., 2015). Besides these character states, tadpoles of *B. astartea* and many species of the *B. circumdata* group are similar in having a general color pattern of brown with dark longitudinal stripes on the tail muscle (PEZZUTI et al., 2015). In the *B. circumdata* group, the tadpoles of *B. astartea* differ from those of *B. diamantina*, *B. gouveai*, and *B. luctuosa* by presenting four posterior tooth rows (three posterior rows in these species; POMBAL; HADDAD, 1993; COSTA et al., 2010; PEZZUTI et al., 2015). This character also distinguishes *B. astartea* from *B. carvalhoi* and *B. nanuzae*, which present five posterior rows as the most common condition (BOKERMANN; SAZIMA, 1973; PEIXOTO, 1981; PEZZUTI et al., 2015). The tadpoles of *B. astartea* differ from the other species of the *B. circumdata* group by presenting eyes slight anterolaterally directed and the external wall of spiracle almost of the same length than the internal wall (eyes dorsolaterally directed and internal wall of spiracle longer than the external wall in the other species; BOKERMANN; SAZIMA, 1973; PEIXOTO, 1981; CARDOSO; ANDRADE, 1982; POMBAL; HADDAD, 1993; BERTOLUCI et al., 2003; COSTA et al., 2010; MAGALHÃES et al., 2012; MERCÊS et al., 2012; GAIGA et al., 2013; MERCÊS et al., 2015; PEZZUTI et al., 2015). The tadpoles of *B. astartea* also distinguish from all other species of the *B. circumdata* group by presenting tail length more than 72% of total length (*B. capra*, TAL/TL = 0.67–0.69; *B. caramaschii*, TAL/TL = 0.68–0.71; *B. carvalhoi*, TAL/TL = 0.64; *B. circumdata*, TAL/TL = 0.70; *B. diamantina*, TAL/TL = 0.68–0.69; *B. gouveai*, TAL/TL = 0.70; *B. hylax*, TAL/TL = 0.70, measured from illustration; *B. ibitipoca*, TAL/TL = 0.65–0.69; *B. lucianae*, TAL/TL = 0.62–0.69; *B. luctuosa*, TAL/TL = 0.67; *B. nanuzae*, TAL/TL = 0.70, measured from illustration; *B. sazimai*, TAL/TL = 0.70, measured from illustration; *B. vulcaniae*, TAL/TL = 0.70; BOKERMANN; SAZIMA, 1973; PEIXOTO,

1981; CARDOSO; ANDRADE, 1982; POMBAL; HADDAD, 1993; BERTOLUCI et al., 2003; COSTA et al., 2010; MAGALHÃES et al., 2012; MERCÊS et al., 2012; GAIGA et al., 2013; MERCÊS et al., 2015; PEZZUTI et al., 2015).

Genetic diversity and coexisting tadpoles

The tadpoles collected in the bromeliads were all identified as *B. astartea*. However, in the streams we found tadpoles of tree syntopic species of the tribe Cophomantini: *B. astartea*, *B. circumdata*/*B. hylax*, and *Aplastodiscus* aff. *albosignatus* (Table S1). We could not differentiate tadpoles of *B. circumdata* and *B. hylax* based on reference sequences available in GenBank, but the 19 individuals sequenced are very similar (maximum pairwise distance 2%) suggesting that all samples belong to same species (Figure S1). We found five haplotypes for *B. astartea* from NC, with a maximum pairwise distance of 1.1%.

Geographic distribution

The distribution of *Bokermannohyla astartea* is restrict to the crests of the Serra do Mar in the state of São Paulo, between 770–950 m a.s.l. Its distribution covers the following municipalities - specific locations in parentheses: Salesópolis (Estação Biológica de Boracéia-EBB, currently located within of Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Padre Dória), Santo André (Reserva Biológica de Paranapiacaba and Parque Natural Municipal Nascentes de Paranapiacaba), São Paulo and Itanhaém (Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Curucutu), São Miguel Arcanjo (Parque Estadual Carlos Botelho), Tapiraí, and Pilar do Sul (Ribeirão do Meio), the last locality according to the record made by Antunes (2007). In comparison with the distribution polygon of *B. astartea* provided by IUCN (2004), our records restrict the distribution of the species to state of São Paulo (Figure 11; Appendix). We verified that the occurrence records of *B. astartea* for the Serra da Mantiqueira are an error. These records refer to an undescribed species (see discussion for details).

Discussion

Just over half a century after the description of *B. astartea* that it was possible to obtain detailed information on its natural history, highlighting unique and unexpected traits within the genus *Bokermannohyla*. Generally, detailed information on natural history is available for a small fraction of the species. These data are important not only for a better understanding of the relationships between species and the environment, but because they can help to clarify

systematics issues and contribute for the conservation of the species (GREENE; LOSOS, 1988; GREENE, 1994).

Within the Cophomantini tribe, the use of bromeliads as a vocalization site is known for *Aplastodiscus albosignatus* (FAIVOVICH; HADDAD pers. obs), *Aplastodiscus* sp. 5 (BERNECK et al., 2016; LRM pers. obs.), *A. arildae* (ORRICO et al., 2006), *A. eugenioi* (HARTMANN et al., 2004), *Bokermannohyla circumdata* (LUTZ, 1973), *B. hylax* (HEYER et al., 1990), *B. juiju* (TAUCE et al., 2015), *Hyloscirtus japreria* (ROJAS-RUNJAIC et al., 2018), at least some species of *Myersiohyla* (FAIVOVICH et al., 2013), and *Boana pardalis* (MOURA et al., 2011; LRM pers. obs.). However, the use of bromeliads for breeding (spawning and development of tadpoles) was recorded only in *Boana pardalis*, where it was interpreted as a case of behavioral plasticity in relation to its most common reproductive mode, the oviposition in natural or constructed basins (mode 4; HADDAD; PRADO, 2005; MOURA et al., 2011). Notwithstanding, here we found that *Bokermannohyla astartea* is completely dependent on bromeliads for egg deposition and partial development of tadpoles. It is worth to mention that plasticity, in the sense of *B. astartea* depositing its eggs in another microenvironment other than bromeliads leaf-tanks, has not been recorded. Until now, there is no information on another bromeligenous species within the Cophomantini, besides *B. astartea*.

The reproductive period recorded for *B. astartea* in the NC coincides with that observed for the populations of EBB (BERTOLUCI; RODRIGUES, 2002). Males and females of *B. astartea* presented significant differences in SVL, but this was not observed for *B. ibitiguara* (NALI; PRADO, 2012) and *B. nanuzae* (LIMA et al., 2014). On the other hand, we did not find differences between the SVL of resident and satellite males of *B. astartea*, as observed for *B. ibitiguara* (NALI; PRADO, 2012). Some satellite males of *B. astartea* changed to resident male posture and started to call when the resident was not present, as also reported for *B. ibitiguara* (NALI; PRADO, 2012). However, according to our observations, the satellite behavior of males of *B. astartea* seems to be related to both the wait for call site vacancy and an opportunistic way to obtain females as a sexual parasite (as observed in courtship 2). Similar behavior was also observed for another hylids as *Dendropsophus minutus* and *D. werneri* indicating that the two reproductive tactics may be advantageous for accessing females (HADDAD, 1991; MIRANDA et al., 2008). The presence of satellite males observing and following amplexant couples and positioning over the newly placed spawning, indicates the possibility of the existence of post-mating clutch piracy (*sensu* VIEITES et al., 2004) in *B. astartea* (Figure 5 E, F, Video S 2). Although additional studies are required to test if the clutch piracy tactic is

employed by *B. astartea*, its eventual confirmation would be the second case of post-mating clutch piracy in the class Amphibia.

We observed fidelity to sets of bromeliads by resident males of *B. astartea*. In anurans the territoriality is related mainly to the competition for reproductive resources (WELLS, 1977, 1978). Therefore, our observations indicate that the maintenance of the set of bromeliads by resident males may be advantageous, since the calling site is the same for the courtship, amplexus, and oviposition. Although we did not observe fights between males, they are likely to occur, since we observed males with scars probably produced by the prepolical spines of competitor males.

Regarding defensive behavior, among the 19 species recognized for the *B. circumdata* group, this type of behavior is known only for four species: *B. circumdata*, *B. izecksohni*, *B. hylax*, and *B. luctuosa* (TOLEDO et al., 2010, 2011; MOROTI et al., 2018). The defensive repertoire of *B. astartea* is similar to that of the species mentioned above and also to other Cophomantini, such as *Aplastodiscus* and *Boana* (TOLEDO et al., 2010, 2011; FERRANTE et al., 2014), with the exception of diving into the leaf-tank and remaining submerged with eyes closed when disturbed. This last behavior must be related to the bromeligenous habit of the species.

The courtship behavior for the genus *Bokermannohyla* is known only for *B. alvarengai*, *B. ibitiguara*, and *B. nanuzae*. These three species exhibit complex and elaborate courtship behavior which includes mutual touches and visual signals, and conduction of the females by the males to the oviposition site (see NALI; PRADO, 2012; LIMA et al., 2014; CENTENO et al., 2015). However, we did not observe this complexity in the courtship behavior of *B. astartea*, probably because the oviposition site is the same as the calling site of males and there is no need to conduct females by males to a specific location. On the other hand, the females seem to inspect and select the leaf-tanks previously, possibly in search of better conditions for mating. The females also inspect the oviposition site in *B. ibitiguara* (NALI; PRADO, 2012) and also in other Cophomantini as some species of *Aplastodiscus* and *Boana* (e.g., MARTINS; HADDAD, 1988; ZINA; HADDAD, 2007). This fact may help to explain the interruption of courtship by the females in courtships 1 and 5, possibly because the leaf-tank evaluated by females did not have adequate conditions for oviposition (e.g., low level of water or excess of detritus in the leaf-tanks). Rejection of the oviposition site after inspection by female was also reported for *B. ibitiguara* (NALI; PRADO, 2012) and *Aplastodiscus leucopygius* (ZINA; HADDAD, 2007).

We recorded spawning partition in different leaf-tanks during the courtship of *B. astartea*. It is possible that this behavior occurs because of the large number of oocytes in the ovaries of the females (maximum of 247 oocytes), considering the limited space available in the bromeliad leaf-tanks. However, besides partitioning the spawning with a single male, it is possible for females to visit different sets of bromeliads in the same night, mating with different males. Therefore, partitioning spawning with a single male may not be mandatory and additional observations are required to verify this hypothesis. This is the second case of spawning partitioning among bromeliad leaf-tanks for the Hylidae family, which had been recorded only for *Ololygon perpusilla* group (SILVA; ALVES-SILVA, 2009).

Regarding to the reproductive mode, instead of feeding tadpoles completing their development in bromeliad, which would include *B. astartea* in reproductive mode number 6 (*sensu* HADDAD; PRADO, 2005), we did not find tadpoles beyond stage 26 in bromeliads. From this stage onwards, the tadpoles are observed in the backwaters of permanent streams and puddles in temporary streams. Recently, 172 eggs of *B. astartea* were collected from EBB, many of them unfertilized. Among the eggs, there was a tadpole in stage 25 (CFBH 39948). The bromeliad was epiphyte and was located 1.5 m above the stream, above the backwater (D. BAËTA, pers. comm.). These data obtained in a locality distant about 100 km in a straight line from the place of the present study reinforce our observations both in relation to the preference of reproductive environment by the adults, as well as to the stage of the tadpoles that remains in the bromeliads. The deposition of spawning and initial development of tadpoles in the bromeliad leaf-tanks in *Bokermannohyla astartea* suggest similarities with the spawning site and initial development of tadpoles of other species of the *B. circumdata* group, such as *B. circumdata*, *B. hylax*, *B. luctuosa*, and *B. nanuzae* (POMBAL; HADDAD, 1993; NAPOLI, 2000; LIMA et al., 2014; LRM pers. obs.). These species deposit their eggs in small depressions in the mud, crevices between rocks, or under fallen trunks and branches, always in backwaters of permanent or temporary streams, where the initial development of tadpoles also occurs (NAPOLI, 2000; LIMA et al., 2014; CFBH and LRM pers. obs.). After heavy rains and flooding of these small spaces, the tadpoles are transported to the larger bodies of water, where they end their development (NAPOLI, 2000; LIMA et al., 2004). Likewise, the spawning of *B. astartea* are also deposited in small spaces containing water where the tadpoles begin their development (leaf-tanks of bromeliads), reaching a maximum of 33.6 mm of TL at stage 26 (Table 3). In streams, the tadpoles of *B. astartea* in more advanced stages reach large proportions (TL up to 59.6 mm at stage 36; Table 3), which make them unlikely to complete their metamorphosis in leaf-tank bromeliads. The lack of space or food, since small bodies of water like bromeliad leaf-

tanks tend to have a limited amount of resources (WELLS, 2007), may favor the exit of tadpoles of leaf-tank bromeliads in their intermediate stages. Considering the location and position of the bromeliads (always on the margins or pending over the permanent or temporary streams), heavy rains make the bromeliads overflow, which can contribute to the tadpoles falling or jumping to the stream located below or beside the bromeliad.

Regarding the morphology of tadpoles, elongated tails as those encountered in *B. astartea*, have been reported in many phytotelm larvae of distinct anuran lineages (NOBLE, 1929; LANOO *et al.*, 1986; SANTOS *et al.*, 2017). This character may be correlated with a postural function, allowing the tadpoles to stay nearer to the water's surface (LANOO *et al.*, 1986). The behavior observed for the tadpoles of *B. astartea* (*i.e.* resting with the snout pointing upward, near the water surface, supported on the leaves by the tail, when the leaf-tank contains a lot of water), corroborates this morphofunctional correlation for arboreal tadpoles. The occurrence of typical arboreal characters in *B. astartea* tadpoles, as the long tail, draws attention because this species has a unique behavior, in which tadpoles occupy bromeliads only in early developmental stages and then drop or jump to stream habitats. We are unaware of other anuran species with life history including a shift in tadpoles' developmental environment from bromeliads to streams/ponds (ALTIG; MCDIARMID, 1999). Elongated tails in the early developmental stages (stages 23-26; Figure 6 D) could also represent adaptive strategies related to the locomotion of these the newly hatchings in the viscous egg capsule-water mixture of bromeliad tanks (Figure 6 E; NOBLE, 1929), as well as in the jumping behavior from bromeliads to the streams. Also, fusiform bodies (*i.e.* depressed and elongated elliptical) and long tails would favor the locomotion in the midst of dead leaves and sediments in stream backwaters, which would favor the maintenance of this morphology throughout the development. Beyond the typical body proportions of a phytotelm tadpole, the larvae of *B. astartea* present, on overall, generalized anatomy resembling the other stream or pond dwelling species of the *B. circumdata* group, including keratinized mouthparts and similar LTRF. Additionally, they do not present reduction of the internal oral features and musculoskeletal specializations (PEZZUTI, T.L., unpublished data), encountered in highly modified arboreal tadpoles (arboreal tadpoles of Group 1 of LANOO *et al.*, 1986). Thus, the tadpoles of *B. astartea* can be classified as pertaining to the group III of arboreal tadpoles (LANOO *et al.*, 1986), with the unique condition of using bromeliads temporarily. Although we have not collected tadpoles of *B. astartea* beyond March in the streams, it is almost certain that they occur beyond this month, because we observed some tadpoles in bromeliads in April.

Concerning the distribution of *B. astartea*, Pavan and Rodrigues (2004) pointed out the occurrence of the species for Serra da Mantiqueira mountain range. However, this occurrence is apparently incorrect. From the data obtained in the collections that we visited, it was possible to verify that the specimens identified as *B. astartea*, from the municipalities of Itatiaia and Resende in the state of Rio de Janeiro, located in the Serra da Mantiqueira, belong in fact to a taxon not yet described. It is a species belonging to the group of *B. circumdata*, with distinct morphological characteristics when compared to *B. astartea*, as the largest mean size of males (41.3–49.27 mm, 47.1 ± 2.66 mm, $n = 7$) and dorsal drawing pattern with transverse crossbars. This pattern differs from the smooth dorsal pattern with dark and/or white spots and blotches exhibited by *B. astartea* (HEYER et al., 1990; LRM, pers. obs.). No records of this unnamed species were found for Serra do Mar. Thus, we conclude that *B. astartea* is endemic of Serra do Mar in the state of São Paulo. We suggest an update of the polygon of distribution of this species by IUCN, since these data are frequently used for distribution modeling studies and applied in strategic planning for conservation (e.g., CAMPOS et al., 2017). Moreover, *B. astartea* has not been reported in Paranapiacaba (its type locality) since 1990 (VERDADE et al., 2009, TREVINE et al., 2014). However, we found a subadult male specimen recently collected in the Parque Natural Municipal Nascentes de Paranapiacaba (PNMNP) (MZUSP 145,393), just over 1.5 km away from its type locality, the Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba. The specimen was collected on August 9, 2010, being identified only as "*Bokermannohyla*" on the MZUSP glass jar. Although PNMNP was recently very well sampled (TREVINE et al., 2014), only this single specimen was recorded. Thus, we can consider that the species is still in the region, but perhaps restricted to specific points of difficult access.

Our observations raise the possibility that the reproductive mode of *B. astartea* represents one extreme of the tendency observed for the *B. circumdata* group to deposit spawning outside the main body of water (e.g., POMBAL; HADDAD, 1993; NAPOLI, 2000; LIMA et al., 2014), but tending to arboreality. In this sense, although *B. astartea* still maintains intrinsic characteristics of its group (large spawning, large tadpoles specialized to macrophagia and oofagia), it has a new strategy for the development of its tadpoles.

Acknowledgments

We are very grateful to Gabo Morales, Pedro P. G. Taucce, Paulo D. P. Pinheiro, João Victor A. Lacerda, Thiago A. L. Oliveira, Eliziane G. Oliveira, Fausto E. Barbo, Rafael Guadeluppe, Januária M. Onça, Pedro Z. Soares, and Fabio Schunck for helping in the field work. We thank to Januária M. Onça, Nadya C. Puppín and Délio P. Baêta for helping in

laboratory protocol, the last also contributed with data from Estação Biológica de Boracéia. We thank to Valder S. Nascimento, Mauricio Alonso, Thales Schmidt, and Marcelo J. Gonçalves for all logistical support at the Núcleo Curucutu from PESM. We also thank Daniela Fonseca dos Santos for obtaining images and measurements of tadpoles. We also thank Centro de Estudos de Insetos Sociais (CEIS), UNESP Rio Claro, for use of the molecular laboratory facilities. We also thank the ethics committee on animal use (CEUA) of Universidade Estadual Paulista (UNESP) by the approval of the protocols used in this work (licenses 036/2015, and 017/2016). For allowing access to specimens under their care we are very grateful to MZUSP, Taran Grant, and Hussam Zaher; ZUEC, Luís Felipe Toledo and Karina Rebelo; and MNRJ, José P. Pombal Jr., and Manoela W. Cardoso. We thank to botanic Ricardo J. F. Garcia, from Herbário Municipal de São Paulo (DEPAVE-8/SVMA/PMSP) for identification of bromeliads genera and species. We thank to Januária M. Onça and Erik Wild for English review. Permits to work and collect in NC from PESM were granted by COTEC/IF (processes 40.452/2004, 40.574/2006, and 260108–003.523/2014). Permits to capture and collect live specimens were granted by ICMBio-IBAMA (license numbers 019/07; 16350-1; 45665-1; 45665-2; 45665-3). For financial support, we thank grants #2008/54472-2, #2008/50928-1, #2013/50741-7, #2014/50342-8, and #2014/23677-9, São Paulo Research Foundation (FAPESP), and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). CNPq also supported Leo R. Malagoli's doctoral fellowship (141259/2014-0). Tiago L. Pezzuti acknowledge CAPES by his PROTAX fellowship (grant 440665/2015-9) and CNPq by his “Ciência Sem Fronteiras” fellowship (grant 202081/2015-0). We thank to Jaime R. Somera for line drawings.

References

- AB'SABER, A.N. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. **Geomorfologia**, v. 53, p. 1-23, 1977.
- ALTIG, R.; JOHNSTON, G. F. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. **Herpetological Monographs**, v. 3, p. 81-109, 1989.
- ALTIG, R.; MCDIARMID, R. W. Body plan: development and morphology. In: MCDIARMID, R. W.; ALTIG, R. (Eds.) **Tadpoles: the biology of anuran larvae**. The University of Chicago Press, Chicago. 1999. p. 24-51.
- ALTMANN, J. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, v. 49, p. 227-267, 1974.
- ALVES-SILVA, R.; DA SILVA, H. R. Life in bromeliads: reproductive behaviour and the monophyly of the *Scinax perpusillus* species group (Anura: Hylidae), **Journal of Natural History**, v. 43, n. 3, p. 205-217, 2009.
- ANTUNES, A. P. **Descrição taxonômica e história natural de uma nova espécie de *Hypsiboas* da Mata Atlântica do Alto da Serra de Paranapiacaba, Estado de São Paulo (Amphibia, Anura, Hylidae)**. 2007. 150 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade

- Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências de Rio Claro, Rio Claro, 2007.
- BERNECK, B. V. M.; HADDAD, C. F. B.; LYRA, M. L.; CRUZ, C. A. G.; FAIVOVICH, J. The green clade grows: a phylogenetic analysis of *Aplastodiscus* (Anura; Hylidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 97, p. 213-223, 2016.
- BERTOLUCI, J.; RODRIGUES, M. T. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 23, p. 161-167, 2002.
- BERTOLUCI, J.; XAVIER, V.; CASSIMIRO, J. Description of the tadpole of *Hyla hylax* Heyer, 1985 (Anura, Hylidae) with notes on its ecology. **Amphibia-Reptilia**, v. 24, p. 509-514, 2003.
- BOKERMANN, W.C.A. *Hyla astartea*, nova espécie da Serra do Mar em São Paulo (Amphibia, Hylidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 27, p. 157-158, 1967.
- BOKERMANN, W. C. A.; SAZIMA, I. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil, 1 – Espécies novas de *Hyla* (Anura, Hylidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 33, p. 329-336, 1973.
- BRADFIELD, K. S. Photographic identification of individual Archey's frogs, *Leiopelma archeyi*, from natural markings. **DOC Science Internal Series**, v. 191, p. 1-36, 2004.
- CAMACHO C.; COULOURIS G.; AVAGYAN V.; MA N.; PAPADOPOULOS J.; BEALER K.; MADDEN T.L. BLAST+: architecture and applications. **BMC Bioinformatics**, v. 10, n. 421, p. 1-9, 2009.
- CAMPOS, F. S.; LOURENÇO-DE-MORAES, R.; LLORENTE, G. A.; SOLÉ, M. Cost-effective conservation of amphibian ecology and evolution. **Science Advances**, v. 3, e1602929, 2017.
- CARDOSO, A. J.; ANDRADE, G. V. Nova espécie de *Hyla* do Parque Nacional Serra da Canastra (Anura, Hylidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 42, p. 589-593, 1982.
- CENTENO, F. C.; PINHEIRO, P. D. P.; ANDRADE, D. V. Courtship behavior of *Bokermannohyla alvarengai*, a waltzing anuran. **Herpetological Review**, v. 46, n. 2, p. 166-168, 2015.
- COSTA, P. N.; LOURENÇO, A. C. C.; ALMEIDA-SANTOS, P.; SLUYS, M. V. Tadpole of the hylid frog *Bokermannohyla gouveai* (Peixoto & Cruz, 1992). **Zootaxa**, v. 2418, p. 61-64, 2010.
- CRUMP, M. L. Anuran reproductive modes: evolving perspectives. **Journal of Herpetology**, v. 49, n. 1, p. 1-16, 2015.
- DONNELLY, M. A.; GUYER, C.; JUTERBOCK, J. E.; ALFORD, R. A. Techniques for marking amphibians. In: HEYER, W. R.; DONNELLY, M. A.; MCDIARMID, R. W.; HAYEK, L. C.; FOSTER, M. S. (eds.) **Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians**. Smithsonian Institution Press, Washington and London. 1994. p. 277-284.
- FAIVOVICH, J.; PEREYRA, M. O.; LUNA, M. C.; HERTZ, A.; BLOTTO, B. L.; VÁSQUEZ-ALMAZÁN, C. R.; MCCRANIE, J. R.; SANCHEZ, D. A.; BAÊTA, D.; ARAUJO-VIEIRA, K.; KOHLER, G.; KUBICKI, B.; CAMPBELL, J. A.; FROST, D. R.; HADDAD, C. F. B. On the monophyly and relationships of several genera of Hylini (Anura: Hylidae: Hylinae), with comments on recent taxonomic changes in hylids. **South American Journal of Herpetology**, v. 13, p. 1-32, 2018.
- FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B.; GARCIA, P. C. A.; FROST, D. R.; CAMPBELL, J. A.; WHEELER, W. C. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revisions. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 294, p. 1-240, 2005.

- FAIVOVICH, J.; MCDIARMID, R. W.; MYERS, C. W. Two new species of *Myersiohyla* (Anura: Hylidae) from Cerro de la Neblina, Venezuela, with comments on other species of the genus. **American Museum Novitates**, v. 3792, p. 1-63, 2013.
- FELLERS, G. M. Aggression, territoriality, and mating behaviour in North American treefrogs. **Animal Behaviour**, v. 27, p. 107-119, 1979.
- FERRANTE, L.; SACRAMENTO, M.; ANGULO, A. Defensive behaviour in *Aplastodiscus leucopygius* (Cruz and Peixoto, 1985) (Anura: Hylidae). **Herpetology Notes**, v. 7, p. 135-138, 2014.
- FROST, D. R. Amphibian species of the world: an online reference. Version 6.0 (accessed on 28 April 2018). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA. 2018.
- FORLANI, M. C.; BERNARDO, P. H.; HADDAD, C. B. F.; ZAHER, H. Herpetofauna do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 265-309, 2010.
- GAIGA, R.; LOIOLA, C.; MÂNGIA, S.; PIRANI, R. M. Advertisement call and tadpoles of *Bokermannohyla vulcaniae* (VASCONCELOS; GIARETTA, 2003) (Amphibia: Anura: Hylidae). **South American journal of Herpetology**, v. 8, p. 127-131, 2013.
- GARCIA, R. J. F.; PIRANI, J. R. Revisão sobre o diagnóstico e caracterização da vegetação campestre junto à crista de serras, no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, SP, Brasil. **Hoehnea**, v. 30, n. 3, p. 217-241, 2003.
- GARCIA, R. J. F.; PIRANI, J. R. Análise florística, ecológica e fitogeográfica do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar (São Paulo, SP), com ênfase nos campos junto à crista da Serra do Mar. **Hoehnea**, v. 32, n. 1, p. 1-48, 2005.
- GREENE, H.W. Systematics and natural history, foundations for understanding and conserving biodiversity. **American Zoologist**, v. 34, n. 1, p. 48-56, 1994.
- GREENE, H. W.; LOSOS, J. B. Systematics, natural history, and conservation: field biologists must fight a public-image problem. **BioScience**, v. 38, n. 7, p. 458-462, 1988.
- GOSNER, K. L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. **Herpetologica**, v. 16, p. 183-190, 1960.
- GROSJEAN, S. The choice of external morphological characters and developmental stages for tadpole-based anuran taxonomy: a case study in *Rana (Sylvarana) nigrovittata* (Blyth, 1855) (Amphibia, Anura, Ranidae). **Contributions to Zoology**, v. 74, p. 61-76, 2005.
- HADDAD, C. F. B. Satellite behavior in the Neotropical treefrog *Hyla minuta*. **Journal of Herpetology**, v. 25, n. 2, p. 226-229, 1991.
- HADDAD, C. F. B.; PRADO, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, v. 55, n. 3, p. 207-217, 2005.
- HADDAD, C. F. B.; TOLEDO, L. F.; PRADO, C. P. A.; LOEBMANN, D.; GASPARINI, J. L.; SAZIMA, I. **Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia**. Anolis Books. São Paulo. 2013. p. 543
- HARTMANN, M. T.; HARTMANN, P. A.; HADDAD, C. F. B. Visual signaling and reproductive biology in a nocturnal treefrog, genus *Hyla* (Anura: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 25, p. 395-406, 2004.
- HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L. M.; NELSON, C. E. Frogs of Boracéia. **Arquivos de Zoologia**, v. 31, n. 4, p. 231-410, 1990.
- ISKANDAR, D. T.; EVANS, B. J.; MCGUIRE, J. A. A novel reproductive mode in frogs: a new species of fanged frog with internal fertilization and birth of tadpoles. **PLoS ONE**, v. 9, n. 12, p. e115884, 2014.

- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2004. Conservation International & NatureServe. *Bokermannohyla astartea*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3.
- KEARSE, M.; MOIR, R.; WILSON, A.; STONES-HAVAS, S.; CHEUNG, M.; STURROCK, S.; BUXTON, S.; COOPER, A.; MARKOWITZ, S.; DURAN, C.; THIERER, T.; ASHTON, B.; MENTJIES, P.; DRUMMOND, A. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. **Bioinformatics**, v. 28, n. 12, p. 1647-1649, 2012.
- KESSING, B.; CROOM, H.; MARTIN, A.; MCINTOSH, C.; MACMILLAN, W.O.; PALUMBI, S. **The simple fool's guide to PCR, version 1.0**. In: Special Publication. Department of Zoology, University of Hawaii, Honolulu. 1989.
- KOLENC, F.; BORTEIRO, C.; ALCADE, L.; BALDO, D.; CARDOZO, D.; FAIVOVICH, J. Comparative larval morphology of eight species of *Hypsiboas* Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from Argentina and Uruguay, with a review of the larvae of this genus. **Zootaxa**, v. 1927, p. 1-66, 2008.
- LANNOO, M. J. Neuromast topography in anuran amphibians. **Journal of Morphology**, v. 191, p. 115-129, 1987.
- LANNOO M. J.; TOWNSEND D. S.; WASSERSUG R. J. Larval life in the leaves: arboreal tadpole types, with special attention to the morphology, ecology, and behavior of the oophagous *Osteopilus brunneus* (Hylidae) larva. **Fieldiana Zoology**, v. 38, p. 1-31, 1986.
- LAVILLA, E. O.; SCROCCHI, G. J. Mofometría laval de los géneros de Telmatobinae (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. **Physis**, v. 44, p. 39-43, 1986.
- LIMA, N. G. S.; GONTIJO, A. S. B.; ETEROVICK, P. C. Breeding behavior of *Bokermannohyla nanuzae* (Anura: Hylidae) at an Atlantic Forest site in southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, v. 48, p. 1439-1452, 2014.
- LEHNER, P. N. **Handbook of ethological methods**. Garland STPM Press, USA. 1979.
- LUTZ, B. **Brazilian species of Hyla**. Austin, University of Texas Press. 1973. p. 260.
- LYRA, M. L.; HADDAD, C. F. B.; AZEREDO-ESPIN, A. M. L. Meeting the challenge of DNA barcoding Neotropical amphibians: polymerase chain reaction optimization and new COI primers. **Molecular Ecology Resources**, v. 17, p. 966-980, 2017.
- MAGALHÃES, F. D. M.; NEVES, M. D. O.; FONSECA, E. M. D.; CARVALHO, R. M. H. D. The tadpole of *Bokermannohyla ibitipoca* (Caramaschi & Feio, 1990) (Anura, Hylidae). **Zootaxa**, v. 3415, p. 58-62, 2012.
- MAGALHÃES, F. D. M.; MERCÊS, E. A.; SANTANA, D. J.; JUNCÁ, F. A.; NAPOLI, M. F.; GARDA, A. A. The tadpole of *Bokermannohyla flavopicta* Leite, Pezzuti and Garcia, 2012 and oral cavity anatomy of the tadpole of *B. oxente* Lugli and Haddad, 2006 (Anura: Hylidae). **South American Journal of Herpetology**, v. 10, p. 211-218, 2015.
- MALAGOLI, L. R. **Diversidade e distribuição dos anfíbios anuros do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar, SP**. 2013. 223 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Rio Claro, Rio Claro, 2013.
- MANIATIS, T.; FRITSCH, E. F.; SAMBROOK, J. **Molecular cloning: a laboratory manual**, Cold Spring Harbor Laboratory, New York. 1982. p. 545.
- MARTINS, M.; HADDAD, C. F. B. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 9, p. 49-60, 1988.
- MERCES, E. D.; PROTAZIO, A. D.; JUNCÁ, F. A. The tadpole of *Bokermannohyla capra* Napoli & Pimenta 2009 (Anura, Hylidae). **Zootaxa**, v. 3167, p. 66-68, 2012.
- MERCES, E. D.; CAMURUGI, F.; BARRETO, G. S.; SOLÉ, M.; JUNCÁ, F. A. The tadpole of *Bokermannohyla lucianae* (Napoli & Pimenta 2003) (Amphibia, Anura, Hylidae). **Zootaxa**, v. 3904, p. 298-300, 2015.

- MIRANDA, D. B.; GAREY, M. V.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A.; HARTMANN, M. T. Sinalização visual e biologia reprodutiva de *Dendropsophus werneri* (Anura: Hylidae) em área de Mata Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 48, p. 335-343, 2008.
- MOROTI, M. T.; SESTITO, G.; PEDROZO, M.; MACHADO, I. F.; SANTANA, D. J. Defensive behaviours in *Bokermannohyla luctuosa* (Pombal and Haddad, 1993) (Anura, Hylidae). **Herpetology Notes**, v. 11, p. 233-237, 2018.
- MOURA, M. R.; MOTTA, A. P.; FEIO, R. N. An unusual reproductive mode in *Hypsiboas* (Anura: Hylidae). **Zoologia**, v. 28, n. 1, p. 142-144, 2011.
- NALI, R. C.; PRADO, C. P. A. Habitat use, reproductive traits and social interactions in a stream-dweller treefrog endemic to the Brazilian Cerrado. **Amphibia-Reptilia**, v. 33, p. 337-347, 2012.
- NAPOLI, M. F. **Taxonomia, variação morfológica e distribuição geográfica das espécies do grupo de *Hyla circumdata* (Cope, 1870) (Amphibia, Anura, Hylidae)**. 2000. 208 f. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2000.
- NOBLE, G. K. The adaptive modifications of the arboreal tadpoles of *Hoplophryne* and the torrent tadpoles of *Staurois*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 58, p. 291-334, 1929.
- ORRICO, V. G. D.; CARVALHO-E-SILVA, A. M. P. T.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. Redescription of the advertisement call of *Aplastodiscus arildae* (Cruz & Peixoto) and description of the call of *Aplastodiscus weygoldti* (Cruz & Peixoto) with general notes about the genus in Southeastern Brazil (Anura, Hylidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 4, p. 994-1001, 2006.
- PAVAN, D.; RODRIGUES, M. T. 2004. *Bokermannohyla astartea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T55400A11300671. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T55400A11300671.en>. Downloaded on 18 December 2017.
- PEIXOTO, O. L. Nova espécie de *Hyla* da Serra dos Órgãos, Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 41, p. 515-520, 1981.
- PEZZUTI, T. L.; SANTOS, M. T. T.; MARTINS, S. V.; LEITE, F. S. F.; GARCIA, P. C. A.; FAIVOVICH, J. The tadpoles of two species of the *Bokermannohyla circumdata* group (Hylidae, Cophomantini). **Zootaxa**, v. 4048, p. 151-173, 2015.
- PINHEIRO, P. D. P.; PEZZUTI, T. L.; GARCIA, P. C. A. The tadpole and vocalizations of *Hypsiboas polytaenius* (Cope, 1870) (Anura, Hylidae, Hylineae). **South American Journal of Herpetology**, v. 7, p. 123-133, 2012.
- POMBAL, J. P.; HADDAD, C. F. B. *Hyla luctuosa*, a new treefrog from Southeastern Brazil (Amphibia, Hylidae). **Herpetologica**, v. 49, p. 16-21, 1993.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2017.
- ROJAS-RUNJAIC, F. J. M.; INFANTE-RIVERO, E. E.; SALERNO, P. E.; MEZA-JOYA, F. L. A new species of *Hyloscirtus* (Anura, Hylidae) from the Colombian and Venezuelan slopes of Sierra de Perijá, and the phylogenetic position of *Hyloscirtus jahni* (Rivero, 1961). **Zootaxa**, v. 4382, p. 121-146, 2018.
- SALTHER, S. N. Reproductive modes and the number and sizes of ova in the urodeles. **American Midland Naturalist**, v. 81, p. 467-490, 1969.
- SALTHER, S. N.; DUELLMAN, W. E. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In: VIAL, J. L. (Ed.) **Evolutionary biology of the anurans**. University of Missouri Press, Columbia. 1973. p. 229-249.
- SANTOS, M. T. T.; PEZZUTI, T. L.; BARATA, I. M.; LEITE, F. S. F.; GARCIA, P. C. A. The tadpole of the microendemic, bromeligenous *Crossodactylodes itambe* (Anura,

- Leptodactylidae) from the endangered ‘Campo Rupestre’ of Southeastern Brazil, with additional comments on natural history. **South American Journal Herpetology**, v. 12, p. 14-23, 2017.
- SÃO PAULO. **Atlas das unidades de conservação do Estado de São Paulo**. São Paulo. Secretaria de Estado do Meio Ambiente. 2000.
- SCHACHT, M. C.; MCBRAYER, L. D. A method for constructing an adjustable platform to obtain lateral photographs of larval anurans. **Herpetological Review**, v. 40, p. 303-304, 2009.
- SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature Methods**, v. 9, p. 671-675, 2012.
- TAUCCE, P. P. G.; PINHEIRO, P. D. P.; LEITE, F. S. F.; GARCIA, P. C. A. Advertisement call and morphological variation of the poorly known and endemic *Bokermannohyla juiju* Faivovich, Lugli, Lourenço and Haddad, 2009 (Anura: Hylidae) from central Bahia, Brazil. **Zootaxa**, v. 3915, p. 99-110, 2015.
- TREVINE, V.; FORLANI, M. C.; HADDAD, C. F. B.; ZAHER, H. Herpetofauna of Paranapiacaba: expanding our knowledge on a historical region in the Atlantic forest of southeastern Brazil. **Zoologia**, v. 31, p. 126-146, 2014.
- TOLEDO, L. F.; SAZIMA, I.; HADDAD, C. F. B. Is it all death feigning? Case in anurans. **Journal of Natural History**, v. 44, n. 31, p. 1979-1988, 2010.
- TOLEDO, L. F.; SAZIMA, I.; HADDAD, C. F. B. Behavioural defenses of anurans: an overview. **Ethology, Ecology & Evolution**, v. 23, p. 1-25, 2011.
- VERDADE, V. K.; RODRIGUES, M. T.; PAVAN, D. Anfíbios anuros da Reserva Biológica de Paranapiacaba e entorno. In: LOPES, M. I. M. S.; KIRIZAWA, M.; MELO, M. M. R. F. (orgs.) **A Reserva Biológica de Paranapiacaba: a estação biológica do Alto da Serra**. Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo. Instituto de Botânica, São Paulo. 2009. p. 579-604.
- VIEITES, D. R.; NIETO-ROMÁN, S.; BARLUENGA, M.; PALANCA, A.; VENCES, M.; MEYER, A. Post-mating clutch piracy in an amphibian. **Nature**, v. 431, p. 305-308, 2004.
- WELLS, K. D. The social behaviour of anuran amphibians. **Animal Behaviour**, v. 25, p. 666-693, 1977.
- WELLS, K. D. Territoriality in the Green Frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behaviour. **Animal Behaviour**, v. 26, p. 1051-1063, 1978.
- WELLS, K. D. **The ecology and behavior of amphibians**. Chicago, The University of Chicago Press. 2007. p. 1148.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. Prentice Hall, USA. 2010.
- ZINA, J.; HADDAD, C. F. B. Courtship behavior of two treefrog species, *Aplastodiscus arildae* and *A. leucopygius* (Anura, Hylidae), from the Atlantic rainforest, southeastern Brazil. **Herpetological Review**, v. 38, p. 282-285, 2007.

Tables

Table 1. Males of *Bokermannohyla astartea* recaptured in the same sets of bromeliads in the two breeding sites sampled (S1 and S2), in the municipalities of São Paulo and Itanhaém, state of São Paulo, Brazil, respectively.

individual's number	Number of recaptures	Days between recaptures	Breeding site
1	4	9.25 (1-18)	S1
2	4	9.25 (1-18)	S1
3	5	16.8 (1-53)	S1
6	1	16 (0-16)	S2
7	2	31 (16-46)	S2
8	1	52 (0-52)	S1
10	3	27 (19-33)	S2
11	3	9.33 (1-26)	S1

Table 2. Features of the five sequences of courtship behavior of *Bokermannohyla astartea* in the present work.

Courtship sequence	1	2	3	4	5
Date	Nov. 26, 2013	Oct. 14, 2014	Oct. 14, 2014	Oct. 31, 2014	Mar. 11, 2015
Air temperature	17.9°C	18.8°C	18.2°C	18.7°C	19.6°C
Start time and duration	20h25; About 25 minutes	20h55; About 75 minutes	23h10; About 50 minutes	20h45; About 60 minutes	19h35; About 100 minutes
Presence of satellite male	no	yes	yes	no	no
Leaf-tank inspection by female	yes	no	yes	yes	yes
Amplexus	no	no	yes	yes	yes
Clutch partition between leaf-tank bromeliads	no	no	yes	yes	no
Additional observations	no	no	no	no	Male rubs its gular region on the female's head, while in amplexus

Table 3. Measurements (in mm) and angles of tadpoles of *Bokermannohyla astartea* from breeding site S1, in the municipality of São Paulo (CFBH 38055, 42649, CFBH 42659), Brazil, for Gosner (1960) stages, or some groups of closed-related stages. For $n > 3$, data are presented as mean $\pm$ standard deviation (range). Abbreviations: TL = total length, BL = body length, TAL = tail length, MTH = maximum tail height, DFH = dorsal fin height, VFH = ventral fin height, TMH = tail muscle height, BH = body height, SL = spiracle length, SVD = spiracular-venter distance, SSD = snout-spiracular distance, ED = eye diameter, BW = body width, BWN = body width at narial level, BWE = body width at eye level, TMW = tail muscle width, END = eye-nostril distance, ESD = eye-snout distance, NSD = nostril-snout distance, ND = narial diameter, IND = internarial distance, IOD = interorbital distance, ODW = oral disc width, VTL = vent tube length, ODP = oral-disc position, and DF_iA = dorsal-fin insertion angle.

Lot	CFBH 38055		CFBH 42649		CFBH 42659
Stages (n)	36 (1)	34 (2)	31 (1)	35-36 (2)	25-26 (7)
TL	59.6	(55.9-57.5)	46.1	(46.3-51.5)	29.2 $\pm$ 2.5 (26.6-36.6)
BL	15.0	(15.1-15.6)	13.8	(14.7-14.8)	8.9 $\pm$ 0.7 (7.9-9.9)
TAL	44.5	(40.8-41.9)	32.2	(31.5-36.8)	20.4 $\pm$ 1.9 (18.6-23.7)
MTH	8.5	(8.1-8.6)	7.6	(8.0-9.7)	5.2 $\pm$ 0.3 (4.7-5.5)
DFH	3.3	(3.0- 3.4)	2.8	(2.9-3.3)	1.6 $\pm$ 0.1 (1.5-1.7)
VFH	2.3	(2.2-2.4)	2.0	(2.3-2.6)	1.3 $\pm$ 0.1 (1.2-1.4)
TMH	5.4	(5.0-5.3)	4.7	(5.0-5.1)	2.8 $\pm$ 0.2 (2.5-3.2)
BH	6.5	(6.4-6.7)	6.9	(7.6-7.8)	4.6 $\pm$ 0.4 (4.0-5.2)
SL	1.6	(1.3-1.6)	1.9	(1.5-1.6)	0.9 $\pm$ 0.1 (0.7-1.1)
SVD	3.0	(3.2-3.5)	3.6	(4.2-4.3)	2.3 $\pm$ 0.2 (2.0-2.6)
SSD	10.0	(10.0-10.1)	9.8	(10.0-10.4)	6.5 $\pm$ 0.6 (5.9-7.7)
ED	1.9	(1.6-1.8)	1.7	(1.8-1.9)	1.0 $\pm$ 0.1 (1.0-1.1)
BW	9.1	(8.4-8.7)	8.7	(9.3-10.0)	5.9 $\pm$ 0.6 (5.1-6.6)
BWN	5.9	(5.8-6.1)	6.2	(5.7-6.0)	3.8 $\pm$ 0.2 (3.5-4.2)
BWE	7.5	(7.3-7.5)	7.4	(7.7-7.8)	4.8 $\pm$ 0.4 (4.2-5.4)
TMW	4.7	(4.6-4.9)	4.2	(4.5-4.7)	2.6 $\pm$ 0.2 (2.3-2.9)
END	2.5	(2.2-2.5)	2.3	(2.4-2.5)	1.4 $\pm$ 0.1 (1.3-1.36)
ESD	5.0	(4.7-4.8)	5.1	(4.4-4.8)	2.8 $\pm$ 0.1 (2.6-3.2)
NSD	2.5	(2.4-2.6)	2.7	(2.1-2.4)	1.5 $\pm$ 0.1 (1.3-1.6)
ND	0.7	(0.6-0.7)	0.7	(0.5-0.6)	0.4 $\pm$ 0.0 (0.4-0.5)
IND	2.8	(2.7-2.8)	2.7	(2.8-2.9)	1.7 $\pm$ 0.1 (1.6-1.8)
IOD	5.4	(4.8-5.4)	5.0	(5.2-5.3)	2.9 $\pm$ 0.2 (2.6-3.3)
ODW	3.8	(3.7-3.8)	3.5	(3.4-3.5)	2.5 $\pm$ 0.2 (2.2-2.8)
VTL	3.6	(2.5-3.2)	2.9	(1.7-2.1)	1.0 $\pm$ 0.1 (0.9-1.2)
ODP	15.3°	(10.1°-12.0°)	17.8°	(13.2°-18.3°)	27.9° $\pm$ 3.9 (23.0°-32.4°)
DF_iA	17.5°	(5.5°-9.0°)	14.4°	(12.6°-14.1°)	8.2° $\pm$ 0.3 (8.0°-8.5°)

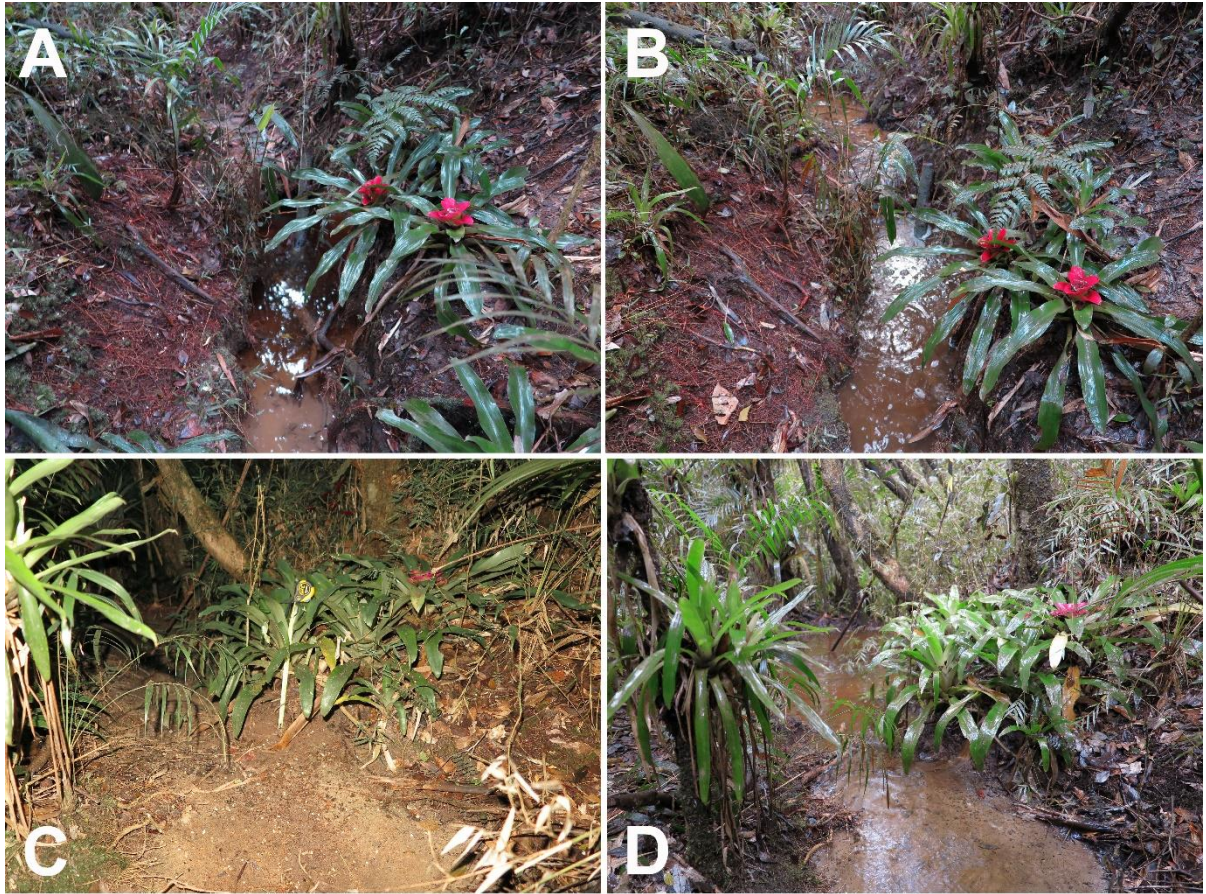
Figures

Figure 1. Study sites and habitats of *Bokermannohyla astartea* in the municipality of São Paulo, state of São Paulo, Brazil; (A) and (C) aspects of temporary rivulets without rain; (B) and (D) aspect of the same places after rain.

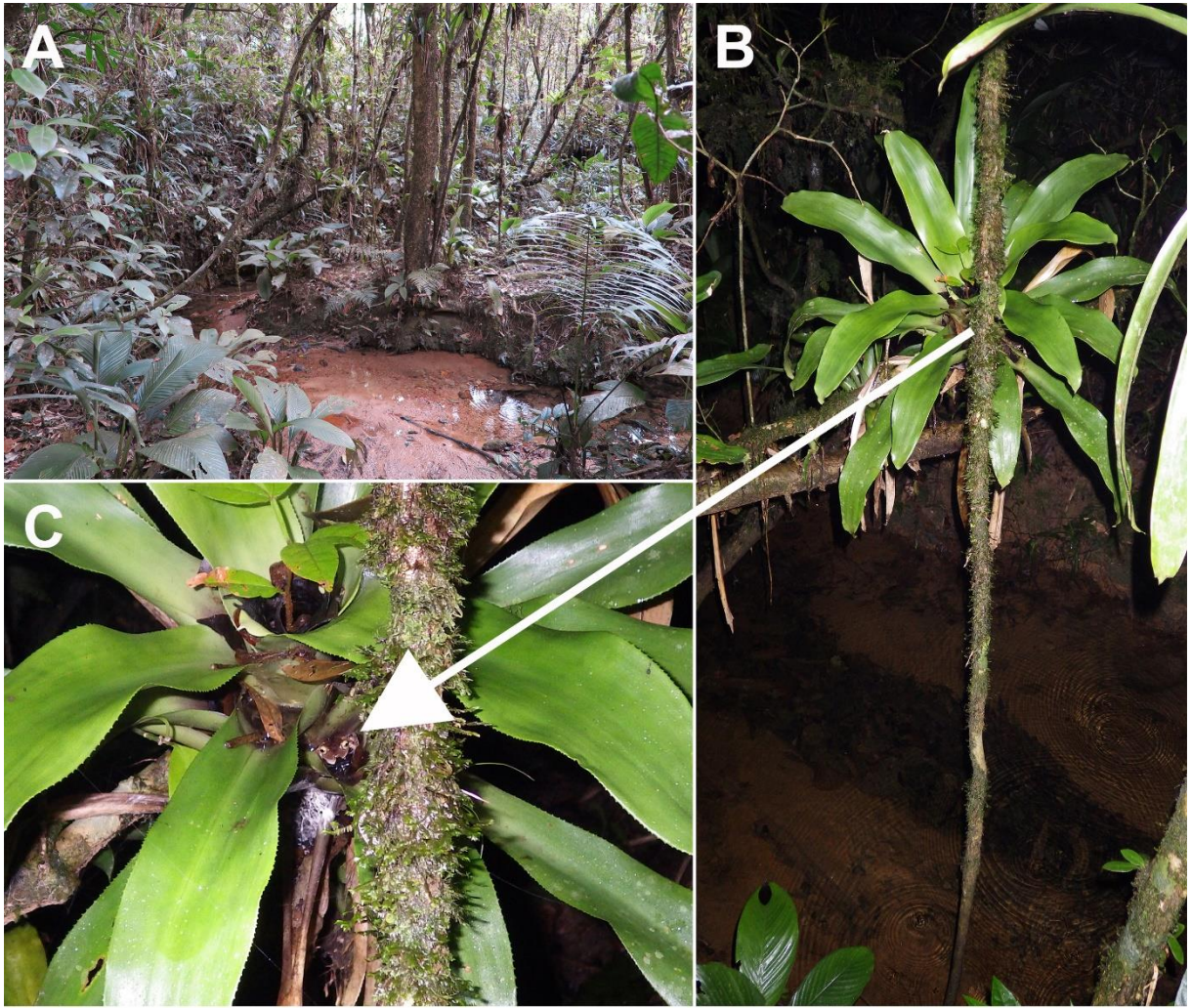


Figure 2. Study sites and habitats of *Bokermannohyla astartea* in the municipality of Itanhaém, state of São Paulo, Brazil. (A) Aspect of permanent stream. (B) Epiphyte bromeliad over a stream. The arrow indicates the exact location of a male of *B. astartea* in calling activity. (C) Detail of the male of *B. astartea* in the leaf-tank of a bromeliad.



Figure 3. Examples of specimens of *Bokermannohyla astartea* individualized by their dorsal marks. (A) Male exhibiting white blotches on the posterior portion of the dorsum; (B) male showing black spots scattered on dorsum.



Figure 4. Defensive behaviors displayed by *Bokermannohyla astartea*. (A) Male exhibit *Hiding* behavior submerged in the leaf-tank of a bromeliad. (B) Male displaying *Puffing up the body* and *Contracting* behaviors simultaneously. (C) Male displaying *Contracting* behavior. (D) Male displaying *Eye-protection* and *Puffing up the body* behaviors simultaneously.

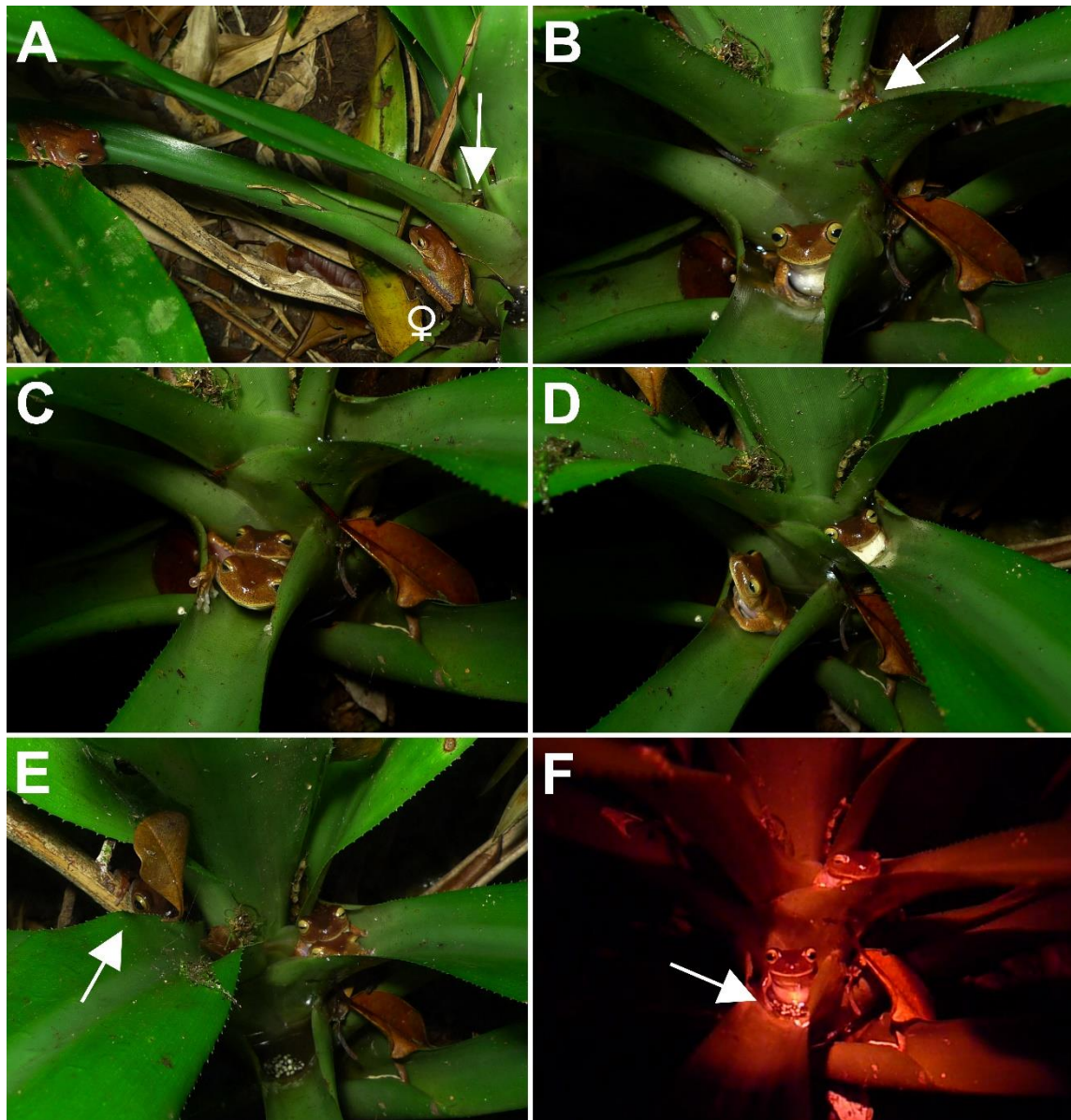


Figure 5. Reproductive and satellite behavior of *Bokermannohyla astartea*. (A) Female approaches the resident male in vocalization activity. The white arrow indicates the location of the resident male in the bromeliad leaf-tank. On the left, the satellite male observes the interaction. (B) In another set of bromeliads, the same female inspecting the bromeliad leaf-tank while the resident male was in the leaf-tank above (white arrow). (C) Couple in amplexus in the leaf-tank inspected by the female. (D) After spawning, resident male leaves the female and goes to the upper leaf-tank, where it begins to emitting courtship call to attract the female again. (E) Couple enters in amplexus in the upper leaf-tank. Notice the spawn just placed in the anterior leaf-tank and the approach of the satellite male (white arrow). (F) Satellite male sits on the newly deposited spawning (white arrow). The couple remains in amplexus in the leaf-tank above.

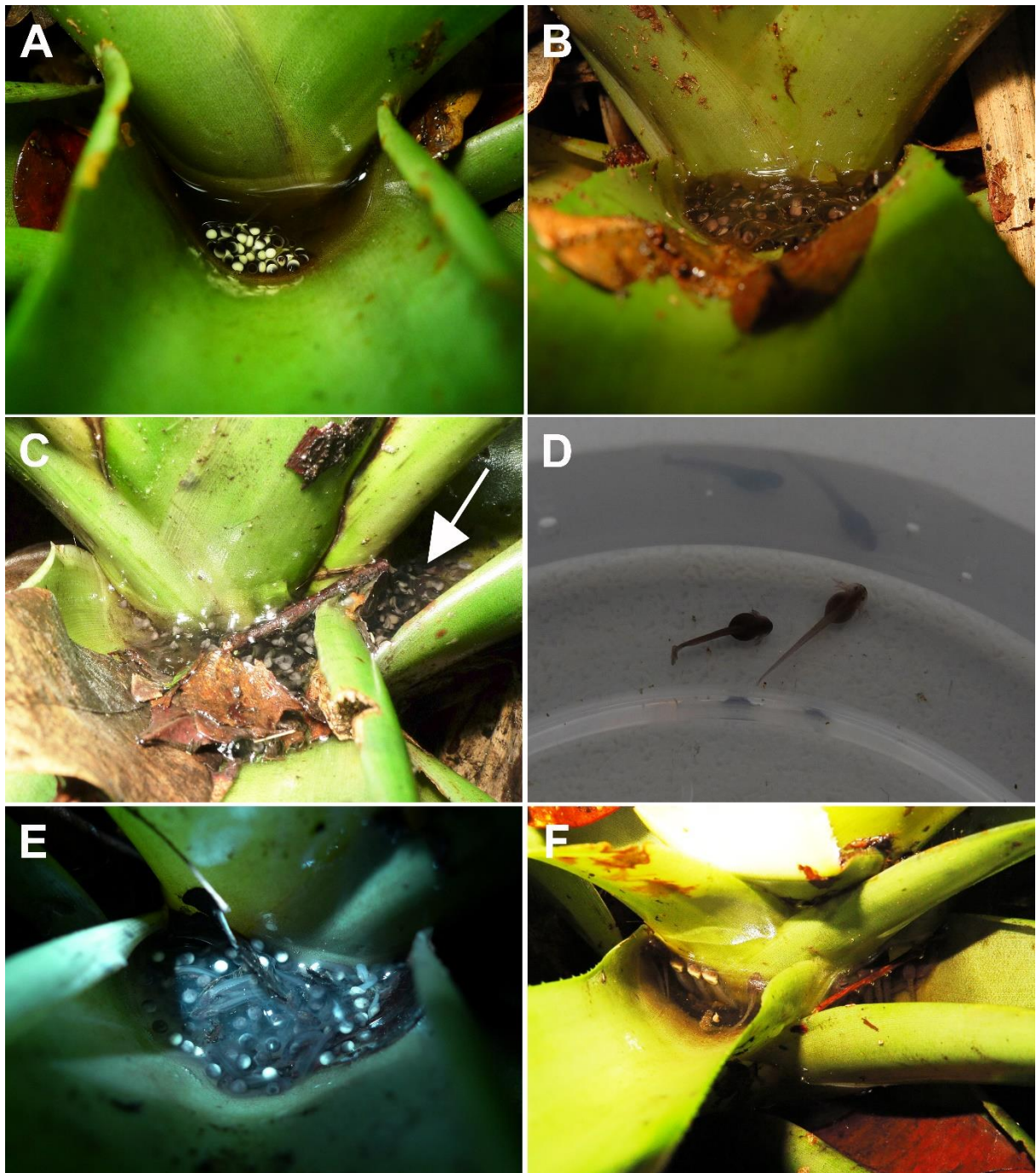


Figure 6. Spawns and tadpoles of *Bokermannohyla astartea* in bromeliad leaf-tanks. (A) Freshly laid spawning. (B) Appearance of a spawning few hours after laying. (C) Spawning in different leaf-tanks of the same bromeliad. (D) Newly hatched tadpoles with external gills. (E) Tadpoles in the midst of unfertilized eggs and other detritus. (F) Tadpoles in leaf-tanks full of water.

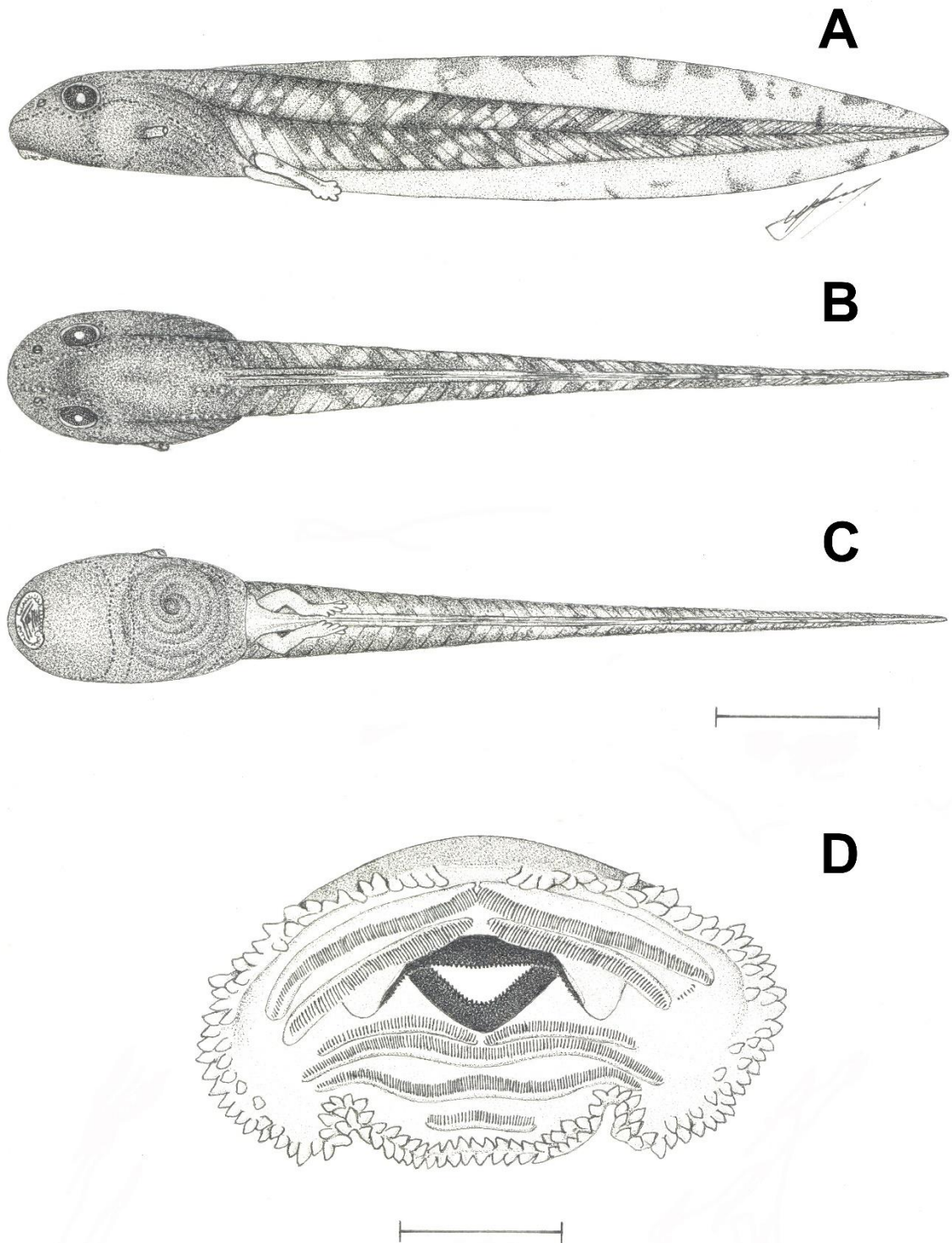


Figure 7. Tadpole of *Bokermannohyla astartea* (CFBH 38055) in stage 36. (A) Lateral, (B) dorsal, and (C) ventral views (scale bar = 10 mm). (D) Oral disc (scale bar = 1 mm).

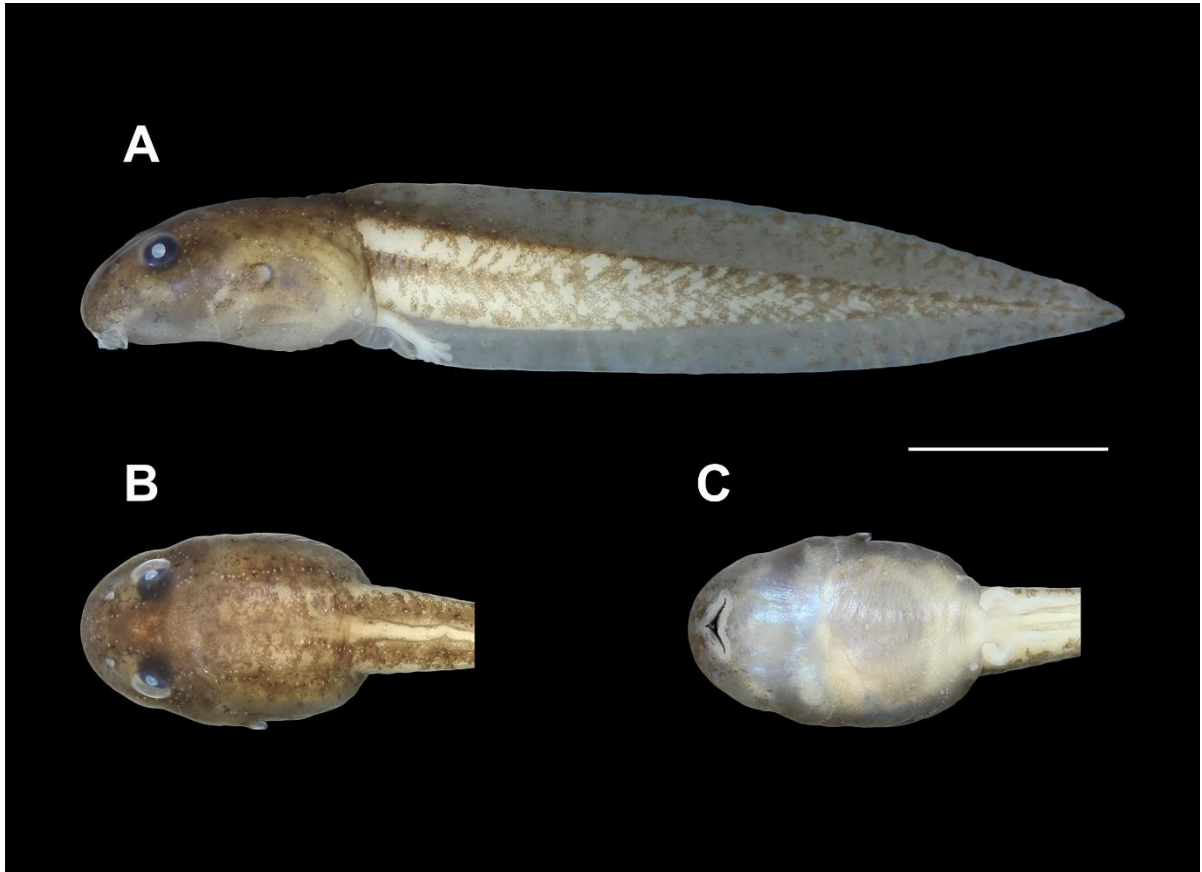


Figure 8. The tadpole of *Bokermannohyla astartea* (CFBH 42649) in stage 36. (A) Lateral, (B) dorsal, and (C) ventral views (scale bar = 10 mm).

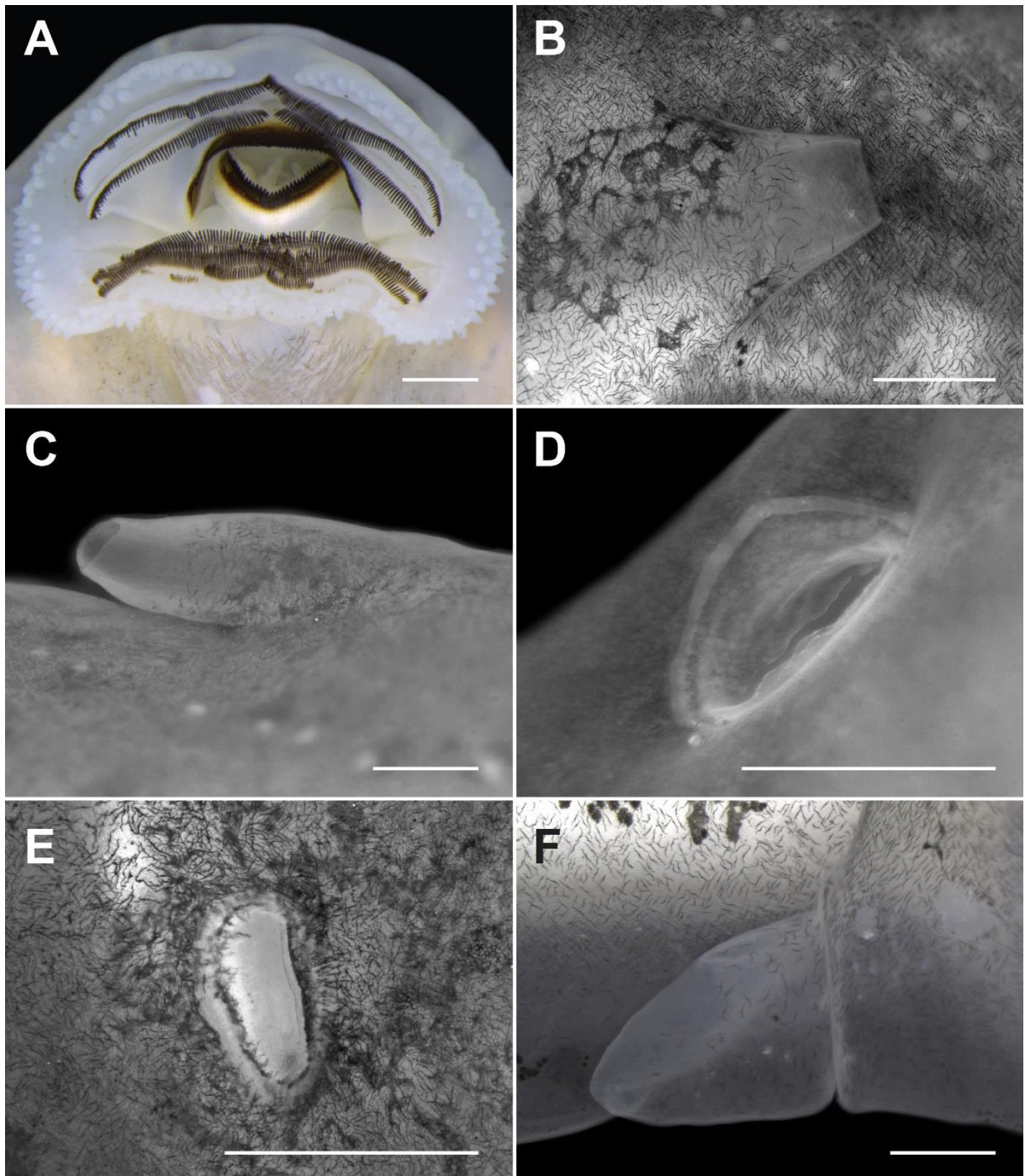


Figure 9. Some external characters of the tadpole of *Bokermannohyla astartea* (CFBH 42649). (A) A typical oral disc, (B) spiracle in lateral and (C) dorsal views, showing that the external wall is almost of the same length than the internal wall. (D) Nostril in lateral view showing the fleshy projection on the medial margin, (D) nostril in dorsal view showing the irregular lateral margin. (F) Vent tube. Scale bars = 5 mm.



Figure 10. Tadpole of *Bokermannohyla astartea*, stage 35, in life (CFBH 42649).

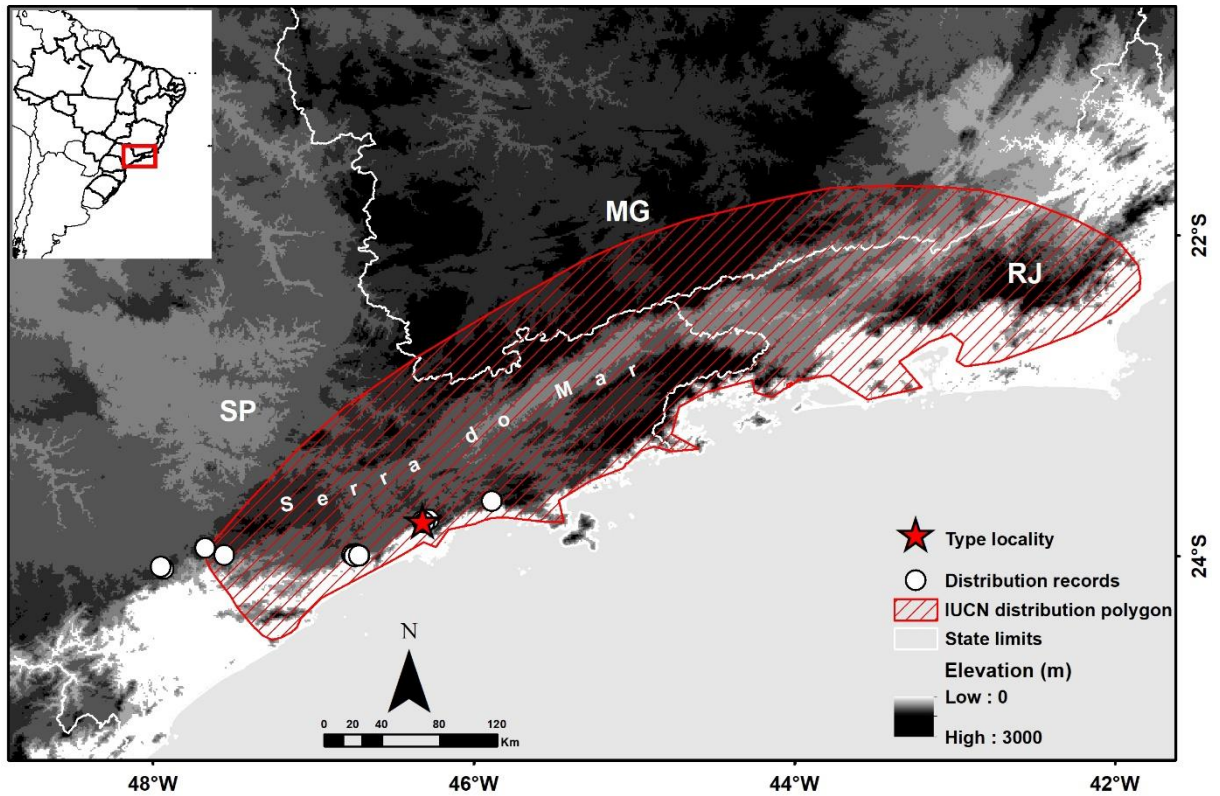


Figure 11. Geographic distribution of *Bokermannohyla astartea*. SP = state of São Paulo; RJ = state of Rio de Janeiro; MG = state of Minas Gerais. The split-red polygon refers to the distribution of *B. astartea* provided by IUCN (2004).

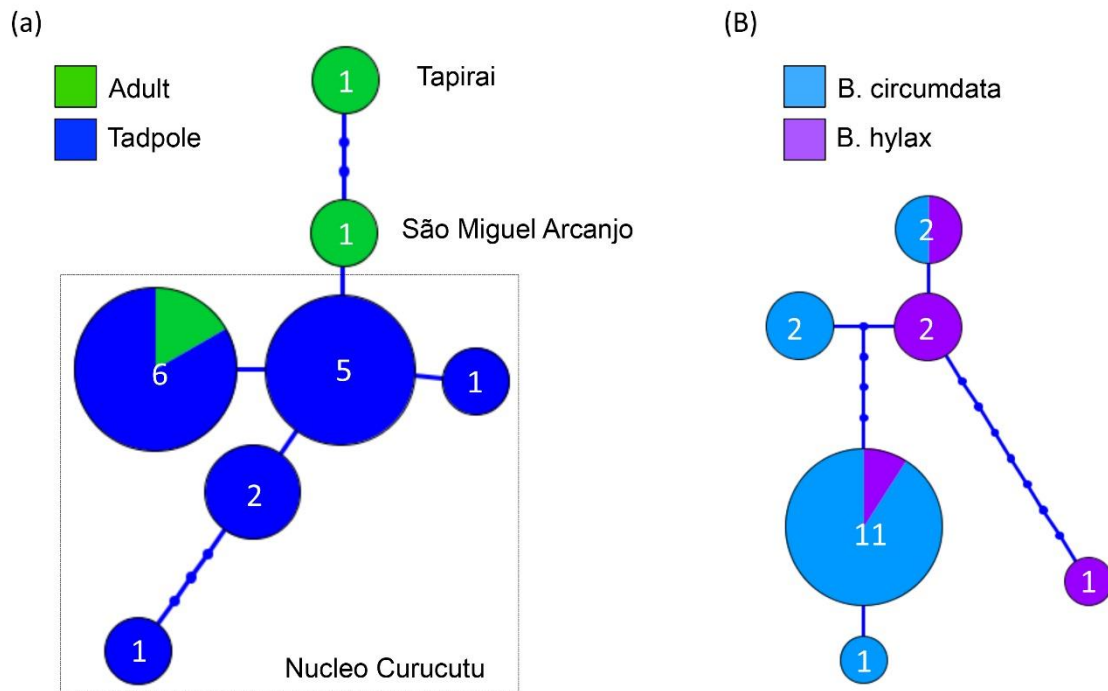


Figure S1. Haplotype network from 16S sequences of *Bokermannohyla astartea* (a) and of *B. circumdata* and *B. hylax* from Núcleo Curucutu (b). Networks were obtained using software Haploviewer, written by G. B. Ewing (<http://www.cibiv.at/~greg/haploviewer>) and a Maximum Parsimony tree reconstructed in Phylip 3.6.

Appendix

Specimens examined.

Tadpoles and spawning.

Bokermannohyla astartea. Brazil, state of São Paulo, municipality of Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia CFBH 39948 (lot containing spawning with 172 eggs, and one tadpole in stage 25); municipality of São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Curucutu CFBH 38047 (spawning with 105 eggs), CFBH 42660 (lot containing spawning with 74 eggs and 12 tadpoles in stages 23–24), 38055 (five tadpoles in stages 33–36), 42648 (seven tadpoles in stages 25–28), 42649 (three tadpoles in stages 31–36), 42650 (three tadpoles in stages 27–36), 42651 (three tadpoles in stages 31–37), 42652 (three tadpoles in stages 28–35), 42653 (one tadpole in stage 36), 42654 (three tadpoles in stage 36), 42655 (two tadpoles in stages 35–36), 42656 (two tadpoles in stages 26–27), 42657 (lot containing one egg and two tadpoles in stage 25), 42658 (ten tadpoles in stages 23–26), 42659 (12 tadpoles in stages 25–26); municipality of Itanhaém, Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Curucutu CFBH 42661 (two tadpoles in stages 30–33).

Adults and juveniles.

Bokermannohyla astartea. Brazil, state of São Paulo, municipality of Santo André, Reserva Biológica de Paranapiacaba MZUSP 74196 (holotype, male), 74221–22 (paratypes, males); Paranapiacaba MNRJ 4052 (paratype, male), ZUEC 6401; Parque Natural Municipal Nascentes de Paranapiacaba MZUSP 145393 (subadult male); municipality of Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia MZUSP 137455, 2820–21 (males), 22511 (subadult female), 137456–57 (froglets), 3856 (female), 60192–93 (males), 2542, 34585–87, 34592 (males), MNRJ 18850–53 (males), CFBH 39957–60 (males); municipality of São Miguel Arcanjo, Parque Estadual Carlos Botelho MZUSP 136541 (male), CFBH 38447 (male); Tapiraí CFBH 15570–72 (males); municipality of São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Curucutu CFBH 11167–69, 11184 (males), 11185 (young), 36191 (female), 36354–55, 38044 (males), 38045 (female), 38046, 42053 (males), 42054 (female); municipality of Itanhaém, Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Curucutu CFBH 42055–57 (males).

Bokermannohyla gr. *circumdata* (previously identified as *B. astartea*). Brazil, state of Rio de Janeiro, municipality of Resende, APA da Mantiqueira MNRJ 48494, 48496–97, 48499–48501 (adult males), 48495 (subadult male); municipality of Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, rio Maromba, abaixo da cachoeira ZUEC 6516 (adult male).

Table S1

Table S1. Table for tadpole identification with metadata information (*i.e.* voucher, collection site, and GenBank accession numbers).

Sample ID	GenBank	Description	Identity (%)	Most similar sequence	Lot number (CFBH)	Collection site; environment
LRM857	MH201231	Bokermannohyla astartea	99.65	MH201228 Bokermannohyla astartea Voucher CFBH38045	38055	Site 1; bromeliads
LRM861	MH201232	Bokermannohyla circumdata/hylax	99.27	AY549328 Hyla circumdata voucher CFBH 3621		Site 2; stream
			99.27	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM862	MH201233	Bokermannohyla circumdata/hylax	100	KU495160 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT14585		Site 2; stream
			99.15	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM864	MH201234	Bokermannohyla circumdata/hylax	98.9	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		Site 2; stream
			98.53	AY549328 Hyla circumdata voucher CFBH 3621		
LRM977	MH201235	Bokermannohyla circumdata/hylax	100	KU495160 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT14585		Site 2; stream
			99.22	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1003A	MH201236	Bokermannohyla astartea	100	MH201228 Bokermannohyla astartea Voucher CFBH38045	42649	Site 1; stream
LRM1003B	MH201237	Bokermannohyla astartea	99.83	MH201229 Bokermannohyla astartea voucher 38447	42649	Site 1; stream
LRM1004	MH201238	Bokermannohyla astartea	99.83	MH201229 Bokermannohyla astartea voucher 38447	42650	Site 1; stream
LRM1006A	MH201239	Bokermannohyla astartea	99.65	MH201229 Bokermannohyla astartea voucher 38447	42652	Site 1; stream
LRM1006B	MH201240	Bokermannohyla astartea	100	MH201228 Bokermannohyla astartea Voucher CFBH38045	42652	Site 1; stream
LRM1007	MH201241	Bokermannohyla astartea	100	MH201228 Bokermannohyla astartea Voucher CFBH38045	42653	Site 1; stream
LRM1009	MH201242	Bokermannohyla astartea	100	MH201228 Bokermannohyla astartea Voucher CFBH38045	42654	Site 1; bromeliads
LRM1010	MH201243	Bokermannohyla astartea	99.83	MH201229 Bokermannohyla astartea voucher 38447	42655	Site 1; stream
LRM1011	MH201244	Bokermannohyla astartea	99.83	MH201229 Bokermannohyla astartea voucher 38447	42656	Site 1; stream
LRM1013A	MH201245	Bokermannohyla circumdata/hylax	99.29	AY549328 Hyla circumdata voucher CFBH 3621		Site 2; stream below bromeliads
			99.11	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1013B	MH201246	Bokermannohyla circumdata/hylax	99.11	AY549328 Hyla circumdata voucher CFBH 3621		Site 2; stream below bromeliads
			98.93	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1014A	MH201247	Bokermannohyla circumdata/hylax	99.27	AY549328 Hyla circumdata voucher CFBH 3621		Site 2; stream below bromeliads
			99.27	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1014B	MH201248	Bokermannohyla circumdata/hylax	99.29	AY549328 Hyla circumdata voucher CFBH 3621		Site 2; stream below bromeliads
			99.11	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1015A	MH201249	Bokermannohyla astartea	100	MH201228 Bokermannohyla astartea Voucher CFBH38045	42658	Site 1; bromeliads

LRM1015B	MH201250	Bokermannohyla astartea	99.65	MH201228 Bokermannohyla astartea Voucher CFBH38045	42658	Site 1; bromeliads
LRM1018A	MH201251	Aplastodiscus sp. 5 MLL-2016	99.82	KU184004 Aplastodiscus sp. 5 MLL-2016 voucher CFBH11183		Site 2; stream
LRM1018B	MH201252	Bokermannohyla circumdata/hylax	99.27	AY549328 Hyla circumdata voucher CFBH 3621		Site 2; stream
			99.27	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1020	MH201253	Bokermannohyla circumdata/hylax	99.03	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		Site 2; stream
			99.03	KU495154 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT01051		
LRM1256A	MH201254	Bokermannohyla circumdata/hylax	100	KU495160 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT14585	42661	Site 2; stream below bromeliads
			99.22	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1256B	MH201255	Bokermannohyla circumdata/hylax	100	KU495160 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT14585	42661	Site 2; stream below bromeliads
			99.22	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1256C	MH201256	Bokermannohyla astartea	99.81	MH201228 Bokermannohyla astartea Voucher CFBH38045		Site 2; stream below bromeliads
LRM1256D	MH201257	Bokermannohyla astartea	98.32	MH201228 Bokermannohyla astartea Voucher CFBH38045		Site 2; stream below bromeliads
LRM1257	MH201258	Bokermannohyla circumdata/hylax	100	KU495160 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT14585		Site 2; stream
LRM1258	MH201259	Bokermannohyla circumdata/hylax	99.1	KU495154 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT01051		Site 2; stream
			98.81	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1259A	MH201260	Aplastodiscus aff. albosignatus MLL-2016	99.61	KU184004 Aplastodiscus sp. 5 MLL-2016 voucher CFBH11183		Site 2; stream
LRM1259B	MH201261	Bokermannohyla circumdata/hylax	97.36	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		Site 2; stream
			97.36	KU495154 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT01051		
LRM1260A	MH201262	Bokermannohyla circumdata/hylax	98.82	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		Site 2; stream
			98.82	KU495154 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT01051		
LRM1260B	MH201263	Bokermannohyla circumdata/hylax	99.41	KU495154 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT01051		Site 2; stream
			99.02	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1261A	MH201264	Bokermannohyla circumdata/hylax	100	KU495160 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT14585		Site 2; stream
			99.22	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		
LRM1261B	MH201265	Aplastodiscus aff. albosignatus MLL-2016	100	KU184004 Aplastodiscus sp. 5 MLL-2016 voucher CFBH11183		Site 2; stream
LRM1261C	MH201266	Bokermannohyla circumdata/hylax	98.82	AY549338 Hyla hylax voucher USNM 303036		Site 2; stream
			98.82	KU495154 Bokermannohyla circumdata voucher CFBHT01051		

Capítulo 5

A New Species of *Hylodes* (Anura, Hylodidae) from Serra do Mar, Southeastern Brazil: The Fourth with Nuptial Thumb Tubercles



Hylodes caete



Type locality of *Hylodes caete*



A New Species of *Hylodes* (Anura, Hylodidae) from Serra do Mar, Southeastern Brazil: The Fourth with Nuptial Thumb Tubercles

LEO R. MALAGOLI^{1,4}, FÁBIO P. DE SÁ¹, CLARISSA CANEDO^{2,3}, AND CÉLIO F. B. HADDAD¹

¹ Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia and Centro de Aquicultura (CAUNESP), Rio Claro, SP 13506-900, Brazil

² Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Departamento de Zoologia, Rio de Janeiro, RJ 20550-900, Brazil

³ Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Departamento de Vertebrados, Setor de Herpetologia, Rio de Janeiro, RJ 20940-040, Brazil

ABSTRACT: Among the 25 *Hylodes* species described to date, only three species are known to have nuptial tubercles on the thumb, *H. fredei*, *H. phyllodes*, and *H. pipilans*. Careful analysis of the populations of these three species led us to discover a fourth, undescribed species from the Atlantic Forest of Serra do Mar in the State of São Paulo, southeastern Brazil. The new species exhibits light-colored, oblique lateral stripes and belongs to the *Hylodes lateristrigatus* group. The new species differs from its congeners by possessing the combination of three traits: (1) pointed nuptial tubercles, distributed in an elliptical area at the base of the dorsal surface of the thumb of males; (2) medium-sized; and (3) parameters of the advertisement call. Molecular analysis of a mitochondrial gene sequence (16S) strongly corroborates the description of phenotype by showing that the new species is genetically distinct from *H. fredei*, *H. phyllodes*, and *H. pipilans*. We also provide information on the natural history, behavior, and conservation status of the new species.

Key words: Atlantic Forest; Brazilian torrent frogs; *Hylodes phyllodes*; Sympatry; Syntopy; Vocalization

THE NOMINATE genus of the family Hylodidae (Grant et al. 2006; Pyron and Wiens 2011), *Hylodes* Fitzinger 1826, contains 25 known species that have been arranged into four morphological groups (Heyer 1982; Frost 2016). The *Hylodes lateristrigatus* group is the most speciose clade within the genus, having 19 species: *H. amnicola*, *H. babax*, *H. charadranaetes*, *H. fredei*, *H. heyeri*, *H. japi*, *H. lateristrigatus*, *H. magalhaesi*, *H. meridionalis*, *H. ornatus*, *H. otavioi*, *H. perere*, *H. perplicatus*, *H. phyllodes*, *H. pipilans*, *H. regius*, *H. sazimai*, *H. uai*, and *H. vanzolinii*. These species are grouped together because they are small to moderate in size, have slender bodies, have relatively smooth dorsal surfaces, and possess light-colored, oblique lateral stripes (Heyer 1982).

In 1986, *H. phyllodes* was described as the first species of *Hylodes* with nuptial tubercles on the thumb of adult males, which at the time was considered an important diagnostic trait (Heyer and Cocroft 1986). Over 2 decades later, more-detailed acoustic and morphological analyses of individual specimens of *Hylodes* that possess nuptial tubercles, and that are from distinct populations in southeastern Brazil, revealed the existence of three cryptic species within the *H. phyllodes* group (Canedo and Pombal 2007). Two species were then named as new: *Hylodes fredei*, from Ilha Grande (an island in the municipality of Angra dos Reis in southern Rio de Janeiro State; Canedo and Pombal 2007) and *H. pipilans*, from Serra dos Órgãos (in the municipalities of Guapimirim and Cachoeiras de Macacu in Rio de Janeiro State; Canedo and Pombal 2007; Silva-Soares et al. 2008). *Hylodes phyllodes* is currently known from the seaward-facing slopes of Serra do Mar, from the municipality of Piedade in São Paulo State, to Serra da Concórdia, municipality of Barra do Piraí, Rio de Janeiro State (Canedo and Pombal 2007; Vrcibradic et al. 2013).

When analyzing specimens at collections and complementing information with fieldwork, a set of larger and usually

darker individuals also exhibiting nuptial tubercles and with a distinct call among some *Hylodes phyllodes* populations in Serra do Mar warranted our further investigation. Herein, we describe the fourth known species of *Hylodes* with nuptial tubercles on the thumb based on analyses of external morphology (including the thumb of males), advertisement calls, and molecular evidence. We also provide information on the natural history, behavior, and conservation status of the new species.

MATERIALS AND METHODS

All specimens were collected by hand and euthanized via anesthetic overdose (5% lidocaine). Liver and muscle samples were removed immediately thereafter and kept in 100% ethyl alcohol. Specimens were then fixed in 10% formalin and preserved in 70% ethyl alcohol. All specimen and tissue collection, and molecular analysis, followed protocols approved by the ethics committee on animal use of the Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, São Paulo, Brazil. Specimens and tissue samples are housed in the Célio F. B. Haddad (CFBH) collection located in Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências of UNESP, Rio Claro, São Paulo, Brazil.

We identified adults by the presence of extended vocal sacs and the presence of nuptial tubercles on the thumb of males and by the observation of oocytes via inguinal skin transparency in females. We measured 12 standard traits for adults following Heyer et al. (1990) and Duellman (2001): snout–vent length (SVL), head length (HL), head width (HW), eye diameter (ED), tympanum diameter (TD), eye–nostril distance (END), interorbital distance (IOD), inter-nostril distance (IND), thigh length (THL), tibia length (TBL), tarsus length (TAL), and foot length (FL). Definition of snout shape, for both dorsal and lateral views, follows Heyer et al. (1990). We measured specimens with calipers (± 0.1 mm) except for ED, TD, END, IOD, and IND, which we measured with the aid of an ocular micrometer in a Zeiss

⁴ CORRESPONDENCE: e-mail, lrmalagoli@gmail.com

TABLE 1.—Specimens included in genetic analyses to ascertain species identity within *Hylodes* and the phylogenetic relationships of clades within Hyloidiidae. Accessioned materials are listed with their collection localities and their GenBank accession numbers.

Species	Voucher number ^a	Tissue number	Locality	Type ^b	GenBank accession number
<i>Hylodes caete</i>	CFBH 08607	CFBHT 01690	Pilar do Sul, Sao Paulo (SP)	—	KY627902
<i>H. caete</i>	CFBH 11172	CFBHT 05507	Rio Camburi, Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) Curucutu, Itanhaém, SP	Paratype	KY627903
<i>H. caete</i>	CFBH 12220	CFBHT 03877	Rio Camburi, PESM Curucutu, Itanhaém, SP	Paratype	KY627904
<i>H. caete</i>	CFBH 19351	CFBHT 07928	Rio Mambu, PESM Curucutu, Itanhaém, SP	Paratype	KY627905
<i>H. caete</i>	CFBH 28968	CFBHT 20490	Parque Natural Municipal (PNM) Nascentes de Paranapiacaba, Santo André, SP	—	KY627906
<i>H. caete</i>	CFBH 40524	CFBHT 20491	Rio Camburi, PESM Curucutu, Itanhaém, SP	Holotype	KY627907
<i>H. caete</i>	CFBH 40526	CFBHT 20492	PESM Curucutu, São Paulo, SP	Paratype	KY627908
<i>H. caete</i>	CFBH 40527	CFBHT 20493	PESM Curucutu, São Paulo, SP	Paratype	KY627909
<i>H. caete</i>	CFBH 40528	CFBHT 20494	Rio Camburi, PESM Curucutu, Itanhaém, SP	Paratype	KY627910
<i>H. caete</i>	CFBH 40529	CFBHT 20495	Rio Camburi, PESM Curucutu, Itanhaém, SP	Paratype	KY627911
<i>H. caete</i>	CFBH 40532	CFBHT 20496	PESM Itutinga-Pilões, São Vicente, SP	Paratype	KY627912
<i>Hylodes fredii</i>	MNRJ 36077	MNRJ 36077	Ilha Grande, Angra dos Reis, Rio de Janeiro (RJ)	Holotype	KY627913
<i>Hylodes phyllodes</i>	CFBH 39961	CFBHT 20497	Estação Biológica (EB) Boracéia, Salesópolis, SP	Topotype	KY627914
<i>H. phyllodes</i>	—	CFBHT 03131	São Sebastião, SP	—	KY627915
<i>Hylodes pipilans</i>	MNRJ 37307	MNRJ 37307	Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ, Brazil	Paratype	KJ961582
<i>H. pipilans</i>	MNRJ 39371	MNRJ 39371	Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ, Brazil	Paratype	KY627916
<i>Hylodes amnicola</i>	CFBH 30972	CFBHT 15290	Ibitipoca, Lima Duarte, Minas Gerais (MG), Brazil	Topotype	KJ961576
<i>Hylodes japi</i>	CFBH 33850	CFBHT 16563	Serra do Japi, Jundiá, SP, Brazil	Holotype	KJ961574
<i>Hylodes ornatus</i>	CFBH 34905	CFBHT 18068	Itatiaia, Itamonte, MG, Brazil	Topotype	KJ961578
<i>Hylodes nasus</i>	MNRJ 35435	MNRJ 35435	Tijuca, RJ, Brazil	Topotype	KJ961577
<i>Megaelosia boticariana</i>	CFBH 06292	CFBHT 00425	Caçapava, SP, Brazil	—	KJ961586
<i>Crossodactylus caramaschii</i>	CFBH 17647	CFBHT 06917	Itanhaém, SP, Brazil	—	KJ961569
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	CFBH 15188	CFBHT 06336	Ilhabela, SP, Brazil	—	KJ961570

^a (—) indicates the absence of a voucher number.^b (—) indicates that the specimen is nontype of topotype.

stereomicroscope. Drawings of the holotype were made with a Zeiss stereomicroscope equipped with a drawing tube. All values are reported as mean ($\bar{X}$) $\pm$ 1 SD and, where applicable, range.

Specimens examined for comparisons are listed in the Appendix; institutional abbreviations follow Sabaj Pérez (2016). For species comparisons, we examined the type series of all species of *Hylodes* that possess nuptial tubercles on the thumb (Heyer and Cocroft 1986; Canedo and Pombal 2007). Given their phenotypic similarity, we performed an analysis of variance (ANOVA) to detect differences in average body size (SVLs) among adult males of the new species and *H. fredii*, *H. phyllodes*, and *H. pipilans*. Subsequently, we applied pairwise Tukey tests to verify differences of mean size between these species (Zar 1999). We performed the statistical tests using the PAST v3.14 (Hammer et al. 2001).

We recorded male vocalizations of a new species with a Marantz digital recorder (PMD-660), equipped with a Sennheiser external unidirectional microphone (ME-66), and measured air and water temperatures at the time of each recording. We analyzed six calls of six males, including the holotype. Calls were analyzed with a sampling frequency rate of 44.1 kHz and 16-bit resolution in the mono pattern with Raven Pro v1.4 (Cornell Lab of Ornithology, Bioacoustics Research Program, Ithaca, NY). We analyzed seven advertisement-call parameters following Duellman and Trueb (1994): call duration (s), intercall duration (s), number of notes per call, note repetition rate (notes per s), note duration (s), internote duration (s), and dominant frequency range (Hz). The results of the bioacoustic analyzes were compared with acoustic data from the other three species of *Hylodes* with nuptial tubercles (Canedo and Pombal 2007;

Heyer and Cocroft 1986). For description of male behaviors, we used focal animal and all-occurrence sampling methods (Altmann 1974; Lehner 1979).

In order to assess the genetic differentiation of the new species from the most-phenotypically similar species (*H. fredii*, *H. phyllodes*, and *H. pipilans*), we conducted a molecular analysis based on previous morphological and genetic studies (Heyer 1982; Grant et al. 2006; Canedo and Pombal 2007; Pyron and Wiens 2011). We included sequences from de Sá et al. (2015) with those obtained in the present study (Table 1). For each of the *Hylodes* species that possess nuptial tubercles, we included sequence data from 2–11 individuals in our analysis, with the exception of *H. fredii* for which we had a single tissue sample from a previous field expedition. We also included in the molecular analysis *H. amnicola*, *H. japi*, and *H. ornatus* (species of the *H. lateristrigatus* group) and *H. nasus* (from the *H. nasus* group). Finally, we included *Crossodactylus caramaschii* and *Megaelosia boticariana* (as other representatives of Hyloidiidae) and *Cycloramphus boraceiensis* (Cycloramphidae) to root the trees. For all species of the *Hylodes lateristrigatus* and *H. nasus* groups we included samples of topotypes, except for an individual of *H. phyllodes* (CFBHT 03131; collected $\approx$ 45 km away from its type locality) and two individuals of the new species (CFBH 08607; CFBH 28968; collected $\approx$ 95 km west and $\approx$ 50 km northeast from the type locality, respectively). Among the topotypes, we added samples from holotypes of *H. japi* (CFBH 33850), *H. fredii* (MNRJ 36077), and of the new species (CFBH 40524), and samples from paratypes of *H. pipilans* (MNRJ 37307; MNRJ 39371) and of the new species (CFBH 11172; CFBH 12220; CFBH 19351; CFBH 40526–

TABLE 2.—Primers amplified and sequenced in order to assess genetic variation among species of *Hylodes* that have males with nuptial tubercles on the thumb.

Primer	Direction	Gene	Sequence (5' → 3')	Reference
12SL13	Forward	16S	TTAGAAGAGGCAAGTCGTAACATGGTA	Feller and Hedges (1998)
16sTitus1	Reverse	16S	GGTGGCTGCTTTTAGGCC	Titus and Larson (1996)
16sL2A	Forward	16S	CCAAACGAGCCTAGTGATAGCTGGTT	Hedges (1994)
16S-H10	Reverse	16S	TGCTTACGCTACCTTTGCACGGT	Hedges (1994)
16sAR	Forward	16S	CGCCTGTTTATCAAAAACAT	Palumbi et al. (1991)
16sWilk2	Reverse	16S	GACCTGGATTACTCCGGTCTGA	Wilkinson et al. (1996)

40529; CFBH 40532). All tissue samples are housed in CFBH and MNRJ tissue collections (Table 1).

We extracted total genomic DNA from tissues conserved in 100% ethanol following a standard ammonium acetate extraction protocol adapted from Maniatis et al. (1982). We analyzed sequences of the complete mitochondrial 16S ribosomal RNA gene (16S, 1498 base pairs [bp]) and conducted fragment amplification via polymerase chain reaction (PCR) in a final volume of 22 μ L comprising 0.2 μ M of each primer (Table 2), 0.8 μ M of dNTP mix, 1.5 mM of $MgCl_2$, 1X PCR buffer, and 1 unit of Taq DNA polymerase recombinant (Thermo Fisher Scientific, Wilmington, MA, USA). The protocol included an initial denaturation step at 94°C (3 min), 35 cycles of 94°C (20 s), 50°C (20 s), and 60°C (45 s) and a final extension step at 60°C (5 min). We cleaned PCR products with enzymatic purification: 0.5 units of thermosensitive alkaline phosphatase (FastAP) and 1 unit of exonuclease I (Thermo Fisher Scientific, Wilmington, MA, USA) incubated at 37°C (30 min) followed by 95°C (5 min). Sequencing was conducted with purified PCR products using an automated DNA sequencer (Applied Biosystems ABI 3130XL; MacroGen Inc., Seoul, South Korea). We inspected chromatograms and edited the sequences in Sequencher v5.4 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, USA). GenBank accession numbers for fragments are provided in Table 1.

We aligned sequences with Muscle (Edgar 2004), as implemented in Mega v7.0 (Kumar et al. 2016), using default parameters and correcting by eye. We estimated uncorrected

p distances for all samples in Mega v7.0 for the complete 16S fragment and also for its last 560 bp (delimited by the primers 16sAR and 16sWilk2). This mitochondrial gene fragment has been commonly used for species delimitation resolutions (e.g., Vieites et al. 2009), being an excellent fragment for the objective of our study. As an additional evidence source, we used Bayesian inference (BI) analysis in BEAST v2.3 (Bouckaert et al. 2014) to reconstruct phylogenetic relationships. Our sample design for genetic analyses was directed to *Hylodes* species of the *H. lateristrigatus* group that present nuptial tubercles. Treating our dataset as a single partition, we selected the best-fitting evolutionary model under the Akaike Information Criterion (AIC; Akaike 1974) as implemented in jModelTest v2.1.5 (Darriba et al. 2012). The selected model was GTR+I+G and we chose the Yule model as the prior tree. Chains ran for 300 million generations and tree parameters were sampled every 30,000 generations in the Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research (CIPRES_web cluster; Miller et al. 2010). We evaluated stabilization of the resulting parameters in Tracer v1.6 (Rambaut et al. 2014). We combined all resulting trees, discarding 25% of initial values as burn-in, and produced maximum tree credibility in TreeAnnotator v2.3 (Bouckaert et al. 2014).

SPECIES DESCRIPTION

Hylodes caete sp. nov.
(Figs. 1–4; Table 3)

Hylodes sp. (aff. *phyllodes*); Trevine et al. (2014):130



FIG. 1.—Live adult male *Hylodes caete* sp. nov. (holotype CFBH 40524; snout–vent length = 31.6 mm). Photograph taken in Parque Estadual da Serra do Mar, municipality of Itanhaém, State of São Paulo, southeastern Brazil. A color version of this figure is available online.

Holotype.—CFBH 40524 (Figs. 1–4), an adult male, collected by Leo R. Malagoli and Paulo D. P. Pinheiro on 11 March 2015 at Rio Camburi, Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar (23°59'56.76''S, 46°44'17.69''W; 775 m above sea level [a.s.l.]; in all cases, datum = WGS84), municipality of Itanhaém, State of São Paulo, Southeastern Brazil.

Paratypes.—Fifteen adult males: CFBH 12220, collected on 17 March 2005 by Ricardo J. Sawaya, Fausto Barbo, Fernando Couto, and Leo R. Malagoli; CFBH 19370–19371, collected on 6 January 2008 by Leo R. Malagoli; CFBH 40525, collected on 11 March 2015 by Leo R. Malagoli and Paulo D. P. Pinheiro; and CFBH 40528–40529, collected on 13 February 2016 by Leo R. Malagoli and Alba N. Lozano; same locality as holotype. CFBH 17667, collected on 12 October 2007 by Leo R. Malagoli and Januária M. Onça at Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar (23°59'50.16''S, 46°44'41.46''W; 818 m a.s.l.), municipality of Itanhaém, State of São Paulo, Southeastern Brazil. CFBH 19351, collected on 16 November 2007 by Fabio Schunck;

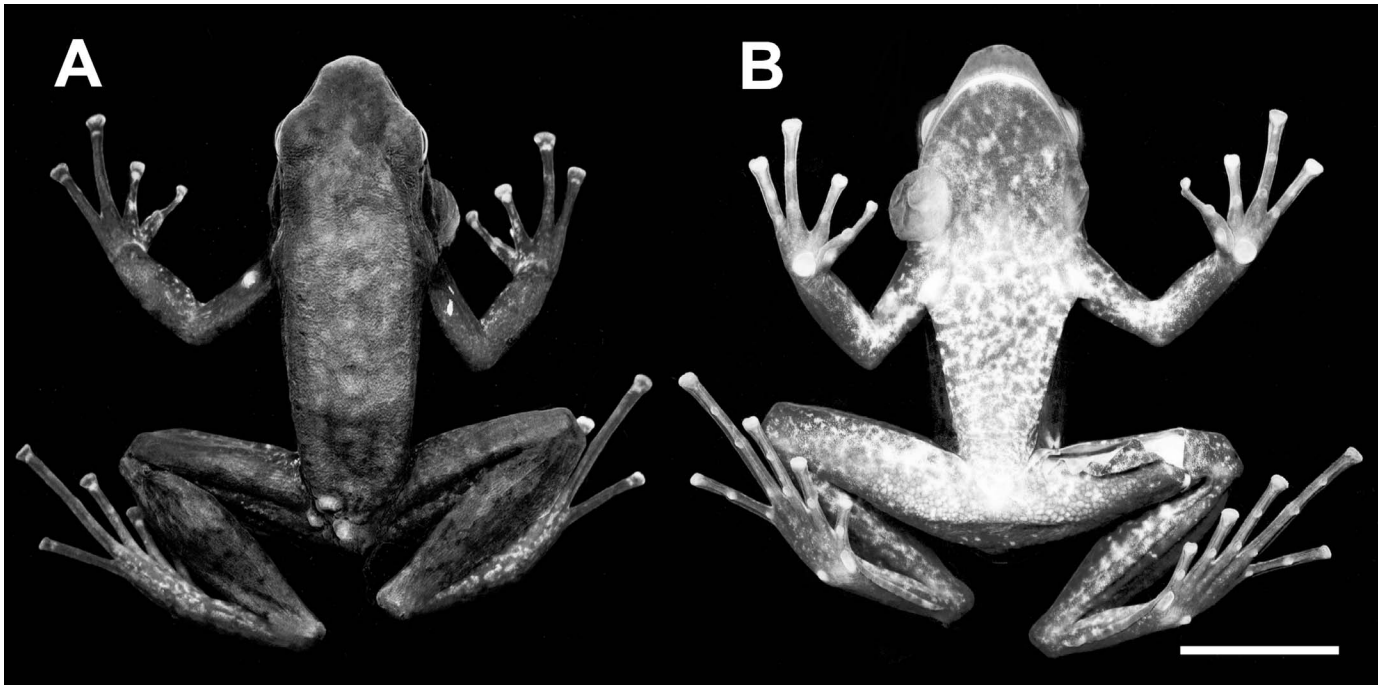


FIG. 2.—*Hylodes caete*, CFBH 40524 (holotype), adult male in (A) dorsal and (B) ventral views. Scale bar = 10 mm.

CFBH 25808, collected on 11 January 2009 by Fabio Schunck; CFBH 25810–25811, collected on 12 January 2009 by Fabio Schunck at Rio Mambu, Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar (24°0'36.15''S, 46°46'57.83''W; 719 m a.s.l.), municipality of Itanhaém, State of São Paulo, Southeastern Brazil. CFBH 40532–40533, collected on 2 December 2015 by Leo R. Malagoli and Délio P. Baêta at Núcleo Itutinga-Pilões, Parque Estadual da Serra do Mar (23°58'59.15''S, 46°35'31.59''W; 805 m a.s.l.), municipality of São Vicente, State of São Paulo, Southeastern Brazil. CFBH 40526–40527, collected on 26 January 2016 by Leo R. Malagoli, Wesley P. Soares, and Kleber E. Rodrigues at Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar (23°57'54.62''S, 46°38'58.24''W; 718 m a.s.l.), municipality of São Paulo, State of São Paulo, Southeastern Brazil. Five adult females: CFBH 11172, collected on 16 December 2005 by Leo R. Malagoli; CFBH 22131, collected on 29 November 2008 by Leo R. Malagoli; same locality as holotype. CFBH 17655, collected on 12 September 2007 by Leo R. Malagoli at Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar (23°59'50.16''S, 46°44'41.46''W; 818 m above sea level), municipality of Itanhaém, State of São Paulo, Southeastern Brazil. CFBH 40531, 40534, collected on 2 December 2015 by Leo R. Malagoli and Délio P. Baêta at Núcleo Itutinga-Pilões, Parque Estadual da Serra do Mar (23°58'59.15''S, 46°35'31.59''W; 805 m a.s.l.), municipality of São Vicente, State of São Paulo, Southeastern Brazil.

Diagnosis.—*Hylodes caete* is a slender species with light, oblique lateral stripes and relatively smooth dorsal surfaces (Figs. 1 and 2A). It is diagnosed by the following combination of characters: (1) pointed nuptial tubercles distributed in an elliptical area at the base of the dorsal surface of the thumb of male individuals (Fig. 4); (2) medium-sized (SVL about 31.1–34.0 mm in adult males and 33.2–38.3 mm in adult females; variation reported in Table

3); (3) advertisement call with a call duration of 1.22–2.75 s, 20–45 notes per call, note repetition rate of 14.8–18.3/s, note duration of 0.009–0.023 s, and internote duration of 0.036–0.058 s (Table 4); and (4) uncorrected *p* distance of 10.5% $\pm$ 0.0003 from *H. fredei*, 10.2% $\pm$ 0.001 from *H. phyllodes*, and 9.5% $\pm$ 0.001 from *H. pipilans* for complete 16S gene, and of 6.5% from *H. fredei*, 6.2% from *H. phyllodes*, and 6.2% from *H. pipilans* for partial 16S gene.

Comparisons with other species.—*Hylodes caete* is easily differentiated from all other species of *Hylodes* by the presence of nuptial tubercles on the thumb of males, except for *H. fredei*, *H. phyllodes*, and *H. pipilans* (nuptial tubercles present on thumb of males in these species; Heyer and Cocroft 1986; Canedo and Pombal 2007). The males of the four species with nuptial tubercles differ in SVL ($F = 369.6$; $P < 0.0001$; $n = 120$). Males of *H. caete* (32.3 ± 0.88 mm, 31.1–34.0 mm; $n = 16$) are distinguishable by their larger size than males of *H. phyllodes* (27.8 ± 1.01 mm, 25.4–29.7 mm; $n = 76$; personal measurements of type series) and *H. pipilans* (24.1 ± 0.71 mm, 23.0–25.1 mm; $n = 9$; Canedo and Pombal 2007). The mean SVL of male *H. caete* is larger than the SVL of male *H. phyllodes* (Tukey test; $Q = 23.85$; $P < 0.01$) and *H. pipilans* ($Q = 28.73$; $P < 0.01$). The mean SVL of male *H. caete* is smaller than that of male *H. fredei* ($Q = 8.84$, $P < 0.01$), although there is overlap in their body size (male SVL 34.4 ± 0.9 mm, 32.8–36.7 mm; $n = 19$; Canedo and Pombal 2007). Furthermore, *H. caete* can be distinguished from *H. fredei* by the distribution of its nuptial tubercles, which are arranged in an elliptical area at the base of the thumb compared to them being distributed all over the dorsum of the thumb in *H. fredei* (Canedo and Pombal 2007).

In addition to differences in size and nuptial tubercle distribution, *H. caete* is also distinguished from *H. fredei*, *H. phyllodes*, and *H. pipilans* by its advertisement call (see call

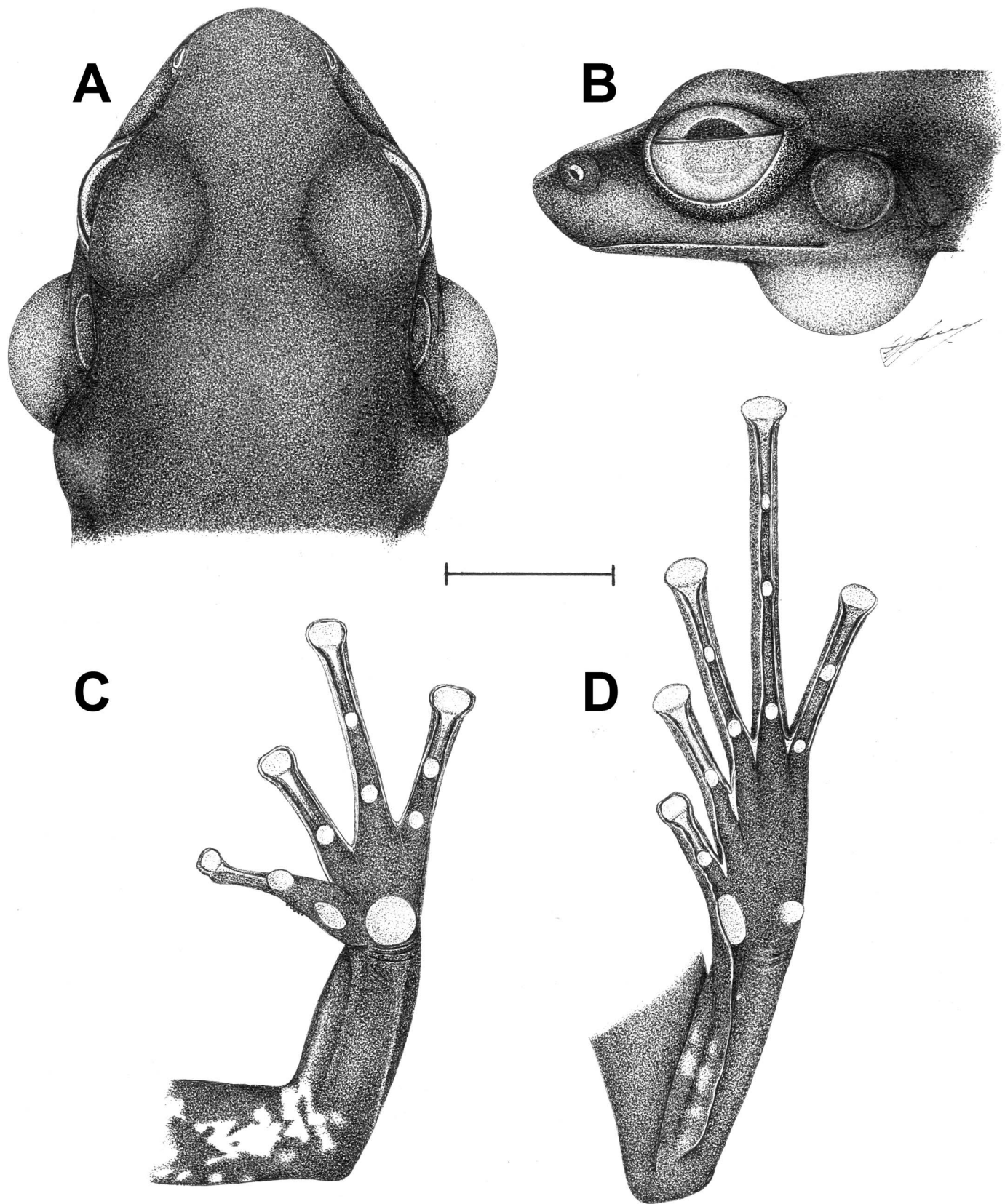


FIG. 3.—*Hylodes caete*, CFBH 40524 (holotype), adult male. (A) Dorsal and (B) lateral views of head and ventral views of (C) left hand and (D) left foot. Scale bar = 5 mm.

TABLE 3.—Measurements (mm, reported as $\bar{X} \pm 1$ SD) of males ($n = 16$) and females ($n = 5$) of the type series of *Hylodes caete* sp. nov.

Trait ^A	Males		Females	
	$\bar{X} \pm$ SD	Range	$\bar{X} \pm$ SD	Range
SVL	32.3 $\pm$ 0.88	31.1–34.0	35.24 $\pm$ 1.75	33.2–38.3
HL	12.48 $\pm$ 0.31	12.06–13.02	12.82 $\pm$ 0.72	11.82–13.8
HW	10.63 $\pm$ 0.26	10.14–11.01	11.13 $\pm$ 0.34	10.74–11.64
ED	5.11 $\pm$ 0.25	4.62–5.52	5.23 $\pm$ 0.23	4.92–5.53
TD	2.47 $\pm$ 0.19	2.04–2.78	2.63 $\pm$ 0.18	2.33–2.91
END	2.42 $\pm$ 0.10	2.28–2.63	2.48 $\pm$ 0.15	2.31–2.78
IOD	3.34 $\pm$ 0.14	3.12–3.58	3.32 $\pm$ 0.12	3.1–3.46
IND	4.38 $\pm$ 0.18	4.1–4.75	4.51 $\pm$ 0.16	4.28–4.71
THL	16.02 $\pm$ 0.63	15.03–17.53	16.62 $\pm$ 0.23	16.45–17.8
TBL	17.83 $\pm$ 0.53	16.52–18.73	19.18 $\pm$ 0.44	18.5–19.84
TAL	9.14 $\pm$ 0.26	8.75–9.65	9.61 $\pm$ 0.21	9.29–9.82
FL	17.01 $\pm$ 0.70	15.72–18.22	18.34 $\pm$ 0.84	17.51–19.53

^ASVL = snout–vent length; HL = head length; HW = head width; ED = eye diameter; TD = tympanum diameter; END = eye–nostril distance; IOD = interorbital distance; IND = internostril distance; THL = thigh length; TBL = tibia length; TAL = tarsus length; FL = foot length.

comparisons in Table 4). The call notes of *H. fredei* are emitted at a lower rate (6.06–9.5 notes/s) with a longer interval (0.06–0.16 s; Canedo and Pombal 2007). The call of *H. phyllodes* emits a lower number of notes per call (12–20) at a lower rate (8–11 notes/s) and with a longer duration (0.05–0.06 s; Heyer and Cocroft 1986). The calls of *H. pipilans* are shorter (0.06–0.1 s), with fewer notes being emitted per call (2) and at a higher rate (20.58–32.79 notes/s; Canedo and Pombal 2007). Finally, *H. caete* can also be differentiated from *H. fredei*, *H. phyllodes*, and *H. pipilans* by molecular evidence which corroborates our phenotypical analyses (see Table S1).

Genetic analysis.—Our uncorrected *p* distance estimates support *H. caete* being a new species (Table S1). For the new species, and particularly for the others having males with nuptial tubercles, intraspecific distances range from 0 (*H. pipilans*) to 0.3% $\pm$ 0.005 (*H. caete*) for the complete 16S gene and from 0 (*H. pipilans*) to 0.5% (*H. phyllodes*) for partial 16S sequences; interspecific distances range from 9.5% (*H. fredei* vs. *H. pipilans*) to 11.3% (*H. fredei* vs. *H. phyllodes*) for complete 16S sequences and from 6% (*H. phyllodes* vs. *H. pipilans*) to 7.2% (*H. fredei* vs. *H. pipilans*) for partial 16S.

Our reconstructed tree from a BI analysis (of the complete mitochondrial gene 16S) distinguishes all included species as independent evolutionary lineages, including *Hylodes caete* (Fig. 5). Monophyly of the genus *Hylodes*, as well as monophyly of the *H. lateristrigatus* group, are well-supported. Within the *H. lateristrigatus* group (represented in our phylogenetic study by *H. amnicola*, *H. caete*, *H. fredei*,

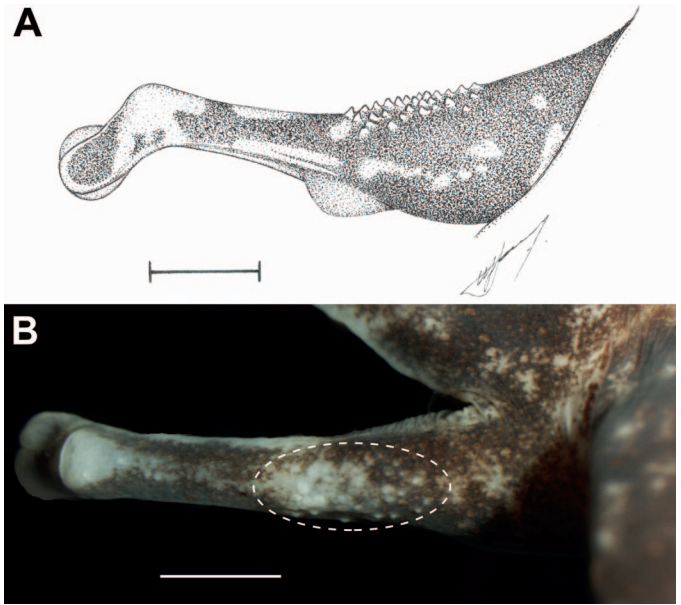


Fig. 4.—Distribution of nuptial tubercles on the right thumb of an adult male *Hylodes caete*, CFBH 40524 (holotype). (A) Drawing in lateral view. (B) Picture in dorsal view, with dashed line indicating the elliptical distribution of tubercles. Scale bars = 1 mm. A color version of this figure is available online.

H. japi, *H. phyllodes*, *H. pipilans*, and *H. ornatus*), the new species and all other *Hylodes* spp. that possess nuptial tubercles form a well-supported clade. *Hylodes phyllodes* is recovered as the sister taxon of a clade that includes *Hylodes fredei* and *H. pipilans* (which were recovered as sister species). The new species is found to be the sister taxon of a clade composed of *H. fredei*, *H. phyllodes*, and *H. pipilans*. Posterior probabilities, particularly within the clade of *Hylodes* with nuptial tubercles, are >0.9 .

Description of holotype.—Body slender (Fig. 2); head longer than wide; snout nearly rounded in dorsal view and protruding in lateral view (Fig. 3A,B); nostrils elliptical, slightly protruding, laterally directed; canthus rostralis distinct, slightly curved; loreal region concave; row of small, light-colored tubercles uniformly distributed on the edge and along the entire upper lip; tympanum visible, nearly rounded, diameter larger than half of eye diameter; supratympanic fold well developed, extending from posterior corner of eye to posterior edge of the shoulder, reaching the dorsal tympanic annulus; oblique lateral fold weak and continuous from eye, above supratympanic fold, to inguinal

TABLE 4.—Advertisement calls of *Hylodes caete* sp. nov. and of the other three *Hylodes* species with males having nuptial tubercles on the thumb: *Hylodes fredei* (Canedo and Pombal 2007), *H. phyllodes* (Heyer and Cocroft 1986), and *H. pipilans* (Canedo and Pombal 2007). Values are reported as $\bar{X} \pm 1$ SD. (—) in cells indicates unavailable data in cited references.

Call parameters	<i>H. caete</i> (at 20.8–22.8°C)		<i>H. fredei</i> (at 25°C)		<i>H. phyllodes</i> (at 20.4°C)		<i>H. pipilans</i> (at 22°C)	
	$\bar{X} \pm$ SD	Range	$\bar{X} \pm$ SD	Range	$\bar{X} \pm$ SD	Range	$\bar{X} \pm$ SD	Range
Call duration (s)	1.79 $\pm$ 0.38	1.22–2.72	1.35 $\pm$ 0.25	0.59–3.36	—	1.05–2.1	0.08 $\pm$ 0.43	0.06–0.10
Intercall duration (s)	3.54 $\pm$ 1.19	1.85–7.72	—	—	—	—	—	—
Notes per call	30 $\pm$ 6.67	20–45	10.49 $\pm$ 1.16	5–23	—	12–20	—	2
Rate notes/s	16.6 $\pm$ 1.02	14.8–18.3	7.85 $\pm$ 0.6	6.06–9.50	—	8–11	26.64 $\pm$ 3.67	20.58–32.79
Note duration (s)	0.016 $\pm$ 0.002	0.009–0.023	0.03 $\pm$ 0.01	0.02–0.04	—	0.05–0.06	0.02 $\pm$ 0.01	0.02–0.03
Internote duration (s)	0.045 $\pm$ 0.005	0.036–0.058	0.1 $\pm$ 0.01	0.06–0.16	—	—	0.03 $\pm$ 0.005	0.02–0.04
Dominant frequency (Hz)	4640.63 $\pm$ 28.47	3937.5–5062.5	—	3600–4500	—	4100–5700	—	4600–5400

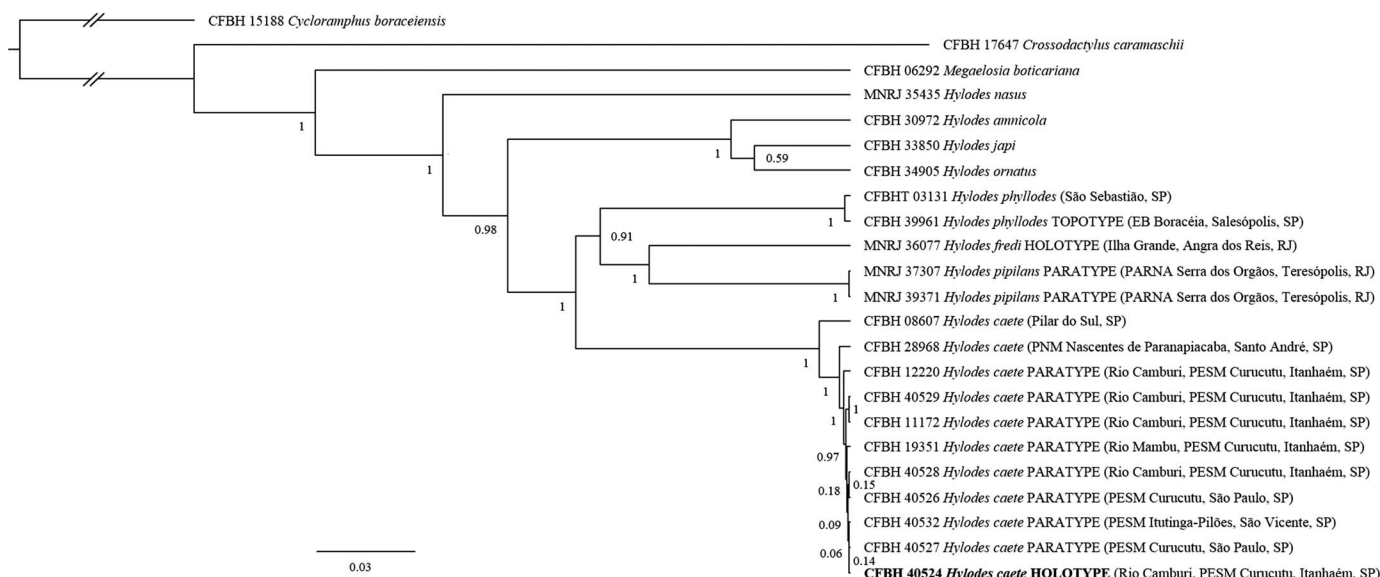


FIG. 5.—Phylogenetic tree reconstructed for representative hylodid anurans from a Bayesian inference analysis of the complete 16S mitochondrial gene. Values adjacent to each node are posterior probabilities.

region; tubercles absent lateral to the oblique lateral fold; paired lateral vocal sacs, widely expanded externally; vocal slits present; tongue large, nearly ovoid, free for its distal 1/3; vomerine teeth in two small series between choanae, bearing three teeth each; choanae small and nearly round, reaching the palatine process of maxilla; maxillary teeth present.

Arms moderately slender and forearms moderately robust; subarticular tubercles single, round (Fig. 3C); outer metacarpal tubercle large, round; inner metacarpal tubercle elliptical, smaller than outer metacarpal tubercle; supernumerary tubercles absent from hands; relative lengths of Fingers II < I $\approx$ IV < III; corneous, pointed whitish nuptial tubercles in an elliptical area at the base of the dorsal surface of thumbs (Fig. 4); thumb slightly fringed on both sides; Finger II fringed on both sides; Finger III fringed laterally from proximal level of proximal subarticular tubercle to disc on both sides; Finger IV fringed along inner margin from distal edge of proximal subarticular tubercle to disc and along outer margin from medial level of proximal subarticular tubercle to disc; finger discs dilated; discs on fingertips nearly oval from ventral view; disc of Finger I small (Fig. 3C); paired scutes on dorsal surfaces of finger discs well developed. Legs slender, tibia slightly longer than thigh; foot with elongated oval inner metatarsal tubercle and a smaller, protruding, round outer metatarsal tubercle (Fig. 3D); subarticular tubercles single, protruding, slightly elliptical, and slightly larger on Toe I; supernumerary tubercles absent from feet; relative lengths of Toes I < II < V < III < IV; toes exhibit extensive lateral fringes on both sides; the fringe of the outer margin of Toe V extends to slightly beyond the proximal subarticular tubercle; tarsal flap extensive, distally continuous with fringe on the inner side of Toe I, almost reaching heel; toe tips dilated; toe discs oval from ventral view; disc of Toe I small slightly oval (Fig. 3D); paired scutes on dorsal surfaces of toe discs well developed.

Skin almost smooth on dorsum and smooth on flanks and dorsal surfaces of legs; posterior region of body with few small scattered tubercles; ventral surfaces smooth; ventral

surfaces of thighs and nearby areas with granular skin. We observed three protuberances at the end of the dorsal posterior region of body, which were formed by colonies of mites (parasites under the skin). Measurements (mm) of holotype are SVL 31.6, HL 12.1, HW 10.4, ED 4.7, TD 2.8, END 2.4, IOD 3.3, IND 4.3, THL 15.8, TBL 17.6, TAL 9.4, and FL 16.4.

Coloration.—In preservative, the coloration of the holotype is as follows: iris gray; dorsum dark brown with slightly clearer blotches; faint whitish line visible in the groin region; slightly darker-brown lateral stripe extends from tip of snout, through nostril, interrupted by the eye, starting again posterior to the eye, passing over the tympanum, and ending near the insertion of the arm; a slightly clearer brown lateral stripe, below the darker-brown stripe, extends from the tip of the snout to the insertion of the arm; lips gray; dorsal surfaces of arm, hand, thigh, and tibia, and hidden surfaces of thighs dark brown; dorsal surfaces of tarsus and foot whitish with many irregular small brown and whitish-brown blotches; few small dark-brown warts on posterior region of the body and near the coccygeal region; venter whitish, but well covered with many irregular, small, dark-brown blotches, which are more concentrated in the gular region (Fig. 2B).

In life, the colors of the holotype are more vivid and contrasting; however, they are basically the same as described for specimens in preservative, with the following exceptions: iris copper; faint whitish line visible from tip of snout to the anterior corner of the eye; lateral stripe from tip of snout to arm insertion (below the darker brown stripe) whitish-silver; lips pale brown; hidden surfaces of thighs dark brown with black blotches; dark brown transverse bars on thigh, tibia, and tarsus (Fig. 1).

Variation among the type series in preservative.—Measurements of paratypes and holotype (totaling 16 males and 5 females) are presented in Table 3. Females are larger than males in SVL. Females lack nuptial thumb tubercles, vocal sacs, and vocal slits. Fringes are discreet on fingers and



FIG. 6.—The holotype locality for *Hylodes caete*, a fast-flowing stream of the Rio Camburi at Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar, municipality of Itanhaém, State of São Paulo, southeastern Brazil. A color version of this figure is available online.

toes of females. Dorsum pale brown to grayish-dark brown, but only males possess darker patterns; dorsum ranging from a uniform pattern to patterns with many slightly clearer brown blotches (some blotched individuals may also exhibit medial longitudinal blotches following the vertebral column); thigh and tarsus with 2–5 transverse bars of variable widths; tibia with 3–5 transverse bars of variable widths; transverse bars are visible in females and can be visible, or not, in males; lateral stripe (below the darker-brown stripe) ranges from dark gray to whitish-cream, but only present in males with darker patterns; lips pale brown to gray, but females always with pale brown lips; posterior region of the body and coccygeal region smooth to warty; ventral surfaces vary from cream or white, with few brownish blotches, to being well covered with many dark-grayish or dark-brownish blotches; gular region varies from possessing a creamy-colored pattern, with a medial longitudinal brownish line, to having a blackish pattern which is only present in males.

Etymology.—The name of the new species, *caete*, is a noun in apposition that is derived from the combination of two indigenous Tupi words, “caa” and “ete.” The combination expresses “true forest” with, respectively, “caa” meaning forest and “ete” meaning true. Here, *caete* refers to the high preserved forests that harbor the fast streams with clear water in which the new species is known to breed.

Distribution.—*Hylodes caete* is known from the crests and slopes in high montane, montane, and submontane dense ombrophilous forests of Serra do Mar in the State of São Paulo (Figs. 6 and 7). The new species is known to occur in the municipalities of Pilar do Sul, Ibiúna, Itanhaém, São Vicente, Santos, Cubatão, Santo André (Paranapiacaba), and São Paulo (Fig. 7).

The new species is sympatric and syntopic with *H. phyllodes*. We recorded these two species together at the type locality and in the municipalities of São Vicente, Santos, Cubatão, and Santo André (Paranapiacaba) of the State of São Paulo. Moreover, we recorded synchronotopic calling activity of the two species in the type locality (Fig. 8A; also see audio files associated with the Supplemental Materials available online).

Advertisement call.—The advertisement call of *H. caete* has harmonic structure and the first harmonic is not apparent (Fig. 8B). At 20.8–22.8°C air temperature and

19.2–21°C water temperature, call duration ranges from 1.22–2.72 s (1.79 ± 0.38 s, $n = 36$ calls from 6 males); calls occur at intervals ranging from 1.85–7.72 s (3.54 ± 1.19 s, $n = 36$ intervals from 6 males); 20–45 notes per call (30 ± 6.67 , $n = 36$ calls from 6 males), given at a rate ranging from 14.8–18.3/s (16.6 ± 1.02 /s, $n = 36$ calls from 6 males); note duration ranges from 0.009–0.023 s (0.016 ± 0.002 s, $n = 108$ notes of 36 calls from 6 males); notes given at intervals ranging from 0.036–0.058 s (0.45 ± 0.005 s, $n = 108$ intervals of 36 calls from 6 males); each note consists of a rising frequency-modulated whistle; the dominant frequency occurs in the third harmonic and ranges from 3937.5–5062.5 Hz (4640.63 ± 28.47 Hz, $n = 36$ call notes from 6 males); the first note may be lower, with a dominant frequency range of 3937.5–4687.5 Hz (4283.7 ± 18.01 , $n = 36$ call notes from 6 males).

Natural history and behavior.—*Hylodes caete* was found along medium and large, fast-torrent streams (width ranging from 2–10 m) within a narrow elevational range, from the middle to the top of the mountains of Serra do Mar (about 450–900 m a.s.l.; not recorded at lower elevations). *Hylodes caete* is predominantly diurnal, with its calling activity ending around 1900 h. During the months of breeding and intensive activity, however, we recorded some males calling until 2000 h ($n = 4$). Essentially, males call between September and March, but at lower elevations (~450 m a.s.l.) males were recorded calling in July as well. Males called from emergent rocks, from trunks and roots in ravines, from bromeliad leaves in slopes, or from locations concealed among rocks; in all cases, calling males were found in the middle, on the margins, or close to margins of permanent fast streams. *Hylodes caete* called from the ground level up to 2 m when it was perched on vegetation ($n = 26$). When disturbed, calling males dove into the water or hid in crevices among rocks on the stream margins, only to return after a few minutes to the same calling site to begin calling again. At night males and females of *H. caete* were observed resting on stems and leaves of shrubs (0.5–1.6 m from the ground; $n = 17$).

We recorded two *H. caete* males performing visual displays. They displayed foot-flagging ($n = 2$ displays from 2 males), leg lifting ($n = 1$ display from 1 male), arm waving ($n = 7$ displays from 1 male), and mouth gaping ($n = 1$ display from 1 male, performed simultaneously with foot-flagging). See Hartmann et al. (2006) and de Sá et al. (2016) for display definitions. At least three of these four displays had already had been recorded for *H. phyllodes* (Hartmann et al. 2006). On 2 December 2015 (between 1600 and 1610 h) we also observed a partial courtship of *H. caete* in the municipality of São Vicente, State of São Paulo, before the pair was collected. We noticed the pair and began to observe them when the female (CFBH 40531) jumped on the same rock where the male was calling (CFBH 40533) at the margin of a fast-flowing stream. The male and female stayed side by side with their heads oriented in opposite directions. The male called continuously (inflating vocal sacs on both sides concomitantly), and the female touched the male's dorsum with her right arm. The male immediately turned in the direction of the female and emitted a low, short call (this nonrecorded call had fewer notes than the advertisement call) and displayed arm lifting.

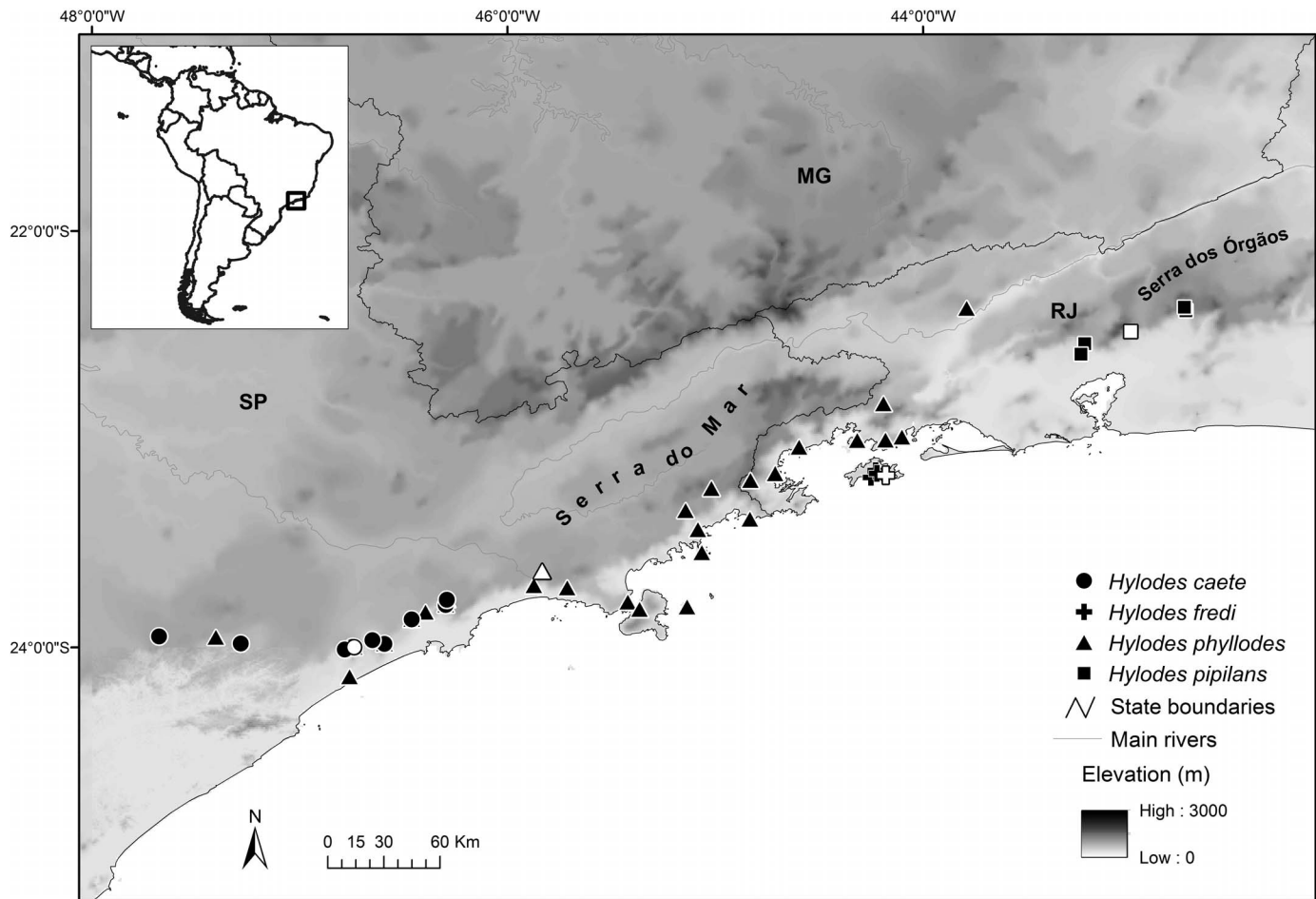


FIG. 7.—Geographic distribution of *Hylodes caete* and the other three *Hylodes* species having males with nuptial tubercles on the thumb: *H. fredei*, *H. phyllodes*, and *H. pipilans*. *Hylodes caete* is associated with high montane, montane, and submontane forests in well-preserved areas in the Atlantic Forest of Serra do Mar, southeastern Brazil whereas *H. fredei* is endemic to an island (Ilha Grande, municipality of Angra dos Reis, State of Rio de Janeiro) and *H. pipilans* is known only from Serra dos Órgãos (State of Rio de Janeiro). Open symbols indicate type localities. MG = State of Minas Gerais; RJ = State of Rio de Janeiro; and SP = State of São Paulo.

DISCUSSION

Thirty years after the description of *H. phyllodes*, our integrative study contributes to our understanding of the diversity of those species of *Hylodes* that have males with nuptial tubercles on the thumb. Although *H. caete* and *H. phyllodes* exhibit some differences in microhabitat use, their relative phenotypic similarity and overlaps in geographical and microhabitat distributions most likely contributed to their misidentification for decades. Besides, when *Hylodes phyllodes* was originally described it was considered to be of a larger size (male SVL 27.5–31.4 mm and female SVL 29–35.5 mm; Heyer and Cocroft 1986). By examining the specimens of the type-series (housed either at MZUSP [including the holotype; MZUSP 59934] or USMN), we verified that they represented a mixed series. The original type-series of *H. phyllodes* contains four specimens of *H. asper* (MZUSP 37679, 37681, 37712; USMN 243488) as well as 10 specimens of *Hylodes* aff. *sazimai*—four adult males (MZUSP 23683–84; USMN 243493, 243495; lacking nuptial thumb tubercles) and six adult females (MZUSP 23682, 23685, 23687; USMN 243483, 243490, 243505). Removing these 14 specimens and reassessing the size range of *H. phyllodes* by measuring 76 adult males and 10 adult females,

we determined that *H. phyllodes* is smaller (male SVL 25.4–27.9 mm; female SVL 29.9–30.9 mm) than *H. caete* (male SVL 31.1–34.0 mm; female SVL 33.2–38.3 mm), without overlap in the ranges of their body sizes.

Although specimens of *Hylodes caete* were absent from the original *H. phyllodes* type series, the mixed series obscured identifying morphological traits of *H. phyllodes* and might have contributed to misidentifications over the years. For example, even with an apparent size difference between *H. phyllodes* and *H. caete*, we found males of *H. caete* and *H. phyllodes* in a single container, collected between 1956 and 1963 in the municipality of Cubatão, State of São Paulo, that was labeled *Hylodes phyllodes* (MZUSP 112683–85, 112688, 112690–91). We evaluated specimens of *H. phyllodes* from several localities (see Appendix), both males (SVL = 27.13 ± 1.23 mm, 24.24–29.78 mm; $n = 84$) and females (SVL = 30.36 ± 0.96 mm, 29.06–31.9 mm; $n = 20$), and found that their sizes corroborate our findings that *H. caete* is the larger of the two species.

Concerning microhabitat use, *H. caete* and *H. phyllodes* can be found in sympatry and even in syntopy, but the new species occurs only in a narrow elevational range while *H. phyllodes* occurs over a wider elevational range and has a

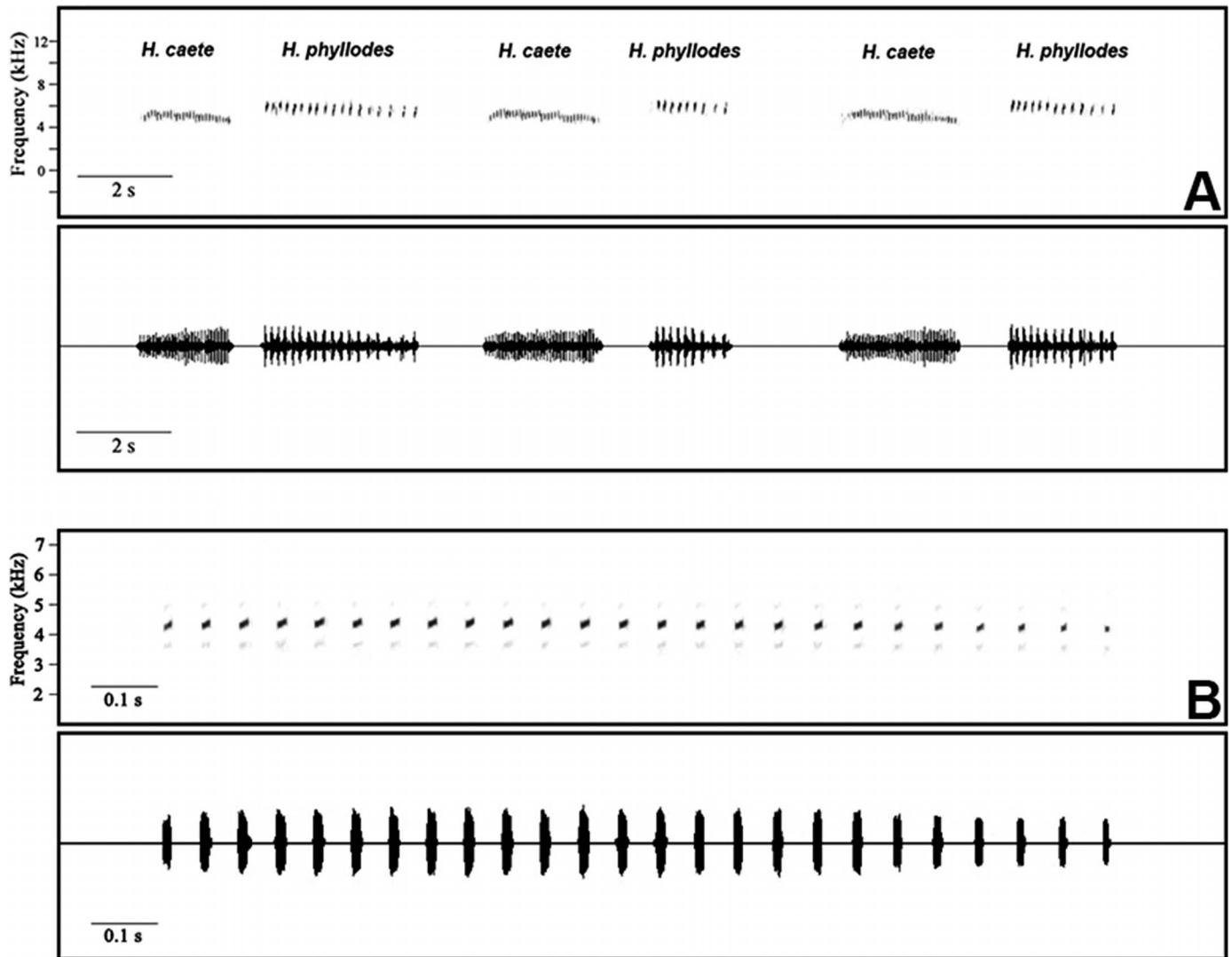


FIG. 8.—(A) Three advertisement calls of an individual of *Hylodes caete* and three advertisement calls of an individual of *H. phyllodes* recorded in synchronotopy (upper panel = spectrogram; lower panel = waveform). Calls recorded at the type locality of *H. caete* on 13 February 2016; air temperature = 21°C and water temperature = 19.3°C. (B) One advertisement call of *Hylodes caete*, CFBH 40524 (holotype), adult male (upper panel = spectrogram; lower panel = waveform). Call recorded on 11 March 2015; air temperature = 22.8°C and water temperature = 21°C.

broader geographic distribution along the Serra do Mar mountain range (Heyer et al. 1990; Hartmann et al. 2006; Carvalho-e-Silva et al. 2008; LRM, personal observation). Moreover, *H. caete* prefers larger, fast-flowing streams (>2 m in width; LRM, personal observation) while *H. phyllodes* occupies either narrower or larger streams (0.5–10 m; LRM, personal observation). In spite of the syntopy and the shared distributional shape of nuptial tubercles on the thumbs of male *H. caete* and *H. phyllodes* (also seen in an inland species, *H. pipilans*), we have described the phenotypic traits that distinguish these species, such as differences in size and distinct advertisement calls, which are further supported by DNA sequence analyses.

Even though it occurs toward the southern border of the municipality of São Paulo, the largest metropolitan area of the Americas, *Hylodes caete* is not considered threatened because it has a wide geographical distribution. However, the new species has only been associated with fast-flowing streams in well-preserved forest fragments of the Atlantic

Forest. Populations of *H. caete* in the municipalities of São Paulo and São Vicente are likely experiencing impacts from human pollution through the contamination of the fast-flowing streams where the new species occurs. It is likely that this contamination is being caused by unregulated tourism activities (e.g., causing inappropriate disposal of refuse), the presence of ranches and small holdings (e.g., adding sewage effluent to the streams), and by a railroad that carries chemicals and cereals through the area daily (e.g., powdered sulfur, soybean, and corn). With the exceptions of specimens collected in the municipality of Pilar do Sul, in the State of São Paulo, all individuals of *H. caete* referenced in our study were found in protected areas, reinforcing the need for the active and permanent conservation of Atlantic Forest in the State of São Paulo.

Acknowledgments.—We are grateful to COTEC/IF for issuing permits to work in Parque Estadual da Serra do Mar (PESM; 40.574/2006; 260108–003.523/2014) and ICMBio-IBAMA for issuing permits to capture and collect live specimens (licenses #019/07, 16350-1, 45665-1, and 45665-2). We thank the ethics committee on animal use of Universidade Estadual

Paulista (UNESP) by the approval of the protocols used in this work (license 017/2016). We received financial support from grants 2008/50928-1, 2013/50741-7, 2014/50342-8, and 2014/23677-9, São Paulo Research Foundation (FAPESP), and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). The CNPq also supported LRM's doctoral fellowship (141259/2014-0). The FAPESP also supported FP de S's M.S. fellowship (Grant 2010/14117-9). Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) supported CC's postdoctoral fellowship (E-26/102.818/2011). E. Wild improved our use of English. J.S. Govone helped in the statistical analyses. We thank M.C. Cardoso for map production. We are very grateful to the two anonymous reviewers, and the editors, for suggestions that improved earlier drafts of this manuscript. P.D.P. Pinheiro, F. Schunck, D.P. Baêta, J.B. de Freitas, J.M. Onça, P.Z. Soares, A.N. Lozano, W.P. Soares, and K.E. Rodrigues helped in the field. R. Guadeluppe provided video recordings of *Hylodes caete* behavior. We thank M. Alonso, T. Schmidt, and M.J. Gonçalves for logistical support at the Núcleo Curucutu from PESM and surrounding areas. T. Grant, H. Zaher, and G. Sanches from Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) allowed access to specimens under their care and provided tissue samples of *Hylodes caete* from Parque Natural Municipal Nascentes de Paranapiacaba, SP. J.P. Pombal Jr., and M.W. Cardoso from Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ) allowed access to specimens under their care. We also thank Centro de Estudos de Insetos Sociais (CEIS), UNESP Rio Claro, for use of the molecular laboratory facilities. We thank M.L. Lyra for three complete 16S sequences (CFBH 12220, MNRJ 39371, and MNRJ 36077) and for helping with laboratory protocol. We thank D. Baêta for tissue samples of *Hylodes phyllodes* from Boracéia, São Paulo. We thank B.L. Blotto for help rendering Figure 4. We also thank P.M.S. Martínez for helping with information regarding the paratopotypes of *Hylodes phyllodes* from the type series that are housed in the National Museum of Natural History (NMNH, Smithsonian Institution, USA).

RESUMO: Dentre as 25 espécies de *Hylodes* descritas, eram conhecidas somente três com tubérculos nupciais nos polegares, *H. fredii*, *H. phyllodes* e *H. pipilans*. A análise cuidadosa das populações destas três espécies de *Hylodes* permitiu a identificação da existência da uma quarta espécie não descrita para a Mata Atlântica da Serra do Mar no Estado de São Paulo, Sudeste do Brasil. Apresentando listras laterais oblíquas de coloração clara, a nova espécie também pertence ao grupo de *Hylodes lateristrigatus*. A nova espécie se diferencia dos seus congêneres pela combinação de três características: (1) tubérculos nupciais pontiagudos, distribuídos em uma área elíptica na base da superfície dorsal dos polegares dos machos; (2) tamanho médio; e (3) parâmetros do canto de anúncio. A análise molecular da sequência de um gene mitocondrial (16S) corrobora fortemente nossas conclusões fenotípicas, demonstrando que a nova espécie é geneticamente distinta de *H. fredii*, *H. phyllodes* e *H. pipilans*. São também apresentadas informações sobre a história natural, comportamento e o estado de conservação da nova espécie.

SUPPLEMENTAL MATERIAL

Supplemental material associated with this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.1655/Herpetologica-D-16-00069.S1>; <http://dx.doi.org/10.1655/Herpetologica-D-16-00069.S2>.

LITERATURE CITED

Akaike, H. 1974. A new look at statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19:716–723.
 Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49:227–267.
 Bouckaert, R., J. Heled, D. Kühnert, T. Vaughan, C.H. Wu, D. Xie, M.A.

Suchard, A. Rambaut and A.J. Drummond. 2014. BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology* 10:e1003537.
 Canedo, C., and J.P. Pombal, Jr. 2007. Two new species of torrent frog of the genus *Hylodes* (Anura, Hylodidae) with nuptial thumb tubercles. *Herpetologica* 63:224–235.
 Carvalho-e-Silva, A.M.T., G.R. Silva, and S.P. Carvalho-e-Silva. 2008. Anuros da reserva Rio das Pedras, Mangaratiba, RJ, Brasil. *Biota Neotropica* 8:199–209.
 Darriba, D., G.L. Taboada, R. Doallo, and D. Posada. 2012. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9:772.
 de Sá, F.P., C. Canedo, M.L. Lyra, and C.F.B. Haddad. 2015. A new species of *Hylodes* (Anura, Hylodidae) and its secretive underwater breeding behavior. *Herpetologica* 71:58–71.
 de Sá, F.P., J. Zina, and C.F.B. Haddad. 2016. Sophisticated communication in the Brazilian torrent frog *Hylodes japi*. *PLoS ONE* 11:e0145444.
 Duellman, W.E. 2001. *Hylid Frogs of Middle America*. Monographs of the Museum of Natural History, University of Kansas, USA.
 Duellman, W.E., and L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. Johns Hopkins University Press, USA.
 Edgar, R.C. 2004. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32:1792–1797.
 Feller, A.E., and S.B. Hedges. 1998. Molecular evidence for the early history of living amphibians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9:509–516.
 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. J.G. Heubner, Vienna, Austria.
 Frost, D.R. 2016. *Amphibian Species of the World: An Online Reference*, Version 6.0. American Museum of Natural History, USA. Available at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Archived by WebCite at <http://www.webcitation.org/6Fv0bidEc> on 18 May 2016.
 Grant, T., D.R. Frost, J.P. Caldwell, R. Gagliardo, C.F.B. Haddad, P.J.R. Kok, D.B. Means, B.P. Noonan, W.E. Schargel, and W.C. Wheeler. 2006. Phylogenetics systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299:1–262.
 Hammer, Ø., D.A.T. Harper, and P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1–9.
 Hartmann, M.T., P.A. Hartmann, and C.F.B. Haddad. 2006. Repertório vocal de *Hylodes phyllodes* (Amphibia, Anura, Hylodidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 46:203–209.
 Hedges, S.B. 1994. Molecular evidence for the origin of birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 91:2621–2624.
 Heyer, W.R. 1982. Two new species of the frog genus *Hylodes* from Caparaó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia: Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 95:377–385.
 Heyer, W.R., and R.B. Cocroft. 1986. Descriptions of two new species of *Hylodes* from the Atlantic Forests of Brazil (Amphibia: Leptodactylidae). *Proceedings of Biological Society of Washington* 99:100–109.
 Heyer, R.W., A.S. Rand, C.A.G. Cruz, O.L. Peixoto, and C.E. Nelson. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia* 31:231–410.
 Kumar, S., G. Stecher, and K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis Version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33:1870–1874.
 Lehner, P.N. 1979. *Handbook of Ethological Methods*. Garland STPM Press, USA.
 Maniatis, T., E.F. Fritsch, and J. Sambrook. 1982. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, USA.
 Miller, M.A., W. Pfeiffer, and T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. Pp. 1–8 in *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*. IEEE, USA.
 Palumbi, S.R., A. Martin, S. Romano, W.O. McMillan, L. Stice, and G. Grabowski. 1991. *The Simple Fool's Guide to PCR*, Version 2.0. University of Hawaii, USA.
 Pyron, R.A., and J.J. Wiens. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia with over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:543–583.
 Rambaut, A., M.A. Suchard, D. Xie, and A.J. Drummond. 2014. *Tracer*, Version 1.6 (5 September 2016). University of Edinburgh, UK. Available

- at <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>. Archived by WebCite at <http://www.webcitation.org/query.php> on 5 September 2016.
- Sabaj Pérez, M.H. 2014. Standard Symbolic Codes for Institutional Resource Collections in Herpetology and Ichthyology: An Online Reference, Version 6.5 (16 August 2016). American Society of Ichthyologists and Herpetologists, USA. Available at http://www.asih.org/sites/default/files/documents/symbolic_codes_for_collections_v6.5_2016.pdf. Archived by WebCite at <http://www.webcitation.org/6mDRaPxHw> on 22 November 2016.
- Silva-Soares, T., L.N. Weber, and R.O.L. Salles. 2008. Amphibia, Anura, Hylodidae, *Hylodes pipilans*: Distribution extension. Check List 4:295–296.
- Titus, T.A., and A. Larson. 1996. Molecular phylogenetics of desmognathine salamanders (Caudata: Plethodontidae): A reevaluation of evolution in ecology, life history, and morphology. Systematic Biology 45:451–472.
- Trevine, V., M.C. Forlani, C.F.B. Haddad, and H. Zaher. 2014. Herpetofauna of Paranapiacaba: Expanding our knowledge on a historical region in the Atlantic forest of southeastern Brazil. Zoologia 31:126–146.
- Vieites, D.R., K.C. Wollenberg, F. Andreone, J. Köhler, F. Glaw, and M. Vences. 2009. Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA) 106:8267–8272.
- Vrcibradic, D., M. Almeida-Gomes, M.C. Kiefer, M. van Sluys, and C.F.D. Rocha. 2013. New record and geographic distribution of *Hylodes phyllodes* Heyer and Cocroft, 1986 (Anura: Hylodidae). Herpetology Notes 6:387–389.
- Wilkinson, J.A., M. Matsui, and T. Terachi. 1996. Geographic variation in a Japanese tree frog (*Rhacophorus arboreus*) revealed by PCR-aided restriction site analysis of mtDNA. Journal of Herpetology 30:418–423.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, USA.
- 36077 (holotype), MNRJ 10895, 18809, 35191–204, 35206–09, 35210–11, 35214, 35217, 35220–22, 35246–48, 35250–54, 35256–62, 38936 (paratypes).
- Hylodes phyllodes*.—RIO DE JANEIRO: Paraty, BR 101, Km 20 MNRJ 31849–52; Paraty, Tarituba MNRJ 33393; Paraty, Parque Nacional da Serra da Bocaina MNRJ 64822, 64825–28, 75842–43; Paraty, Estrada Paraty-Cunha MNRJ 45206–09; Rio Claro, Lídice MNRJ 66621–24; Angra dos Reis, Estrada entre Angra dos Reis e Lídice MNRJ 30933; Angra dos Reis, Parque Estadual do Cunhambebe MNRJ 82471–72, 82480–81; Barra do Pirai, Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia MNRJ 41675–79. SÃO PAULO: Salesópolis, Boracéia MZUSP 59934 (holotype); MZUSP 1700–02, 1704–06, 1708–11, 1714, 1716–21, 3308, 3527, 4040–43, 23050–53, 23679–81, 23686–88, 23690–91, 23693–97, 36874, 37573, 37575–79, 37581–83, 37585, 37678, 37680, 37683–87, 37702–03, 38854, USMN 129156–58, 243480–82, 243484, 243486–87, 243489, 243491, 243494, 243496–97, 243500–04 (paratypes), MZUSP 60572, 137532–33; Bertioga, Parque das Neblinas MZUSP 138710; Bertioga, Praia de Boracéia MZUSP 136182; Bertioga, Captação de Água do SESC MZUSP 138895, 138897, 138899; Santos, Pedra Lisa CFBH 856, 868; Santo André, Paranapiacaba CFBH 2062; Itanhaém, Suarão, Estação Ambiental São Camilo MZUSP 149826, 153639–40; Itanhaém, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu CFBH 19365, 22141–42, 40917; Caraguatatuba MZUSP; 77062–64; Caraguatatuba, Tamoios (Contorno Sul) MZUSP 148161–63; Caraguatatuba, Tamoios (trecho serra) MZUSP 150294; Caraguatatuba, Tamoios (contorno Norte) MZUSP 148216; Cubatão, COPEBRÁS CFBH 9226, 11345, 11356–57, 11359, 11549, 11551, MZUSP 11365, 11381, 133184; Cubatão MZUSP 64747, 112686; Cubatão, Caminho do Mar, km 47/48 MZUSP 10216, 112682, 112689; São Sebastião MZUSP 58717; São Sebastião, Viveiro MZUSP 153341; São Sebastião, Barra do Uma MZUSP 134604; Ilhabela, Ilha dos Búzios MZUSP 23952, 23954; Ilhabela, trilha da Figueira MNRJ 24303–04, Ilhabela, trilha da Água Branca MNRJ 78729; Ilhabela MZUSP 51669; Ubatuba, Praia Vermelha do Sul MZUSP 84582; Ubatuba, Picinguaba CFBH 1418–19, 1421, 1505–06, 3948, 3962, 4258, 12817–18; Ubatuba, Picinguaba, Cascata da estrada para Cambury CFBH 12810–11; Ubatuba, Picinguaba, Poço do Amor CFBH 12809, 12814, 12816; Ubatuba, Picinguaba, riacho próximo à cachoeira da escada MNRJ 34482–83; Ubatuba, Cassandoquinha, Trilha a direita da praia MNRJ 40173–74; Ubatuba, Maranduba, Trilha após a praia Caçandoquinha MNRJ 34481; Cunha CFBH 10874; Cunha, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha-Indaiá, Trilha Rio Bonito CFBH 12192; Cunha, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha-Indaiá MZUSP 135290; São José do Barreiro, Serra da Bocaina, Campo de Fruticultura MZUSP 113986.
- Hylodes pipilans*.—RIO DE JANEIRO: Guapimirim, PARNA Serra dos Órgãos, próximo ao Rio Soberbo MNRJ 33765 (holotype), MNRJ 31928–31, 33742, 33764, 33766, 35989–90, 37306–07, 39371, 39374 (paratypes); Cachoeiras de Macacu, Reserva Ecológica de Guapiaçu MNRJ 68739–40; Parque Estadual dos Três Picos MNRJ 47760–62; Duque de Caxias, Parque Natural Municipal da Taquara MNRJ 79501–02; Petrópolis, BR 040 Caxias/Petrópolis MNRJ 83331–32.
- Hylodes* aff. *sazimai*.—SÃO PAULO: Salesópolis, Boracéia MZUSP 23683–84, 23682, 23685, 23687, USMN 243483, 243490, 243493, 243495, 243505 (paratypes of *Hylodes phyllodes*).

Accepted on 19 February 2017

Associate Editor: Christopher Raxworthy

APPENDIX

Additional Specimens Examined

- Hylodes asper*.—SÃO PAULO: Salesópolis, Boracéia MZUSP 37679, 37681, 37712, USNM 243488 (paratypes of *Hylodes phyllodes*).
- Hylodes caete*.—SÃO PAULO: Ibiúna, Parque Estadual do Jurupará MZUSP 141665; Pilar do Sul, Ribeirão do Meio CFBH 8607–11, 9913, 15577; Santo André, Paranapiacaba, Parque Natural Municipal Nascentes de Paranapiacaba MZUSP 144819–20, 145406, CFBH 28968, 29013; Santo André, Paranapiacaba CFBH 5227–28; Santo André, Paranapiacaba, Reserva Biológica de Paranapiacaba MZUSP 112681; Cubatão, Caminho do Mar, Km 47/48 MZUSP 112683–85, 112688, 112690–91; São Vicente, Núcleo Itutinga-Pilões, Parque Estadual da Serra do Mar CFBH 40535.
- Hylodes fredii*.—RIO DE JANEIRO: Angra dos Reis, Ilha Grande MNRJ

CONCLUSÃO GERAL

A partir de informações obtidas em diferentes fontes (coleções científicas, trabalhos de campo e literatura científica), juntamente com o uso de dados fisiográficos, atualizamos e produzimos novos resultados sobre a biodiversidade dos anfíbios anuros da Serra do Mar, com as principais conclusões comentadas abaixo.

- A Serra do Mar é a cadeia de montanhas que possui a maior riqueza de anfíbios anuros da região Neotropical até o momento. O número de espécies endêmicas de anuros para esta formação é notável e sem precedentes em outros complexos montanhosos do mundo. A distribuição dos anuros endêmicos da Serra do Mar apresenta padrão relacionado às suas porções sul, central e norte.

- A partir da análise de elementos bióticos verificamos que a diversificação por vicariância foi um processo importante no surgimento de muitas das espécies endêmicas de anuros da Serra do Mar. Recuperamos 22 unidades biogeográficas (também denominadas elementos bióticos) para este complexo serrano, das quais muitas são semelhantes às unidades biogeográficas já recuperadas para opiliões. Embora boa parte destas unidades biogeográficas estejam inseridas em áreas que ainda possuem significativos remanescentes florestais, estas são pouco protegidas pelas Unidades de Conservação de proteção integral.

- Avaliamos pela primeira vez a distribuição da riqueza e da diversidade funcional dos anuros da Serra do Mar. Além disso, verificamos que parte das unidades biogeográficas da Serra do Mar (Elementos Bióticos) possuem valores significativos de diversidade funcional.

- Observações obtidas principalmente em trabalhos de campo nos levaram a descoberta de um novo modo reprodutivo para os anfíbios anuros, descrito para a perereca-de-Paranapiacaba, *Bokermannohyla astartea*, espécie endêmica da porção central da Serra do Mar.

- Reunindo dados obtidos em trabalhos de campo e coleções científicas, descrevemos uma nova espécie de *Hylodes* do grupo de *H. lateristrigatus*, o *Hylodes caete*, que é endêmico da porção central da Serra do Mar.