

Programa de Pós-graduação em Diversidade Animal
Universidade Federal da Bahia

Deise Cruz Santos

**Estudo taxonômico de *Hypsiboas faber*
(Wied-Neuwied, 1821) (Amphibia, Anura,
Hylidae): integrando evidências**

Salvador

2011

Deise Cruz Santos

**Estudo taxonômico de *Hypsiboas faber*
(Wied-Neuwied, 1821) (Amphibia, Anura,
Hylidae): integrando evidências**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia para a obtenção do Título de Mestre em Zoologia pelo Programa de Pós-graduação em Diversidade Animal.

Orientador: Marcelo Felgueiras
Napoli

Salvador

2011

Santos, Deise Cruz

Estudo taxonômico de *Hypsiboas faber* (Wied-Neuwied, 1821) (Amphibia, Anura, Hylidae): integrando evidências.

73 páginas.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia. Departamento de Zoologia. Programa de Pós-graduação em Diversidade Animal.

1. Taxonomia integrativa 2. Variação morfológica 3. Bioacústica I. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. Departamento de Zoologia. Programa de Pós-graduação em Diversidade Animal.



Programa de Pós-Graduação em DIVERSIDADE ANIMAL

Instituto de Biologia
Universidade Federal da Bahia
<http://www.diversidadeanimal.bio.ufba.br>



ATA DA SESSÃO PÚBLICA DO COLEGIADO DEFESA DE DISSERTAÇÃO

Título da Dissertação: “Estudo taxonômico de *Hypsiboas faber* (Wied-Neuwied, 1821) (Amphibia: Anura:Hylidae): integrando evidências”.

Mestrando: Deise Cruz Santos
Orientador: Dr. Marcelo Felgueiras Napoli

De acordo com o regimento geral da UFBA e com o regimento interno deste programa de pós-graduação, foram iniciados os trabalhos da Comissão Examinadora, composta pelos professores **Dr. Marcelo Felgueiras Napoli (presidente)**, **Dr. Adrian Antônio Garda** e **Dra. Angela Maria Zanata**, às 14:00 horas do dia 06 de maio de 2011.

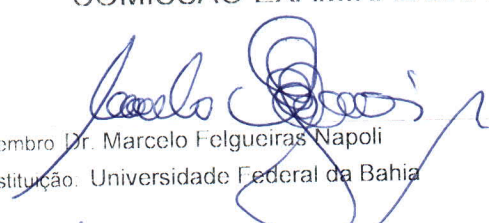
A mestranda fez a apresentação oral da dissertação durante 30 minutos. Após o encerramento das arguições, às 16:30 horas, a Comissão Examinadora pronunciou-se pela sua APROVAÇÃO, conforme parecer em anexo.

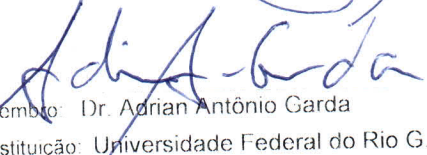
Esta Ata será assinada pelos membros da Comissão Examinadora e deste Colegiado, para compor o processo de emissão do diploma.

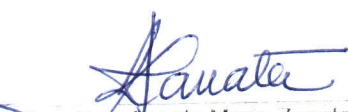
Salvador, 06 de maio de 2011.

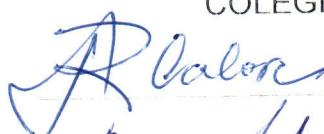

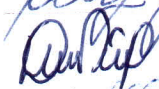
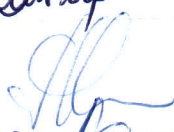
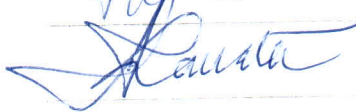
COMISSÃO EXAMINADORA

COLEGIADO


Membro Dr. Marcelo Felgueiras Napoli
Instituição: Universidade Federal da Bahia


Membro: Dr. Adrian Antônio Garda
Instituição: Universidade Federal do Rio G do Norte


Membro: Dra. Angela Maria Zanata
Instituição: Universidade Federal da Bahia

Agradecimentos

Agradeço não só neste momento, mas como por toda minha vida, aos responsáveis pelo que sou hoje: minha irmã, Jouse Cruz e aos meus pais, José Boaventura Santos e Rita M. Cruz Santos pelos exemplos, dedicação, incentivo e compreensão. Espero sempre corresponder ao amor e confiança que depositam em mim.

Prof. Dr. Marcelo Felgueiras Napoli, pelo conhecimento compartilhado, ensinamentos, paciência, confiança depositada e pela amizade durante esses cinco longos anos.

Aos pesquisadores que gentilmente cederam material acústico Ariovaldo Giaretta, Axel Kwet, Bruno Pimenta, Célio Haddad, Igor Juventino, Itamar Martins, Jacques M. E. Vielliard (*in memoriam*) por Milena Cristina Corbo, José P. Pombal Jr., Rodrigo Lignau, Mário Ribeiro de Moura e Mirco Solé foram muito importantes para a realização desse trabalho.

Todos os curadores e responsáveis técnicos dos museus e coleções que gentilmente abriram as portas das coleções sob seus cuidados: CFBH (Coleção Célio Fernando Baptista Haddad, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo); MNRJ (Museu Nacional, Rio de Janeiro); MZUEFS (Museu de Zoologia, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia); MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo); UFBA (Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia, Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia) e ZUEC - AMP (Coleção de Anfíbios do Museu de Zoologia da UNICAMP).

Os curadores e responsáveis que concederam empréstimo de material zoológico: Sérgio Potsh (Coleção de Anfíbios do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro); Glaucia Pontes (Museu de Ciências e Tecnologia da PUC – RS, Rio Grande do Sul); José P. Pombal Jr. (Museu Nacional, Rio de Janeiro); Luciana Nascimento (Coleção de Herpetologia da PUC – Minas Gerais) e Renato Feio (Museu de Zoologia da Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais).

Dr^a. Ana Carolina Carnaval pelas idéias, parceria e discussão para enriquecer o trabalho.

Prof. Hélio Barbosa, Prof. Jovan de Jesus, Naider, e Misonete pelo apoio logístico durante a coleta dos topótipos.

Camilla Souto pela amizade, pela praticidade, por ajudar a organizar minhas idéias e por incentivar meus sonhos mais impossíveis. Também por se tornar, em tempo recorde, uma grande coletora de anfíbios e lagartos.

Cat, Déa, Deco e Mari por me acolherem durante minha estada em São Paulo. Sem a compreensão e o acolhimento de vocês seria inviável realizar o trabalho nessa Megalópole.

Minha sincera gratidão a todos os integrantes do Laboratório de Taxonomia e História Natural de Anfíbios (AMPHIBIA): Milena (Mil), Patricia (Super Patricia), Rafa (Príncipe), Thaís (Kuenzinha), Ariane (Árida), Laís (Laí), Joice R. (Rio), Joice H. (B...), Emanuela (“Shapiro-Wilks”); Maria (“Neymar”), Euvaldo (Austero); Lucas (Kias); Camila (Mrs.) e Robson (?). A todos vocês obrigada por compartilharem risos e desesperos no dia-a-dia.

Minhas duas grandes e loucas amigas, Milena Camardelli e Patricia Fonseca. Obrigada não só pelo empenho durante minhas coletas, mas também pelos anos de convivência. Foram viagens, crises, astigmatismos, dedicação, abandonos, confidências e alegrias. Tudo que uma verdadeira relação de amizade precisa.

Rafael O. de Abreu pelos desenhos, fotos, perturbações e o bom coração (sempre aberto quando a gente precisa).

Daniel Capelli pela colaboração durante a coleta dos topótipos.

Laboratórios de Ictiologia e a Família LABPOR, onde por muitas vezes parasitei para tomar um, dois, três ... *n* cafezinhos e lanchinhos.

Eduardo Freitas (Dudu) e Rodrigo (Elaine’s) por me salvarem durante minhas aventuras no ArcGis.

Tiago Jordão pela fiscalização constante e colaboração dos artigos, e principalmente por fazer parte do “trio” que me incentivou a entrar no mestrado.

Aos todos meus colegas do Mestrado, em especial a Priscila Camelier e Luciana Martins que bem antes de serem as melhores representantes discentes, são meus exemplos de força e amizade.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Animal, pelo conhecimento da Zoologia e por me despertar para o amplo mundo da Taxonomia.

A FAPESB pela bolsa concedida durante a realização deste trabalho.

Índice

Resumo	08
Introdução geral	09
Histórico Taxonômico	12
Capítulo 1. Estudo taxonômico de <i>Hypsiboas faber</i> (Wied-Neuwied, 1821) (Amphibia, Anura, Hylidae): integrando evidências	18
<i>Abstract</i>	20
1.1. Introdução	21
1.2. Materiais e métodos	
1.2.1. Espécimes examinados	23
1.2.2. Caracteres analisados	24
1.2.3. Procedimentos de análise	25
1.3. Resultados	28
1.4. Discussão	32
1.5. Agradecimentos	41
1.6. Referências bibliográficas	42
1.7. Legendas das ilustrações	48
1.8. Tabelas	50
1.9. Apêndice	53
1.10 Figuras	56
Conclusões gerais	66
Referências bibliográficas	67
Anexos	71

Resumo

Anfíbios de ampla distribuição geralmente possuem problemas taxonômicos que põem em dúvida os seus limites específicos. Desta maneira, abordagens como a morfologia, acústica, molecular e distribuição geográfica podem ser utilizadas de forma integrada para resolver o status taxonômico de espécies como *Hypsiboas faber*. Populações de *H. faber* apresentam muita variação genotípica e fenotípica que sugere a possibilidade da existência de espécies crípticas. Para testar *H. faber* como hipótese, buscou-se analisar e caracterizar padrões de variação morfológica, colorido e acústica; identificar congruências entre diferentes linhas de evidências quanto à existência de grupos populacionais; estabelecer o limite específico inerente a *Hypsiboas faber*, determinando se a mesma compreende uma única linhagem; além de fornecer nova caracterização do adulto desta espécie, considerando amostras topotípicas. Caracteres morfométricos, coloração e parâmetros acústicos foram analisados, ao longo do gradiente latitudinal de *H. faber*. Seis grupos populacionais foram estabelecidos a partir da análise destas linhas de evidência integradas a dados moleculares (mtDNA) e diferenças significativas foram apontadas entre eles. Os padrões encontrados podem ser relacionados à teoria dos Refúgios Florestais Pleistocênicos e, conseqüentemente, à diferenciação alo-parapátrica. O norte da Mata Atlântica demonstrou ser a região mais divergente entre todos os grupos populacionais de *H. faber*. Contudo, as abordagens analisadas não evidenciaram lacunas discretas que pudessem indicar delimitações de linhagens crípticas.

Palavras-chave: *variação geográfica, morfologia, acústica, Floresta Atlântica, taxonomia, morfometria tradicional.*

Introdução geral

O conhecimento sobre os padrões de distribuição de anfíbios ao longo da Floresta Atlântica ainda é deficiente (HEYER & MAXSON, 1983; GOMES & PEIXOTO 1991; NAPOLI & CARAMASCHI, 2000), sendo necessários estudos adicionais focando padrões de distribuição espacial em diversos táxons, a exemplo dos anuros. Tais resultados iriam ainda contribuir para o conhecimento sobre os processos evolutivos que esculpiram a Biota da Floresta Atlântica, visto que o investimento em estudos com táxons distribuídos em grandes amplitudes geográficas podem atuar como excelentes candidatos a este objetivo (p.ex., BROWN & WILSON, 1956; NAPOLI & CARAMASCHI, 1998; 1999; 2000; HEYER & REID, 2003), como é o caso do hilídeo *Hypsiboas faber* (Wied-Neuwied, 1821). Esta espécie habita florestas úmidas, bordas de mata e áreas abertas ao longo da Floresta Atlântica e regiões sob sua influência, do estado da Paraíba ao estado do Rio Grande do Sul, penetrando os estados de Minas Gerais e São Paulo, e estendendo-se até o nordeste da Argentina, na província de Missones (CEI, 1980; FROST, 2011).

Hypsiboas faber é uma espécie arborícola, conhecida popularmente como "sapo-martelo" devido à sua vocalização peculiar, que se assemelha às batidas de um martelo. Dentro da família Hylidae, ela pertence ao grupo de *Hypsiboas faber*, proposto formalmente por Cochran (1955) para reunir espécies de grande porte e com pré-pólex bem desenvolvido nos machos, o que incluía *H. faber*, *H. crepitans* (Wied-Neuwied, 1821), *H. pardalis* (Spix, 1824) e *H. langsdorffi* (Duméril & Bibron, 1841). Posteriormente, as espécies desse grupo foram alocadas junto com *H. boans* e *H. circumdata* no grupo de *Hypsiboas boans* (DUELLMAN, 1970), que por apresentar comportamento de briga e pré-pólex desenvolvido ficou conhecido como grupo das "rãs gladiadoras" (KLUGE, 1979). Recentemente, o grupo de *H. faber* voltou a ser reconhecido por Faivovich *et al.* (2005), sendo composto pelas espécies *H. crepitans*, *H. faber*, *H. albomarginatus* (Spix, 1824), *H. pardalis*, *H. lundii* (Burmeister, 1856), *H. pugnax* (Schmidt, 1857), *H. rosenbergi* (Boulenger, 1898) e *H. exastis* (Caramaschi & Rodrigues, 2003).

As espécies do grupo de *Hypsiboas faber* são sustentadas apenas por caracteres moleculares, pois *H. faber* compartilha com espécies do seu grupo, *H. boans* e *H. wavrini* características morfológicas como: (1) tamanho corpóreo de médio a grande

(comprimento rostro-cloacal [CRC]: 30-120 mm); (2) coloração dorsal marrom claro ao marrom escuro, comumente com marca castanho escuro em forma de X; (3) flancos do corpo com barras transversais marrons contínuas com o padrão dorsal e bifurcadas ventralmente; (4) superfícies posteriores das coxas com barras marrons escuras verticais bifurcadas ventralmente; (5) braços hipertrofiados em machos adultos; (6) crista umeral pouco desenvolvida; (7) pré-pólex bem desenvolvido, curvado, pontiagudo, não bífido; e (8) construção ou utilização de sítios especiais (ninhos ou painéis [GOELDI, 1895; B. LUTZ, 1960]) para deposição dos ovos (CARAMASCHI & NAPOLI, 2004).

No entanto, não há estudos filogenéticos com *Hypsiboas* Wagler 1830 que incluam todas as espécies do gênero, assim, não existindo sinapomorfias que sustentem efetivamente o grupo *H. faber*, tratando-se, portanto, de um grupo artificial. Iniciativas realizadas por Faivovich *et al.* (2005) e Wiens *et al.* (2010), que estudaram a evolução da família Hylidae baseando-se em genes mitocondriais e nucleares, apesar de não terem incluído todas as oito espécies do grupo de *H. faber*, sustentou o grupo através de modificações em 28 pares de bases (FAIVOVICH *et al.*, 2005).

A espécie-tipo desse grupo foi originalmente descrita como *Hyla faber* por Wied-Neuwied em 1821, e diagnosticada pela presença de pés grandes e longos, artelhos espessos, discos digitais fortemente arredondados e membranas nos pés; coloração do corpo amarelado, um pouco marrom paleta, com listras escurecidas das narinas até as pernas; coxa e tíbia com barras transversais acinzentadas; uma linha escura no meio do dorso; pele lisa, ventre granular e esbranquiçado. Segundo Frost (2011), *H. faber* apresenta como exemplar-tipo uma figura publicada por Wied-Neuwied (1822-1831), que de acordo com o artigo 73.1 do Código de Nomenclatura Zoológica (ICNZ, 1999) pode ser considerada o holótipo. *Hypsiboas faber* teve sua localidade-tipo mencionada como "Fazenda Santa Inês", próximo ao Rio Jiquiriça, Município de Santa Inês, Estado da Bahia, Brasil (BOKERMANN, 1966). Entretanto, Cochran (1955) citou os rios Itapemirim e Iiritiba e B. Lutz (1973) citou o Rio de Contas como pontos de referência à localidade-tipo, todo dentro do Estado da Bahia.

A vocalização de anúncio de *H. faber* foi descrita por Martins & Haddad (1988), que caracterizou o canto de anúncio como pulsionado, tendo apenas uma nota e frequência dominante baixa. Este canto foi descrito a partir de espécimes oriundos do Estado de São Paulo (Município de Campinas), bem como uma descrição posterior, com espécimes do Município de Salesópolis (HEYER *et al.*, 1990). Entretanto, para um estudo de variação populacional torna-se essencial analisar vocalizações de machos

oriundos de outras localidades e dos topótipos. Tais estudos apresentam extrema relevância, pois a vocalização é um caráter espécie-específico considerado um mecanismo de isolamento pré-zigótico (DUELLMAN & TRUEB, 2004) e as características acústicas entre populações de uma mesma espécie podem diferir significativamente variando entre e dentro de populações (RYAN, 1988; RYAN & WILCZNSKI, 1991; COCROFT & RYAN, 1995; CASTELLANO *et al.*, 1999).

Ao longo da distribuição geográfica de *H. faber*, algumas populações do sul e sudeste do Brasil demonstraram maior tamanho e com coloração de tonalidades mais escura. Nota-se também que há variação no formato das margens do ângulo da boca entre as populações, sendo que nas do Sudeste, eles são fortemente expandidos lateralmente quando comparado aos observados nas populações do Estado da Bahia (observação pessoal). Entretanto, B. Lutz (1973) afirmou que e o comprimento do corpo em *H. faber* não depende da geografia ou sexo, apesar de grande parte da população analisada por ela pertencer à região sul e sudeste do Brasil. Essa ausência de diferença significativa entre machos e fêmeas foi corroborada por Martins & Haddad (1988), ao observar o comportamento reprodutivo desta espécie em poças de três regiões do estado de São Paulo. Assim, os estudos morfológicos, até então realizados, se restringem a uma pequena porção de todo o gradiente geográfico ao qual a espécie se distribui.

Um estudo recente (CARNAVAL *et al.*, 2009), baseado em dados moleculares (gene mitocondrial ND2), concluiu que populações de *H. faber* de possíveis áreas de refúgio da Mata Atlântica do sul da Bahia, São Paulo e Pernambuco apresentam alta diversidade genética (Anexo I). Outros estudos com espécies de ampla distribuição e baseados em dados morfológicos e acústicos, a exemplo de populações de *Leptodactylus labyrinthicus* do Nordeste brasileiro e do Estado de São Paulo (HEYER & MAXSON, 1982), inferiram a diferenciação por distância para explicar a diferenciação de populações destas regiões.

Desta maneira, a ampla distribuição geográfica da *H. faber*, aliada às diferenças de forma e tamanho, e a diversidade genética podem sugerir a existência de um complexo de espécies. Além disso, o nome *Hypsiboas faber* compreende morfótipos distintos ao longo de sua distribuição geográfica, e estudos que associam evidências morfológicas e bioacústicas a informações genéticas entre populações poderão fornecer novas perspectivas sobre os padrões de distribuição dos anfíbios ao longo da Mata Atlântica.

HISTÓRICO TAXONÔMICO

Wied-Neuwied (1820-1821) descreveu brevemente *Hyla faber* (tradução da fig. 1): pés grandes e longos, artelhos espessos, discos digitais fortemente arredondados e membranas nos pés; corpo inteiro amarelado, um pouco marrom paleta, com listras escurecidas das narinas e até as pernas; coxa e tibia com barras transversais acinzentadas; uma linha escura no meio do dorso; pele lisa, ventre granular e esbranquiçado; alguns indivíduos possuem coloração marrom-oliváceo, que pode ter modificado com o caminho (referiu-se à viagem). Determinou como localidade-tipo “S. Agnés”, Bahia, que atualmente é o município Santa Inês, neste Estado.

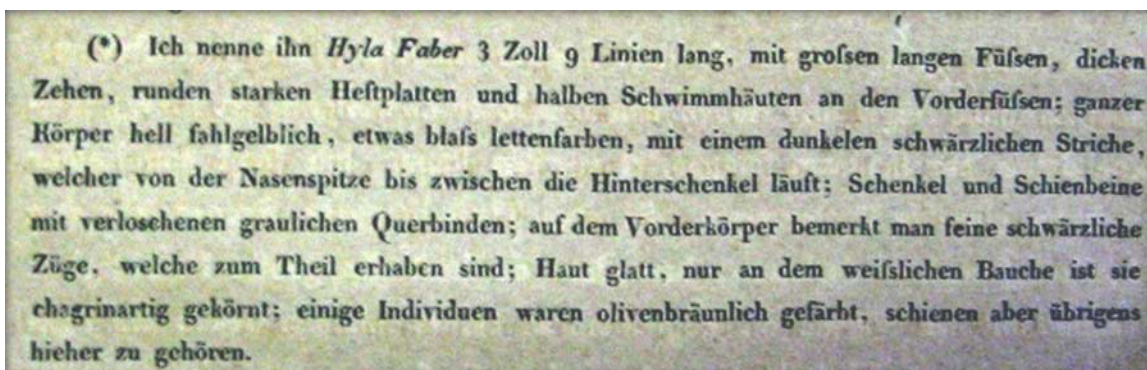


Figura 1: descrição original de *Hypsiboas faber*, retirada da obra *Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817*, publicada em 1820-21 por Wied-Neuwied.

Wied-Neuwied (1824) incluiu duas figuras (fig. 2) na prancha 42, as quais presumivelmente podem representar o holótipo utilizado na descrição da espécie em 1821.

O autor também apresentou uma pequena diagnose sobre a espécie que ele denominou de “o ferreiro” e a caracterizou por apresentar pernas fortes e longas, discos digitais grandes e largos, ventre granular, branco e amarelado, dorso amarelado com uma linha longitudinal e traços finos pretos, escurecidos e irregulares; outros indivíduos, talvez devido ao sexo, variavam a cor do dorso a marrom-oliváceo.



Figura 2: Prancha que representa o holótipo de *Hysiboas faber*, à esquerda em vista dorsolateral e à direita em vista ventral.

Spix (1824) descreveu exemplares do Estado do Rio de Janeiro como *Hyla geographica semilineata*, que foi posteriormente considerada sinônimo de *Hyla faber* (BERG, 1896; COCHRAN, 1955).

Wied-Neuwied (1825) descreveu um espécime do “Rio de Janeiro” como *Hyla fulva*, considerada como sinônimo de *H. faber* segundo Frost (2011). O exemplar tipo de *H. fulva* provavelmente está depositado no AMNH (Museu Americano de História Natural). Depois da publicação sobre sua expedição ao Brasil (1820-1821), na qual ele descreveu várias espécies da fauna e flora brasileira, Wied-Neuwied continuou publicando trabalhos sobre espécimes coletados no Brasil. Contudo, Vanzolini (1996) citou que pode ter ocorrido combinação entre Wied-Neuwied e outros autores da época, pois eles publicaram descrições de diversas espécies já descritas como novas.

Nieden (1911) descreveu *Hyla wachei*, provavelmente coletada no sul do Brasil (BOKERMANN, 1966) e, segundo Frost (2011), seu holótipo está alocado no Museum für Naturkunde, em Berlin (ZMB 21901) (fig. 3). Nobel (1926) comparou esse holótipo com a série-tipo de *H. faber* e determinou *Hyla wachei* como sinônimo júnior de *H. faber*.



Figura 3: Foto do holótipo de *Hyla wachei*.

Miranda-Ribeiro (1926) redescobriu a morfologia externa de um espécime adulto de *H. faber* (CRC: 110 mm) e também representou uma figura do aparelho esternal de um espécime oriundo da parte oeste da região sul do Brasil.

B. Lutz (1954) ilustrou e caracterizou alguns exemplares de *H. faber* da cidade do Rio de Janeiro que possuíam barras transversais largas nas pernas e estrias duplas granitosas nos flancos, áreas dos membros ocultos em repouso amarelo cromo e habitavam água parada com margens lodosas.

Cochran (1955) redescobriu *Hyla faber* com base em fêmea adulta (Comprimento rostro-cloacal: 87 mm) oriunda da cidade do Rio de Janeiro, estado do Rio de Janeiro (USMN 97451), observando seus aspectos morfológicos (dimensão, coloração e estruturas externas), além do padrão de forma e coloração em vida e em álcool, e analisou variações entre outras populações dos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio grande do Sul e Santa Catarina. Além disso, propôs o grupo de *H. faber* para espécies que possuem grande porte e pré-pólex bem desenvolvido nos machos, o que incluía *H. faber*, *H. crepitans*, *H. pardalis* e *H. langsdorffi*.

Bokermann (1966), após revisão sobre as localidades-tipo dos anfíbios brasileiros, relatou que o holótipo de *Hyla faber* foi coletado próximo ao rio Jiquiriçá, no Município de Santa Inês, Estado da Bahia, Brasil.

Cochran & Goin (1970) incluíram *Hyla faber*, *H. pardalis*, *H. rosenbergi* e *H. maxima* no grupo de *Hyla maxima*, excluindo *H. crepitans*.

Duellman (1970) apresentou definição formal do grupo de *Hyla boans* e incluiu *H. faber*, *H. circumdata*, *H. crepitans*, *H. pardalis*, *H. pugnax*, *H. boans*, *H. langsdorffi* e *H. rosenbergi*.

B. Lutz (1973) apresentou uma ampla redescobrição de *Hyla faber* caracterizando a morfologia externa e coloração de adultos e larvas, comportamento reprodutivo e característica da construção de ninho em ‘panela’, descrito primeiramente por Goeldi (1895). A autora também descreve sobre a sistemática, distribuição geográfica e características secundárias de *H. faber*. Discutiu a variação do tamanho (comprimento rostro-cloacal de 90 – 96 mm podendo chegar a 100mm) entre populações dos Estados do Rio Grande do Sul, Paraná, Minas Gerais e Província de Misiones – Argentina.

Sazima (1975) descreveu o canto de estresse de um jovem de *Hyla faber* como modulado (frequências oscilam de 100 a 8000 Hz), apresentando ao menos 21 harmônicos e frequência dominante acima de 1000Hz.

Kluge (1979) denominou os hilídeos do grupo de *Hyla boans* como “rãs gladiadoras” devido ao comportamento de combate e ao desenvolvimento do pré-pólex apresentado nos espécimes que compõem o grupo.

Cei (1980) utilizando populações da Província de Misiones, nordeste da Argentina, realizou uma ampla redescrição de *Hyla faber* (fig. 4), abordando caracteres morfológicos, osteológicos e de história natural, além de descrever o girino. Neste trabalho, o autor também caracterizou o grupo de *H. faber* e apresentou *H. pardalis* como mais um representante do grupo.



Figura 4: Exemplar da Argentina de *Hyla faber* representada por Cei (1980).

Martins & Haddad (1988) descreveram quatro tipos de vocalizações de *H. faber* do Município de Campinas, Estado de São Paulo, Brasil: cantos de anúncio, estresse e dois tipos de canto territorial. O canto de estresse e um dos cantos territoriais variaram quanto à taxa de repetição, frequência e duração dos pulsos. Eles não encontraram diferença significativa entre o comprimento rostro-cloacal de machos e fêmeas e observaram que os girinos mostram comportamento agregado do estágio 22 a 24 (estágios de desenvolvimento segundo a classificação de Gosner [1960]) e saem do ninho aproximadamente no estágio 25 de desenvolvimento.

Heyer et al. (1990) redescreveram canto de anúncio e adultos de *Hyla faber* através de exemplares coletados na Estação Biológica de Boracéia, região localizada na Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil. A espécie foi diagnosticada como a maior espécie entre todas que possuem espinhos desenvolvido no pré-pólex, pois o comprimento rostro-cloacal mínimo registrado foi 95 mm.

Izecksohn & Carvalho-e-Silva (2001) apresentaram a figura de um espécime de *H. faber* (comprimento rostro-cloacal: 100 mm) de São Conrado, Município do Rio de Janeiro, estado do Rio de Janeiro, Braisl, e caracterizam brevemente aspectos da coloração dorsal e caracteres reprodutivos, tais como: construção do ninho em panela

pelos machos, vocalização para atrair as fêmeas, local da desova e girinos (coloração em tonalidades escuras e grandes em estádios mais desenvolvidos).

Faivovich et al. (2004) referiram-se a todas as espécies que possuem pré-pólex na América do Sul como “rãs gladiadoras”, não se restringindo apenas ao grupo de *Hyla boans*. Assim, passaram a fazer parte das “rãs gladiadoras” as espécies dos grupos de *H. albomarginata*, *H. albopunctata*, *H. boans*, *H. circumdata*, *H. claresignata*, *H. geographica*, *H. granosa*, *H. martinsi*, *H. pseudopseudis*, *H. pulchella* e *H. punctata*.

Caramaschi & Napoli (2004) apresentaram definição formal do grupo de *Hyla boans*, sendo constituído pelas espécies *H. faber*, *H. boans*, *H. crepitans*, *H. exastis*, *H. lundii*, *H. pardalis*, *H. pugnax*, *H. rosenbergi* e *H. wavrini*.

Faivovich et al. (2005), após revisão sistemática e filogenética da família Hylidae com base em caracteres moleculares, relocaram as espécies do grupo de *Hyla boas* para o gênero *Hypsiboas* e discutiram o parafiletismo do grupo, pois muitas espécies não pertencentes ao grupo compartilhavam a presença de pré-pólex e comportamento de embates territoriais. Desta maneira, eles consideraram o grupo de *H. boans* entre as “rãs gladiadoras”, junto com os grupos de espécies de *H. albomarginata*, *H. albopunctata*, *H. circumdata*, *H. claresignata*, *H. geographica*, *H. granosa*, *H. martinsi*, *H. pseudopseudis*, *H. pulchella* e *H. punctata*.

As análises do grupo *Hypsiboas boans* indicaram polifiletismo do mesmo e a formação de um grupo monofilético composto pelas espécies: *H. faber*, *H. crepitans*, *H. lundii*, *H. pardalis* e *H. albomarginatus*. Assim, eles designaram o clado de *Hypsiboas faber* sustentado por 28 transformações em genes de proteínas ribossomais, mitocondriais e nucleares, não havendo sinapomorfias morfológicas e sendo composto por oito espécies: *H. faber*, *H. crepitans*, *H. lundii*, *H. pardalis*, *H. albomarginatus*, *H. exastis*, *H. pugnax* e *H. rosenbergi*.

Kolenc et al. (2008) revisaram alguns girinos do gênero *Hypsiboas* (*H. faber*, *H. andinus*, *H. caingua*, *H. cordobae*, *H. pulchellus*, *H. punctatus rubrolineatus*, *H. raniceps* e *H. riojanus*) e descreveram a morfologia externa, cavidade oral, coloração e variação intraespecífica de girinos de *H. faber* no estágio larval 27 ao 37, da Província de Misiones, Argentina.

Caramaschi & Niemeyer (2010) removeram *Rana gaimardii* Bory de Saint-Vincent, 1828, sinônimo júnior de *Hypsiboas boans* e incluíram como sinônimo de *Hypsiboas faber*, baseando na distribuição, semelhanças morfológicas com *Rana*

maxima (sinônimos de *H. faber*), características morfológicas e pela ilustração (fig. 5) representada na prancha dos trabalhos originais de Bory de Saint-Vincent (1828-1831).



Figura 5: *Rana gaimardii* Bory de Saint-Vincent, 1828 (CARAMASCHI & NIEMEYER 2010).

1 MANUSCRITO PARA APRECIACÃO

2 Este capítulo apresenta o manuscrito intitulado — **Estudo taxonômico de *Hypsiboas***
3 ***faber* (Wied-Neuwied, 1821) (Amphibia, Anura, Hylidae): integrando evidências,**
4 que se destina à submissão para publicação no periódico científico ZOOTAXA. Os
5 resultados aqui discutidos, assim como a discussão e conclusões derivadas, decorrem
6 do desenvolvimento da presente dissertação. Os critérios de redação e formatação
7 seguem as normas deste periódico, as quais se encontram disponíveis na íntegra no
8 ANEXO II desta dissertação.

9

10

11

12

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

27

28

29

30 **Estudo taxonômico de *Hypsiboas faber* (Wied-Neuwied, 1821) (Amphibia,**
31 **Anura, Hylidae): integrando evidências**

32
33 DEISE CRUZ ^{1,4} & MARCELO F. NAPOLI ^{2,3}

34
35 ¹*Programa de Pós-Graduação em Diversidade Animal, Instituto de Biologia,*
36 *Universidade Federal da Bahia, Campus Universitário de Ondina, Av. Barão de*
37 *Jeremoabo, 40170-115 Salvador, Bahia, Brazil. E-mail: deisecruz_bio@yahoo.com.br*

38
39 ²*Museu de Zoologia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade*
40 *Federal da Bahia, Campus Universitário de Ondina, Av. Barão de Jeremoabo, 40170-*
41 *115 Salvador, Bahia, Brazil. E-mail: napoli@ufba.br*

42
43 ³*Corresponding author:*
44 *deisecruz_bio@yahoo.com.br*

45
46 ³*Associate Researcher, Departamento de Vertebrados, Museu Nacional/UFRJ, Quinta*
47 *da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040 Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil.*

48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62

63 **Abstract**

64 Wide-ranging amphibians generally have taxonomic problems that cast doubt on their
65 specific limits. Thus, approaches such as morphology, acoustics, molecular and
66 geographical distribution can be used in an integrated way to resolve the taxonomic
67 status of species as *Hypsiboas faber*. Populations of *H. faber* show extensive genotypic
68 and phenotypic variation which suggests the possibility of cryptic species. To test *H.*
69 *faber* as a hypothesis, we sought to characterize and analyze patterns of morphological
70 variation, color and acoustics; to identify congruence between different lines of
71 evidence regarding the existence of population groups; to establish the specific limit
72 inherent in *Hypsiboas faber*, determining whether it belongs to a single lineage; and to
73 provide a new characterization of adults of this species, considering topotypical
74 specimens. Morphometric characters, color and acoustic parameters were then analyzed
75 along the latitudinal gradient of *H. faber*. Six population groups were established from
76 the analysis of these lines of evidence integrated with molecular data (mtDNA), and
77 significant differences were indicated among them. The patterns found may be related
78 to the Pleistocene Refuge Forest theory and consequently the allo-parapatric
79 differentiation. The north of the Atlantic Forest proved to be the most divergent region
80 among all population groups of *H. faber*. However, the approaches analyzed showed no
81 gaps that could indicate discrete boundaries of cryptic lineages.

82

83

84 **Keywords:** *geographic variation, morphology, acoustics, Atlantic Forest, taxonomy,*
85 *traditional morphometrics.*

86

87

88

89

90

91

92

93

94

95

96

97 **Introdução**

98

99 Táxons distribuídos em grandes amplitudes geográficas muitas vezes possuem
100 problemas taxonômicos decorrentes da ampla gama de variações morfológicas
101 encontradas em populações ao longo de sua distribuição (Heyer & Maxson 1983;
102 Gomes & Peixoto 1991). Desta maneira, é necessário estudar estes táxons para
103 esclarecer estes problemas, descrevendo os padrões de variação populacionais
104 encontrados, delimitando a espécie-alvo, além de revelar espécies novas (p. ex., Raposo
105 *et al.* 1998; Napoli & Caramaschi 1999; Heyer & Reid 2003; Baldissera-Jr. *et al.* 2004).

106 Dentro dessa perspectiva, trabalhos recentes têm utilizado conceitos de
107 taxonomia integrativa, abordando linhas de evidência diversas (p. ex., genética,
108 morfologia, bioacústica), com intuito de desvendar espécies crípticas e os processos
109 evolutivos que ocorrem em anuros (Padial *et al.* 2008; Padial & La Riva 2009). Nesta
110 abordagem, o reconhecimento e diagnóstico de uma espécie passa a considerar a
111 variação dos caracteres de diferentes abordagens metodológicas de forma combinada
112 (Glaw *et al.* 2010), tornando a variação intra e interespecífica núcleo de todas as
113 disciplinas envolvidas na taxonomia integrativa (Dayrat 2005).

114 Especialmente em biomas que sofrem constantemente com ações antrópicas, a
115 exemplo da Mata Atlântica, estudos integrativos com espécies de ampla distribuição,
116 como o hilídeo *Hypsiboas faber* (Wied-Neuwied, 1821), podem ajudar a elucidar os
117 processos que criam e mantêm a biodiversidade (Steppan *et al.* 2003; Loughheed *et al.*
118 2006). A Mata Atlântica é um bioma complexo, com elevada riqueza de espécies e alto
119 grau de endemismo (Morellato & Haddad 2000) e, ante a atual crise da biodiversidade,
120 a identificação correta das espécies e o conhecimento concreto de sua distribuição
121 geográfica são fundamentais na definição de áreas prioritárias para a sua conservação
122 (Wheeler 2008).

123 O anuro *Hypsiboas faber* é uma espécie arborícola da Mata Atlântica, ocorrendo
124 do Estado da Paraíba ao Estado do Rio Grande do Sul, penetrando os estados de Minas
125 Gerais e São Paulo, e estendendo-se até o nordeste da Argentina. Estudos de morfologia
126 externa (forma e tamanho corpóreo) e padrões de colorido com *H. faber* demonstraram
127 que algumas populações do sul e sudeste do Brasil possuem porte corpóreo mais
128 robusto e coloração mais escurecida nas superfícies dorsais. Contudo, estes estudos se
129 restringiram a uma pequena porção do gradiente geográfico ao qual a espécie se
130 distribui (Miranda-Ribeiro 1926; Cochran 1955; B. Lutz 1973; Cei 1980; Heyer *et al.*

131 1990). Até o presente momento, o estudo de maior abrangência geográfica enfatizando
132 o táxon *H. faber* abordou a diversidade genética apresentada pela espécie ao longo da
133 sua distribuição (Carnaval *et al.* 2009). Neste estudo, os autores concluíram que as
134 populações de *H. faber* descendem de linhagens oriundas de três áreas de refúgio
135 datadas do Pleistoceno.

136 A vocalização é outra abordagem muito relevante para investigar a taxonomia de
137 anuros, pois é um caráter espécie-específico e, portanto, considerada um mecanismo de
138 isolamento pré-zigótico (Duellman & Trueb 2004). Por este motivo, é frequentemente
139 utilizada para diferenciar espécies crípticas (Heyer *et al.* 1996; Angulo & Icochea 2010)
140 e verificar variações intra-específicas, já que as características acústicas entre
141 populações de uma mesma espécie podem diferir significativamente (Ryan 1988; Ryan
142 & Wilczynski 1991; Castellano *et al.* 1999), assim como dentro destas mesmas
143 populações co-específicas (Cocroft & Ryan 1995). O canto de anúncio de *Hypsiboas*
144 *faber* foi descrito por Martins & Haddad (1988), Heyer *et al.* (1990) e Lavilla e Cei
145 (2001) a partir de espécimes oriundos do Município de Campinas, Município de
146 Salesópolis (ambos do Estado de São Paulo) e da Província de Misiones (Argentina),
147 respectivamente. Sendo assim, não existem estudos de variação acústica ao longo de
148 toda sua distribuição geográfica, bem como a descrição do canto de anúncio de amostras
149 populacionais da localidade-tipo da espécie, ou ao menos próximas a esta.

150 Trabalhos acústicos e moleculares, no entanto, geralmente apresentam tamanho
151 amostral pequeno e/ou restrito a apenas um sexo, o que impede uma avaliação completa
152 da variabilidade de uma espécie (Glaw *et al.* 2010). Estudos que associem dados
153 morfológicos e bioacústicos a informações moleculares entre populações podem
154 contribuir mais efetivamente para o entendimento sobre padrões de distribuição espacial
155 das mesmas. No presente caso, a ampla distribuição geográfica de *H. faber*, aliada a
156 diferenças de forma, tamanho, colorido e diversidade genética sugerem a possibilidade
157 da existência de linhagens crípticas. Neste contexto, estudo envolvendo evidências
158 múltiplas seria apropriado para testar a hipótese de presença de mais de uma linhagem
159 sob o nome *Hypsiboas faber*.

160 Para responder a essa questão, buscamos: (1) analisar, identificar e caracterizar
161 padrões de variação morfológica (tamanho e forma corpórea), de colorido e do canto de
162 anúncio em amostras de *Hypsiboas faber* ao longo de toda sua distribuição geográfica
163 correntemente conhecida; (2) identificar se diferentes linhas de evidência (morfológica,
164 acústica e molecular) são congruentes quanto à existência de grupos populacionais ao

165 longo da distribuição geográfica da espécie; (3) estabelecer o limite específico inerente
166 a *Hypsiboas faber*, determinando se a mesma compreende uma única linhagem; (4)
167 fornecer diagnose robusta para a espécie e nova caracterização do adulto de *H. faber*
168 considerando amostras topotípicas.

169

170 **Material e Métodos**

171

172 **Espécimes examinados.** Foram analisados espécimes adultos de *Hypsiboas faber*
173 depositados nas seguintes coleções zoológicas brasileiras (Apêndice 1): AL–MN
174 (Coleção Adolpho Lutz, Museu Nacional, Rio de Janeiro), CFBH (Coleção Célio F. B.
175 Haddad, Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São
176 Paulo), MCNAM (Museu de Ciências Naturais, PUC–Minas, Belo Horizonte, Minas
177 Gerais), MCT-PUCRS (Museu de Ciência e Tecnologia, Pontifícia Universidade
178 Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre), MNRJ (Museu Nacional, Rio de
179 Janeiro), MZUSP (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo),
180 MZUFV (Museu de Zoologia João Moojen de Oliveira, Universidade Federal de
181 Viçosa, Viçosa, Minas Gerais), MZUEFS (Museu de Zoologia, Universidade Estadual
182 de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia), UFBA (Museu de Zoologia,
183 Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia), ZUEC (Museu de Zoologia Prof. Dr.
184 Adão José Cardoso, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo) e
185 ZUFRJ (Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de
186 Janeiro).

187 Topótipos de *Hypsiboas faber* foram obtidos em dezembro de 2010 no
188 Município de Santa Inês (13°15'S, 39°46'W, 398 m acima do nível do mar), Estado da
189 Bahia, Brasil. Em campo, foram registradas vocalizações de quatro machos, que
190 correspondiam a dois cantos de anúncio, um canto agonístico e um canto inicial
191 (emitido antes do canto de anúncio, quando o macho chega ao sítio de vocalização). As
192 gravações foram realizadas com gravador digital portátil Marantz Professional PMD660
193 acoplado a microfone direcional Sennheiser ME66. Espécimes testemunho foram
194 depositados no Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia,
195 Brasil.

196 Coordenadas geográficas de latitude e longitude foram obtidos junto às coleções
197 herpetológicas de origem, a partir do Global Gazetteer
198 (<http://www.fallingrain.com/world/>, último acesso em Dezembro de 2010) e no

199 Cadastro de Cidades e Vilas do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (CidVil
200 1998).

201 **Caracteres analisados.** Dezesesseis distâncias morfométricas foram aferidas com
202 paquímetro digital (precisão 0,1 mm). Quatorze mensurações seguem Napoli e
203 Caramaschi (1999): CRC (comprimento rostro-cloacal), CC (comprimento da cabeça),
204 LC (largura da cabeça), DO (diâmetro do olho), DON (distância olho-narina), DIN
205 (distância internasal), DNF (distância narina-ponta do focinho), DT (diâmetro do
206 tímpano), Mão (distância do pulso à extremidade do terceiro dedo), DD3 (diâmetro do
207 disco do terceiro dedo), CCX (comprimento da coxa), CTB (comprimento da tíbia), CP
208 (comprimento do pé) e DD4 (diâmetro do disco do quarto artelho). Duas variáveis
209 adicionais são: DTO (distância olho-tímpano) e DTM (distância da margem inferior do
210 tímpano à margem mais externa da mandíbula), esta última com objetivo de mensurar a
211 projeção do ângulo da boca (Fig.1).

212

213

[Figura 1]

214

215 Padrões de colorido foram observados em espécimes preservados em álcool
216 etílico (70%), seguindo nomenclatura utilizada por Duellman (1970), Cei (1980), Heyer
217 (1984; 1997) e Heyer *et al.* (1990). Nos espécimes que se encontravam parcialmente
218 descolorados ou danificados foram considerados somente os padrões que se
219 apresentavam bem nítidos. Foram analisados quatro caracteres (Fig. 2): barra transversal
220 da tíbia (TB), barras da superfície anterior da coxa (CA), barras da superfície posterior
221 da coxa (CP) e linha mediana dorsal (LM).

222

223

[Figura 2]

224

225 Foram analisadas vocalizações digitalizadas com frequência de entrada de 44
226 kHz e resolução de 16 bits, no padrão mono. Foram aferidos seis parâmetros acústicos:
227 duração da nota(s), número de pulsos, número de picos de maior energia (contados no
228 espectro de potência), taxa de repetição de notas (notas/min), taxa de repetição de
229 pulsos (pulsos/s) e frequência dominante (kHz). Os cálculos das taxas de repetição de
230 notas e pulsos seguiram as seguintes equações: taxa de repetição de notas (notas/min) =
231 60s/duração da nota(s); taxa de repetição de pulsos (pulsos/s) = número de
232 pulsos/duração da nota. As análises temporais foram realizadas no *software* Avisoft

233 SAS Lab Pro para Windows (versão 4.38) e as análises espectrais foram realizadas no
 234 *software* Sound Ruler Acoustic Analysis (versão 0.9.6.0). Audioespectrogramas foram
 235 digitalizados em 8 kHz, com FFT (Fast Fourier Transform Length) com 256 pontos,
 236 sobreposição 87,5%, *frame* 100%, função Flat Top. A terminologia utilizada na
 237 descrição dos cantos segue Duellman e Trueb (2004). Considerando que a vocalização
 238 de anúncio de *Hypsiboas faber* consiste em apenas uma nota (Martins & Haddad 1988),
 239 os parâmetros atribuídos ao canto e a nota são os mesmos.

240 Foram analisadas vocalizações de *Hypsiboas faber* de 22 localidades: Estado de
 241 Alagoas – Município de Quebrangulo (1 espécime e 38 cantos), Igor Juventino. Estado
 242 da Bahia – Município de Amargosa (1 espécime e 37 cantos), Marcelo Napoli;
 243 Município de Canavieiras (1 espécime, 42 cantos), Bruno Pimenta; Município de Catú
 244 (1 espécime, 40 cantos), Deise Cruz; Município de Ilhéus (1 espécime, 23 cantos),
 245 Mirco Solé; Município de Maracás (1 espécime, 23 cantos), Marcelo Napoli; Município
 246 de Santa Inês (4 espécimes, 118 cantos), Deise Cruz. Estado de Minas Gerais –
 247 Município de Catas Altas (1 espécime, 48 cantos), J.P. Pombal Jr.; Município de
 248 Cristina (1 espécime, 42 cantos), Itamar Martins. Estado do Paraná – Município de
 249 Morretes (1 espécime, 24 cantos), Rodrigo Lingnau. Estado do Rio Grande do Sul –
 250 Município de Derrubadas (3 espécimes, 24 cantos), Axel Kwet; Município de São
 251 Francisco de Paula (1 espécime, 24 cantos), Axel Kwet; Município de Santa Cruz do
 252 Sul (1 espécime, 51 cantos), Axel Kwet. Estado de Santa Catarina – Município de
 253 Florianópolis (2 espécimes, 51 cantos), Axel Kwet; Município de Jaraguá do Sul (1
 254 espécime, 40 cantos), Axel Kwet. Estado de São Paulo – Município de Atibaia (1
 255 espécime, 40 cantos), Ariovaldo Giaretta; Município de Campinas (1 espécime, 29
 256 cantos), Coleção Sonora da UNICAMP; Município de Miracatu (1 espécime, 60
 257 cantos), Coleção Sonora da UNICAMP; Município de Ribeirão Branco (2 espécimes,
 258 62 cantos), Coleção Sonora Célio F.B. Haddad; Município de São José do Barreiro,
 259 Parque Nacional da Serra da Bocaina (1 espécime, 31 cantos), Itamar Martins;
 260 Município de Santo Antônio do Pinhal (2 espécimes, 42 cantos), Itamar Martins;
 261 Município de Ubatuba (1 espécime, 55 cantos), Itamar Martins.

262

263 **Procedimentos de Análises.** Utilizando a abordagem da Taxonomia Integrativa (Dayrat
 264 2005), foram propostos grupos populacionais a partir da congruência de dados
 265 morfológicos, acústicos e moleculares. Estes conjuntos de populações foram
 266 considerados Unidades Taxonômicas Operacionais (UTOs). Para fins de análise, cada

267 UTO representou, *a priori*, linhagem divergente que se evoluiu separadamente (Padial
268 *et al.* 2010). Desta maneira, os procedimentos seguiram as seguintes etapas:

269 [1.] Análise exploratória das populações utilizando dados morfológicos e
270 acústicos. A fim de investigar o grau de variação morfológica e acústica, e obter uma
271 visão do arranjo entre as populações, foi realizada a Análise dos Componentes
272 Principais (PCA). A procura por discriminações das populações foram investigadas em
273 projeções entre os componentes principais mais explicativos e a procura por variações
274 morfométricas ao longo de gradientes geográficos por projeções dos componentes
275 principais (variável dependente) no gradiente latitudinal (variável independente). Assim,
276 os componentes principais de morfologia e acústica foram projetados apenas contra
277 latitude, pois a longitude não mostrou independente em relação à latitude ($r^2 = 0,86$,
278 correção de Spearman).

279 Na análise dos dados morfológicos, foram utilizados 453 machos e 93 fêmeas
280 pertencentes a 151 localidades. Machos e fêmeas foram analisados em conjunto para
281 avaliar se há dimorfismo sexual de forma e tamanho. Os machos foram identificados
282 pela presença de fendas vocais e espinho do pré-pólex desenvolvido, e as fêmeas pelo
283 espinho do pré-pólex pouco desenvolvido e visibilidade dos ovos na parede do ventre.
284 Duas análises de componentes principais foram realizadas: uma para explorar o
285 tamanho do corpo e outra para explorar a forma do corpo. A análise dos componentes
286 principais (PCA) foi utilizada para reduzir as variáveis originais a poucos eixos que
287 sintetizassem a variação original (McCune & Grace 2002). Nesta análise, as variáveis
288 originais são transformadas em seus logaritmos decimais e calculada a matriz de
289 variância e covariância. Autovalores e autovetores combinados às variáveis originais
290 geram os escores que foram projetados dentro dos espaços reduzidos dos componentes
291 principais mais representativos da variação total. Os *loadings* representaram a
292 correlação entre as variáveis originais e os escores e foram usados como indicadores da
293 magnitude de contribuição de cada variável a cada componente principal. O primeiro
294 componente principal (PC1) pode ser considerado representante do ‘tamanho’ por
295 representar a maior porção da variação em uma matriz multivariada e quando é
296 constituído de coeficientes de mesmo sinal e *loadings* de magnitude semelhantes
297 (Humphries *et al.* 1981). Para obter variáveis indicadoras da variação da ‘forma’
298 corpórea sem o efeito do ‘tamanho’, foi realizado um segundo PCA, cujos dados
299 originais foram transformados pelo método de transformação Alométrica de Burnaby,
300 através do software PAST (versão 2.05). Este método remove a variação paralela ao

301 vetor que representa o tamanho (neste caso o PC1) e então reduz a dimensionalidade da
302 variação (Rohlf & Slice 1990).

303 Os dados acústicos foram obtidos de 837 cantos oriundos de 28 espécimes em 22
304 localidades. Cada canto foi considerado como um objeto nas análises estatísticas
305 subsequentes. A matriz de dados foi produzida com 837 linhas (cantos) e seis colunas
306 (parâmetros acústicos). Os parâmetros acústicos foram reduzidos eixos sintéticos
307 através da Análise dos Componentes Principais (PCA), utilizando a Rotação Varimax
308 (MacCune & Grace 2002). Os autovetores e autovalores foram obtidos de uma matriz
309 de correlação, e os *loadings* representaram a correlação entre as variáveis originais e os
310 escores. Os escores foram projetados dentro dos espaços reduzidos dos componentes
311 principais com autovalores ≥ 1 .

312 [2.] Determinação de unidades taxonômicas operacionais (UTOs). O conjunto de
313 evidências apontado pelas análises de morfologia e acústica foi associado a informações
314 da diversidade genética entre populações de *Hypsiboas faber*. Os dados moleculares
315 foram obtidos de Carnaval *et al.* (2009), os quais realizaram análise Bayesiana com
316 seqüência do gene ND2 (mtDNA) de 66 espécimes pertencentes a 26 localidades ao
317 longo da Mata Atlântica. Os agrupamentos obtidos serviram de subsídio para a
318 determinação das unidades taxonômicas operacionais aqui utilizadas.

319 [3.] Testando a hipótese construída. Para testar se as unidades taxonômicas
320 operacionais estabelecidas de *Hypsiboas faber* diferiam significativamente e
321 constituíam diferentes linhagens crípticas (seguindo-se o conceito unificado de espécies,
322 De Queiroz 2007), foram utilizadas três linhas de evidências (critérios operacionais):
323 diferenciação na morfologia externa (tamanho e forma corpórea), diferenciação nos
324 cantos de anúncio (estabelecimento de barreira pré-zigótica) e diferenciação nos padrões
325 de coloração. Para os caracteres de morfologia externa foi realizada a Análise das
326 Variáveis Canônicas ou Análise Discriminante Canônica (AVC). Esta análise verifica as
327 diferenças entre dois ou mais grupos de indivíduos em relação as variáveis
328 simultaneamente, pois maximiza as diferenças entre os grupos (McGarigal *et al.* 2000).
329 Ao contrário da Análise dos Componentes Principais (PCA), a análise discriminante é
330 mais recomendada para estudos de variação geográfica, pois ordena grupos
331 estabelecidos *a priori* (James *et al.* 1990), além de prever a classificação do indivíduo
332 em relação ao seu grupo através de Matriz de Classificação. Esta matriz toma como
333 base a distância de Mahalanobis para decidir qual grupo está mais próximo, informando
334 a classificação correta de cada espécime ou incorreta em porcentagem. A AVC foi

335 gerada no programa Statistica (versão 8.0) utilizando como fonte os componentes
336 principais gerados previamente pelo PCA livre do efeito de tamanho sobre a matriz de
337 variáveis morfométricas (ver acima). Esse procedimento buscou evitar a colinearidade
338 entre variáveis originais, enquanto que os componentes principais são considerados
339 independentes entre si por serem gerados de eixos ortogonais, resultando em níveis de
340 tolerância iguais a 1. Os centróides hipotéticos e elipses de confiança (95%) foram
341 projetados dentro do espaço reduzido dos eixos significativos (critério de Wilk's,
342 seguido de correção de Bonferroni [Bland & Altman 1995]).

343 Na análise da variação do canto de anúncio, a diferença entre unidades
344 taxonômicas operacionais (UTOs) considerando simultaneamente seis parâmetros do
345 canto foi testada através de Análise Multivariada Não-Paramétrica (PERMANOVA ou
346 NPMANOVA; Anderson 2001). A NPMANOVA foi efetuada pelo programa PAST
347 (Paleontological Statistics, versão 2.05) utilizando os eixos sintéticos mais
348 representativos da variação total obtidos pela análise dos componentes principais (PCA)
349 para os parâmetros acústicos como variáveis dependentes, UTOs como variável
350 categórica e como medida de distância a Distância Euclidiana. A significância foi
351 computada por permutação dos membros dos grupos por meio de 10.000 replicações.
352 Comparações posteriores foram realizadas como NPMANOVAs para todos os pares de
353 UTO e o valor de significância ($P < 0,05$) corrigido pelo método de Bonferroni. Optou-
354 se por teste não paramétrico porque os componentes principais violaram as premissas de
355 distribuição normal.

356 Comparações entre as unidades taxonômicas operacionais para os caracteres de
357 coloração foram desenvolvidos através da análise de associação Teste-G (Sokal & Rohlf
358 1981) para cada caráter em separado. O teste G foi realizado através do programa
359 BioStat (versão 5.0) através de comparações 2 x 2 para amostras independentes (UTOs)
360 e distribuições bicaudais. O valor de significância ($P < 0,05$) foi corrigido pelo método
361 de Bonferroni.

362

363 **Resultados**

364

365 **Análise exploratória dos dados: definindo UTOs**

366 [1.] Morfologia externa (tamanho e forma). A projeção dos escores individuais
367 resultantes da análise dos componentes principais independente do tamanho para
368 machos e fêmeas combinados nos espaços reduzidos dos componentes principais de

369 maior explicação resultou em forte sobreposição, não evidenciando dimorfismo sexual
370 para forma. O primeiro componente principal sem correção para efeitos do tamanho
371 explicou mais de 90% da ordenação e foi considerado como vetor associado ao tamanho
372 corpóreo por ter apresentado coeficientes de mesmo sinal e *loadings* de magnitudes
373 similares (Tabela 1). A projeção dos escores individuais no espaço reduzido do PC1
374 (forma, com correção para efeitos do tamanho) vs. PC1 (tamanho) resultou em forte
375 sobreposição, não evidenciando dimorfismo sexual para tamanho. Embora não tenha
376 sido evidenciado dimorfismo sexual morfométrico, decidimos utilizar somente machos
377 adultos nas análises estatísticas subseqüentes para evitar vieses decorrentes de variações
378 não detectadas no PCA e pelas fêmeas adultas ocorrerem em quantidade reduzida nas
379 coleções herpetológicas quando comparada aos machos.

380

381

[Tabela 1]

382

383 A análise dos componentes principais independente do tamanho para as
384 amostras combinadas de machos adultos de 117 localidades não resultou em amostras
385 populacionais inteiramente discriminadas nas projeções dos escores individuais nos
386 espaços reduzidos dos eixos de maior variação. O primeiro componente principal
387 representou 23,4% da variação total e teve entre as variáveis de maior contribuição, em
388 ordem decrescente, DTM, DD4 e DD3 (Tabela 1). A projeção dos escores individuais
389 do PC1 contra o gradiente latitudinal (Fig. 3) evidenciou padrão espacial de distribuição
390 das amostras populacionais em grupos geográficos, definidos pelas magnitudes mínima
391 ou máxima dos valores do PC1. Estes grupos foram identificados como PEPB
392 (Pernambuco-Paraíba), BaLN (Bahia Litoral Norte), BaLS (Bahia Litoral Sul), ESMG
393 (Espírito Santo-Minas Gerais), RJSP (Rio de Janeiro-São Paulo) e BrSul (Sul do
394 Brasil). Os grupos BrSul, ESMG e BaLS, juntos e em seqüências, sugerem um cline
395 direcional ao longo do primeiro eixo, onde a projeção do ângulo da boca (DTM)
396 decresce latitudinalmente de sul para norte, enquanto os diâmetros dos discos do
397 terceiro dedo (DD3) e quarto artelho (DD4) aumentam. Contudo, o grupo BaLN não
398 seguiu este padrão latitudinal de variação, mostrando-se morfologicamente mais
399 semelhante às amostras populacionais mais meridionais e marcando quebra no padrão
400 clinal evidenciado.

401 A projeção dos escores individuais oriundos do primeiro componente principal
402 sem correção para efeito do tamanho (PC1) evidenciou aumento do tamanho corpóreo

403 de *Hypsiboas faber* na direção e sentido norte-sul (Fig.3), mas com interrupção deste
404 cline direcional a partir de 27° de latitude, onde se nota leve redução do tamanho
405 corpóreo.

406 **[Figura 3]**
407

408 [2.] Canto de anúncio. Os parâmetros do canto de anúncio de 22 amostras
409 populacionais de *Hypsiboas faber* foram sintetizados pela análise dos componentes
410 principais a eixos sintéticos de variação para expor os padrões mais fortes de ordenação.
411 O primeiro componente principal (PC1) explicou 44,6% da variação total e teve maior
412 contribuição (*loadings*) da duração do canto (0,99) e da taxa de repetição do canto (-
413 0,98). O PC2 explicou 30,3% da variação total e teve como parâmetros de maior
414 contribuição a taxa de repetição de pulsos (0,87), frequência dominante (0,78) e número
415 de pulsos (0,71). A projeção dos escores individuais de PC2 vs. PC1 resultou em
416 diferentes graus de discriminação dentro e entre as amostras geográficas (Fig. 4). A
417 projeção dos escores individuais do PC1 contra o gradiente latitudinal revelou a
418 existência de três grupos geográficos principais (Fig. 4). As amostras populacionais
419 incluídas dentre aquelas identificadas como BaLN (Bahia Litoral Norte) nas análises
420 morfométricas (ver acima) apresentaram cantos de anúncio mais longos e com taxa de
421 repetição de cantos menores em relação a amostras populacionais do grupo
422 morfométrico BaLS (Bahia Litoral Sul). Estes dois grupos tiveram discriminação
423 parcial na projeção de PC2 em PC1 (Fig.4). Amostras populacionais inseridas dentro
424 dos limites dos grupos morfométricos ESMG, RJSP e BrSul denotaram variação
425 latitudinal ao longo do PC1, diminuindo o tempo de duração do canto e aumentando a
426 taxa de repetição do canto no sentido norte-sul, embora as populações mais meridionais
427 não tenham seguido esta tendência.

428 **[Figura 4]**
429

430
431 [3.] Formação das unidades taxonômicas operacionais. Procuramos por
432 congruências entre os resultados obtidos nas análises morfométricas e acústicas (ver
433 acima) e aqueles apresentados em Carnaval *et al.* (2009) para *Hypsiboas faber* usando
434 caracteres moleculares. Os cinco agrupamentos observados em Carnaval *et al.* (*op.cit*)
435 com valores de suporte superior a 90% coincidiram com cinco dos seis agrupamentos
436 por nós obtidos (Fig. 5): PEPB, BaLS, ESMG, RJSP e BrSul. Amostras do grupo

437 morfométrico e acústico BaLN estavam virtualmente ausentes nas análises de Carnaval
438 *et al.* (2009) e constitui o sexto grupo aqui definido.

439 [Figura 5]

440

441 **Testes de hipóteses: comparando UTOs**

442

443 [1.] Morfometria tradicional. A UTO PEPB não foi considerada nas análises por
444 estar representada somente por dois espécimes. A análise discriminante múltipla
445 independente do tamanho gerou quatro eixos canônicos significativos (critério de
446 Wilk's = 0,35; $P < 0,003$, corrigido por Bonferroni). O primeiro eixo canônico (VC1)
447 explicou 58% da variação original e teve maior contribuição das variáveis: distância da
448 margem inferior do tímpano à margem mais externa da mandíbula e diâmetro do disco
449 do terceiro dedo, respectivamente (tabela 1). O segundo eixo canônico (VC2) explicou
450 37% da variação original e teve como variável de maior contribuição a distância olho-
451 narina. Os terceiro e quarto eixos (CV3 e CV4) explicaram juntos 15% da variação
452 total.

453 A projeção dos centróides hipotéticos das cinco UTOs no espaço reduzido dos
454 dois primeiros eixos canônicos (Fig.6) revelou discriminações parciais entre as UTOs,
455 enfatizando a tendência em discriminar a UTO BaLN das UTOs BaLS e ESMG
456 (populações com menor DTM [projeção do ângulo da boca]). Ao longo do segundo
457 eixo, a UTO BrSul se distinguiu principalmente da UTO BaLS (populações com maior
458 comprimentos da coxa, tíbia e pé).

459 A análise discriminante múltipla rejeitou a hipótese nula de igualdade entre
460 UTOs ($F [60,17] = 8,35$; $P < 0,0001$). Testes a posteriori 2 x 2 rejeitaram a hipótese nula
461 de igualdade entre as UTOs para todas as comparações ($3,28 \leq F \leq 20,01$; $DF = 15,43$;
462 $P < 0,0001$; valor de significância de $P \leq 0,005$ após correção de Bonferroni). A matriz
463 de classificação (Tabela 2) indicou três UTOs com mais de 50% dos indivíduos
464 classificados corretamente.

465

466 [Figura 6 e Tabela 2]

467

468 [2.] Padrões de colorido. Os padrões de colorido variaram em grau entre as
469 UTOs, sendo o padrão CE5 para a superfície posterior da coxa o único exclusivo a uma
470 UTO (ESMG). Em linhas gerais, a UTO BaLS se mostrou mais semelhante às UTOs

471 ESMG e RJSP do que às UTOs mais setentrionais. Os demais padrões variaram em
472 mosaico (Fig. 7). A UTO PEPB se assemelhou a UTO BaLN quanto à ausência dos
473 padrões TB4, TB5, CE3, CA4 e LM2. Comparações estatísticas entre as UTOs foram
474 realizadas através de testes-G para os caracteres de coloração separadamente (barra
475 transversal da tíbia, barras da superfície anterior da coxa, barras da superfície posterior
476 da coxa e linha mediana dorsal) e não rejeitaram as hipóteses nulas das UTOs
477 pertencerem a uma mesma população. O valor de significância foi corrigido por
478 Bonferroni: $P < 0,0045$).

479

480

[Figura 7]

481

482 [3.] Canto de anúncio. A análise multivariada não paramétrica (NPMANOVA)
483 para os parâmetros acústicos (representados pelos componentes principais) indicou que
484 há diferença significativa entre as UTOs ($F = 118,4$; $P < 0,0001$). Testes 2 x 2 a
485 posteriori rejeitaram a hipótese nula de igualdade entre as UTOs para todas as
486 comparações ($P < 0,0001$; $P \leq 0,005$ ajustado por Bonferroni).

487

488

489 **Discussão**

490

491 O dimorfismo sexual para *Hypsiboas faber* não foi observado, ao contrário do
492 que ocorre na maioria dos anuros (Shine 1979; Sullivan 1984; Lynch & Duellman 1997;
493 Schäuble 2004; Yu *et al.* 2010), principalmente em espécies da família Hylidae, em que
494 as fêmeas geralmente são maiores do que os machos (Duellman 1970; Bokermann &
495 Sazima 1973; Haddad & Sazima 1992). A semelhança da forma e, principalmente, do
496 tamanho corpóreo entre machos e fêmeas também foi detectada por B. Lutz (1973) e
497 Martins e Haddad (1988); no entanto, ao contrário dos resultados de B. Lutz (1973), foi
498 observado que para ambos os sexos o tamanho do corpo aumenta do norte ao sul de sua
499 distribuição geográfica, obedecendo a um cline geográfico (gradiente observado em
500 caracteres mesuráveis [Huxley 1938]). Este resultado coincide com o já generalizado
501 para o tamanho do corpo de tetrápodes, o qual tende a aumentar com o aumento da
502 latitude (Ashton 2004), e mais especificamente para anuros, onde variações no tamanho
503 do corpo têm sido reveladas por análises de variabilidade geográfica intraespecíficas
504 (Castellano *et al.* 2000; Schäuble 2004).

505 Os padrões de coloração não se mostraram capazes de diagnosticar populações
506 ou grupos de populações de *Hypsiboas faber* dentro do universo estudado,
507 principalmente pela ausência de padrões de caracteres exclusivos para amostras
508 populacionais ou com frequências de ocorrência distintas entre as unidades taxonômicas
509 operacionais.

510 Assim como para os padrões de colorido, as variáveis morfométricas não
511 evidenciaram padrões individuais capazes de diagnosticar populações de *Hypsiboas*
512 *faber* dentro do universo de populações analisado, seja em valores absolutos quanto por
513 meio de razões tradicionalmente usadas na literatura. Contudo, análises de ordenação
514 permitiram observar a presença de grupos morfométricos em *H. faber* ao longo de sua
515 distribuição latitudinal, o que subsidiou a determinação de unidades taxonômicas
516 operacionais (UTOs). Diferenças significantes entre estes grupos discretos apontaram
517 para a possível existência de linhagens crípticas. Por outro lado, a variação em tamanho
518 e forma corpóreas ao longo do gradiente latitudinal evidenciou a presença anterior ou
519 corrente de fluxo gênico entre estes grupos populacionais, o que não reforça a possível
520 existência de isolamento reprodutivo entre estas unidades operacionais. Destaca-se entre
521 as UTOs testadas, aquela formada por amostras populacionais oriundas do Norte da
522 Bahia (UTO BaLN). Esta UTO apresentou padrão disruptivo para variação em forma
523 (PC1) em relação às demais, não seguindo o cline direcional sul–norte, e obteve 76,6%
524 de seus espécimes corretamente classificados na análise discriminante múltipla, a
525 melhor frequência de classificação quando comparada às demais UTOs mais
526 meridionais (69,0%, 47,6%, 38,2% e 62,0%, respectivamente). Este fato aponta
527 possivelmente para uma diminuição mais drástica, ou mesmo interrupção, do fluxo
528 gênico nesta região geográfica em relação às populações mais meridionais que pode ter
529 passado por diferenciação moderada através de contato secundário (Endler 1977) com
530 linhagens do sul da Bahia e de Pernambuco.

531 Parâmetros acústicos do canto de anúncio refletem diferenças importantes entre
532 populações, já que podem atuar como barreiras pré-zigóticas em anuros (Ryan &
533 Wilczynski 1991). Em *Hypsiboas faber*, os parâmetros acústicos não apontaram hiatos
534 (lacunas) entre os valores observados nas unidades taxonômicas operacionais (UTOs), o
535 que não permitiu identificar caracteres diagnósticos para as mesmas. Por outro lado, a
536 combinação dos parâmetros acústicos em eixos sintéticos (componentes principais)
537 evidenciou variações em gradientes geográficos para o canto de anúncio, com
538 diferenças significativas entre as UTOs, o que confirmou a previsão da existência de

539 grupos populacionais discretos (UTOs) já determinados pelas análises morfométricas ao
540 longo do gradiente geográfico e, ao mesmo tempo, reforçou a existência ou manutenção
541 de fluxo gênico entre estas unidades.

542 Evidências morfométricas, acústicas e de padrões de colorido para a existência
543 de linhagens crípticas sob o nome de *Hypsiboas faber* são fracas, já que não há lacunas
544 em quaisquer dos caracteres aqui utilizados que permitam diagnosticar inequivocamente
545 determinadas unidades taxonômicas operacionais, ou amostra populacionais únicas,
546 como metapopulações distintas. O fato de UTOs apresentarem diferenças significativas
547 entre si (forma corpórea e bioacústica) não implica necessariamente que *H. faber* seja
548 constituída por múltiplas linhagens crípticas, já que há espécies que apresentam
549 variações geográficas interpopulacionais mais evidentes do que quando comparadas a
550 espécies recentemente separadas (De Queiroz & Good 1997). Além disso, a presença de
551 clines direcionais morfométricos e acústicos subsidiam a hipótese de manutenção de
552 fluxo gênico ao longo do gradiente latitudinal, o que pode ser interpretado como
553 evidência indireta de ausência de isolamento reprodutivo entre os grupos de populações
554 em foco. Tais resultados nos levam a reconhecer que as populações ora analisadas sob o
555 nome de *H. faber* pertencem a uma única linhagem marcada por variações morfológicas
556 e acústicas regionais.

557 A análise do padrão de distribuição e diversidade genética de *Hypsiboas faber*
558 realizada por Carnaval *et al.* (2009) apontou áreas de Refúgio na Mata Atlântica e
559 inferiu que as populações das áreas instáveis (entre os refúgios) carregam as assinaturas
560 genéticas resultante das linhagens que dispersaram dos refúgios após o último período
561 glacial (21 mil anos atrás). O modelo de refúgios já foi utilizado para explicar a variação
562 intraespecífica em outros gêneros de anuros (p. ex., Heyer & Maxson 1983) e pode
563 explicar o processo de variação encontrado nas populações de *H. faber*. Os resultados
564 de Carnaval *et al.* (2009) são amplamente congruentes com os resultados obtidos no
565 presente estudo e podem explicar certos padrões de variação morfológica e acústica aqui
566 observados. Os autores sugeriram três possíveis áreas nucleares que serviram de refúgio
567 para *H. faber* durante ao final Pleistoceno: São Paulo, Bahia e Pernambuco. Analisando-
568 se a árvore filogenética sumarizada em Carnaval *et al.* (2009) para *H. faber* nota-se
569 variação gradual na diversidade genética de norte a sul ao longo de toda a distribuição
570 da espécie, determinada pela alocação intercalada de espécimes entre clados sucessivos,
571 mas principalmente a partir do sul da Bahia para o sul do Brasil. Este padrão de

572 variação latitudinal da diversidade genética é congruente com o observado no exame
573 fenotípico da forma e tamanho corporais e do canto de anúncio.

574 Os dados até aqui reunidos parecem indicar que *Hypsiboas faber* pode ter
575 iniciado processo de especiação alo-parapátrica quando teve sua população original
576 dividida em três áreas de refúgios durante o Pleistoceno. Este modo de especiação se
577 inicia com a parada do fluxo gênico decorrente da separação das populações por
578 isolamento geográfico, mas só é concluída após o contato secundário entre essas
579 populações, diferindo do modo de especiação alopátrica que finaliza antes que haja este
580 contato (Brooks & McLennan 1991). Visto que após o contato secundário o fluxo
581 gênico é reestabelecido, a depender do nível de diferenciação atingido pelas populações
582 em alopatria, o processo pode ser finalizado ou revertido: quando é revertido, apesar de
583 permanecer a mesma espécie, haverá formação de clines que, a depender do grau de
584 diferenciação, poderão ser mais leves ou acentuados (Endler 1977). Os clines
585 apresentados por *H. faber* podem ser resultantes do contato secundário; no entanto, não
586 se pode afirmar se o processo de especiação foi revertido ou se ainda se encontra em
587 processo.

588 Considerando ainda que *Hypsiboas faber* é uma espécie de ampla distribuição
589 geográfica que ocorre em áreas abertas nas bordas de matas e que pode se distribuir do
590 nível do mar a altitudes acima dos 1000 m, diferenças morfológicas, acústicas e de
591 diversidade genética talvez não sejam somente consequência de barreiras geográficas,
592 evidenciadas para algumas espécies da Mata Atlântica (Heyer 1984; Sá *et al.* 1993;
593 Pellegrino *et al.* 2005), mas também devido a processos de isolamento por distância
594 (Endler 1977), aqui evidenciados por clines direcionais presentes ao longo de toda a
595 distribuição da espécie.

596

597 **Definição da espécie**

598 ***Hypsiboas faber* (Wied-Neuwied, 1821)**

599 Figuras 8–10

600 *Hyla faber* Wied-Neuwied, 1821; Wied-Neuwied 1824, prancha 83, figuras 1–2; Wied-
601 Neuwied 1825

602 *Hyla fulva* Wied-Neuwied, 1825

603 *Rana gaimardi* Bory de Saint-Vincent, 1828

604 *Hypsiboas faber* Wagler, 1830

605 *Hyla wachei* Nieden, 1911

606 *Hypsiboas faber*, nova combinação, Faivovich *et al.* 2003; Frost 2011; Wiens *et al.*
607 2010.

608

609 **Holótipo.** Não designado na descrição original. Wied-Neuwied (1824) publicou
610 ilustração colorida de *Hyla faber* (prancha 42, Fig.1–2) de espécime em vista
611 dorsolateral e ventral. De acordo com o artigo 73.1 do Código de Nomenclatura
612 Zoológica (ICNZ 2009), esta prancha pode ser considerada o holótipo, como sugerido
613 por Frost (2011).

614 **Localidade-tipo.** “S. Agnés” [= Fazenda St. Agnes], nas margens do rio
615 Jequiriçá, Bahia. Atualmente, corresponde ao Município de Santa Inês, Estado da
616 Bahia, Brasil (Bokermann 1966; Harding 1983).

617 **Diagnose.** Espécies incluídas no gênero *Hypsiboas* apresentam 33
618 transformações em genes de proteínas nucleares, mitocondriais e ribossomais.
619 *Hypsiboas faber* forma com mais sete espécies o grupo de *H. faber*, caracterizado por
620 apresentar 28 transformações em genes de proteínas nucleares, mitocondriais e
621 ribossomais, não sendo conhecidas características morfológicas exclusivas para as
622 espécies do grupo (= clado) e do gênero (Faivovich *et al.* 2005). *Hypsiboas faber* se
623 distingue de todas as espécies do seu grupo por apresentar grande porte (machos, CRC
624 75–110 mm; fêmeas, CRC 72–105 mm), caracterizada por: (1) cabeça mais larga que
625 longa; (2) contorno do focinho em vista dorsal e lateral arredondado a subelíptico; (3)
626 ângulo da boca expandido lateralmente; (4) face superior dos discos dos dedos e
627 artelhos marrons escuro; (5) faixa longitudinal castanho escuro ao longo da margem
628 externa da tíbia (6) pele do dorso lisa e ventre granuloso; (7) coloração da gula mais
629 escura do que o ventre; (8) canto de anúncio formado por uma única nota; (9) duração
630 do canto 0,08 a 1,11 s; (10) frequência dominante de 0,4 a 1,5 kHz.

631 **Comentários.** *Hypsiboas faber* teve a morfologia externa dos adultos redescrita
632 por Miranda-Ribeiro (1926), Cochran (1955), B. Lutz (1973), Cei (1980) e Heyer *et al.*
633 (1990). Entretanto, essas descrições se restringiram às populações do sul e sudeste do
634 Brasil e à Província de Misiones, Argentina (Cei 1980), não havendo, portanto,
635 descrição das populações ao norte da distribuição da espécie, e, conseqüentemente, a
636 partir de espécimes da localidade-tipo da espécie. A única descrição usando topótipos
637 encontra-se no livro *Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817* de Wied-
638 Neuwied (1820-1821), que apresenta descrições sumárias e diagnoses curtas sobre

639 diversas espécies da fauna e flora brasileira (Vanzolini 1996). Portanto, nova
640 caracterização morfológica de *H. faber* é aqui fornecida com base em topótipos.

641 **Comparação com outras espécies.** *Hypsiboas faber* difere de *H. exastis* por
642 apresentar dorso liso (granuloso em *H. exastis*), linha média marrom escura longitudinal
643 no meio do dorso (liquescente em *H. exastis*), ausência de fimbrias crenuladas e apêndice
644 calcâneo (presentes em *H. exastis*). Difere de *H. lundii* e *H. pardalis* por apresentar no
645 dorso linha castanho escuro mediana longitudinal (ausente em *H. lundii* e *H. pardalis*),
646 dorso com coloração marrom claro a escuro (marrom-esverdeado e liquescente em *H.*
647 *lundii* e *H. pardalis*), ausência apêndice calcâneo e margens externas dos braços, pés e
648 ânus não fimbriados (presentes e bem marcados em *H. lundii* e *H. pardalis*). *Hypsiboas*
649 *faber* difere de *H. crepitans* e *H. pugnax* por apresentar faixa longitudinal castanho
650 escuro ao longo da margem externa da tíbia (ausente em *H. pugnax* e *H. crepitans*).
651 *Hypsiboas faber* difere de *H. pugnax* pela presença de linha média longitudinal no meio
652 do dorso. Difere de *H. crepitans* por possuir ventre e palmas das mãos e pés amarelado
653 ou bege (laranja e *H. crepitans*) e por apresentar tamanho maior (CRC 86,3–92,5 mm),
654 enquanto que *H. crepitans* (CRC 50 – 75 mm). *Hypsiboas faber* difere de *H.*
655 *albomarginatus* pela coloração marrom-alaranjada das superfícies dorsais (em vida,
656 verde em *H. albomarginatus*; branco após preservativo), presença da linha castanho-
657 escura mediana longitudinal no dorso, ausência de crista glandular atrás da órbita ocular
658 e ausência de apêndice calcâneo (presentes em *H. albomarginatus*). Difere de *H.*
659 *rosenbergi* pela ausência de pequenos tubérculos dispersos ao longo da cabeça e longa
660 glândula no flanco dos machos (presentes em *H. rosenbergi*).

661

662 **Caracterização dos topótipos adultos.** Baseado em sete machos adultos (UFBA
663 10484 – 10490). Estatística descritiva na Tabela 3. Espécie de tamanho grande (CRC
664 86,3–92,5 mm); cabeça mais larga que longa (Fig. 8); focinho arredondado a
665 subtriangular em vista dorsal, arredondado ou levemente acuminado em vista lateral;
666 narinas amplas, elípticas e direcionadas dorsolateralmente; *canthus rostralis* marcado e
667 curvado; região loreal oblíqua, levemente côncava por trás das narinas; olhos grandes
668 (DO/CRC 0,10), direcionados anterolateralmente; tímpano grande (DT/DO 0,81),
669 redondo a levemente oval, com margem bem marcada; prega supra-timpânica evidente,
670 marcada por linha estreita marrom escura que cobre completamente ou parcialmente a
671 borda superior do tímpano, se estendendo por toda a região posterior em direção ao
672 úmero; saco vocal simples, subgular; fenda vocal presente lateralmente no assoalho da

673 boca; língua larga, arredondada, cobrindo toda a superfície interior da boca; duas fileiras
 674 de dentes vomerianos em forma de arcos entre as coanas. Antebraço mais hipertrofiado
 675 que o braço; margem externa do antebraço com prega estreita, levemente marcada nas
 676 proximidades do cotovelo; pré-pólex com espinho desenvolvido; comprimento dos
 677 dedos $I < II < IV < III$; discos adesivos amplos e redondos; tubérculos metacarpais
 678 interno e externo ausentes; tubérculos palmares levemente arredondados; tubérculos
 679 supranumerários redondos; tubérculos subarticulares evidentes e cônicos; tubérculo
 680 distal do dedo IV arredondado; membrana interdigital desenvolvida, fórmula palmar: I
 681 ausente – ausente II ($1^{1/2} - 2^{2/3}$) – ($2^{1/3} - 3^-$) III $2^+ - (2^+ - 2)$ IV. Coxa pouco mais
 682 comprida que a tíbia; margem externa da tíbia lisa, sem tubérculos ou franjas. Margem
 683 interna do pé com prega levemente marcada que se estende da região posterior do
 684 tubérculo metatarsal interno ao calcanhar; tubérculo metatarsal interno oval; tubérculo
 685 metatarsal externo redondo; tubérculos supranumerários e subarticulares cônicos;
 686 tubérculo distal do dedo V redondo; ordem de comprimento dos artelhos $I < II < V < III$
 687 $< IV$; discos dos artelhos menores que os discos da mão (DD4/DD3 0,89); membranas
 688 interdigitais desenvolvidas, fórmula plantar: I $1^+ - (1^{1/2} - 2^-)$ II $1^- - (2^+ - 2)$ III $(1-1^-) -$
 689 $(2-2^-)$ IV $(2 - 2^-) - (1-1^-)$ V. Superfícies dorsais lisas; ventre granular; gula e tórax
 690 levemente granular (Fig. 9).

691

692

[Figuras 8 e 9]

693

694 **Coloração em vida.** Baseado em machos adultos UFBA 10484–10490.

695 Coloração de fundo das superfícies dorsais levemente alaranjada, ou amarronzada de
 696 tonalidade clara ou escura; íris dourada; dorso imaculado ou com mancha marrom
 697 escuro em formato de ‘X’ da região pós-orbital ao meio do dorso; linha castanho escura
 698 longitudinal no centro do dorso, se estendendo da ponta do focinho à região sacral, ou
 699 interrompida no meio do dorso (Fig. 2); manchas brancas ou pretas arredondadas, ou
 700 sem formato definido, pequenas, dispersas nas superfícies dorsais, podendo estar mais
 701 concentradas nos flancos, face dorsal da coxa e face posterior da tíbia; margens laterais
 702 dos membros e da região cloacal marcadas com linha branca estreita sobre a faixa
 703 marrom-escura que delimita a região inferior; barras transversais marrom escuras na
 704 face superior da perna e na região posterior do dorso; faixa longitudinal (Fig. 2)
 705 castanho escuro ao longo da margem externa da tíbia, completa ou interrompida; gula

706 branca – amarelada; ventre branco – alaranjado; palmas das mãos e pés branco –
707 amarelado.

708 **Coloração em preservativo (álcool etílico 70%).** Em geral, as cores vivas
709 empalidecem, superfícies das mãos e pés se tornam marrom – acinzentadas e ventre
710 adquire cor creme.

711 **Vocalização dos topótipos.** Foram registrados três tipos de vocalização nos
712 topótipos: canto de anúncio ($n = 2$ machos), canto inicial ($n = 2$ machos) e agonístico (n
713 $= 1$ macho). O canto de anúncio é constituído por apenas uma nota (canto = nota) (Fig.
714 10). A amplitude de frequência do canto variou de 0,3 a 1,9 kHz. A porção inicial da
715 nota (seis primeiros pulsos) apresenta maior intensidade, variando a frequência de 1,20
716 a 1,40 kHz. Os pulsos subseqüentes têm intensidade decrescente, modulando a
717 frequência de 0,3 a 1,5kHz. A frequência dominante variou de 1,21 a 1,40 kHz ($\bar{X} =$
718 $1,27$; $DP = 84,92$; $n = 78$) e a duração do canto variou de 0,08 a 1,0 s ($\bar{X} = 0,09$; $DP =$
719 $0,00$; $n = 78$). Cada canto possui de 31 a 43 pulsos ($\bar{X} = 39,67$; $DP = 1,37$; $n = 78$) e
720 intervalo entre cantos de 0,46 a 0,45 s ($\bar{X} = 0,61$; $DP = 0,08$; $n = 72$). A taxa de
721 repetição do canto variou de 600,00 a 698,65 cantos/min ($\bar{X} = 629,66$; $DP = 15,66$; $n =$
722 78) e a taxa de repetição de pulsos 387,75 a 471,26 pulsos/s ($\bar{X} = 416,04$; $DP = 18,74$;
723 $n = 78$). O número de picos de energia que representam o ponto de maior intensidade do
724 canto variou de dois a três.

725

726

[Figura 10]

727

728 O canto inicial é emitido esporadicamente e possui parâmetros semelhantes ao
729 canto de anúncio, mas com estrutura menos complexa, formada por três harmônicos
730 bem definidos. Apresenta pulsos contínuos que diminuem a amplitude e aumentam a
731 intensidade do início ao fim do canto. A frequência variou de 0,30 a 1,60 kHz; a
732 frequência no início do canto variou em torno das duas bandas de frequências mais
733 baixas (0,30–1,00 kHz) e ao final do canto a frequência aumenta, variando de 1,21–1,65
734 kHz. A frequência dominante variou de 1,21–1,40 kHz ($\bar{X} = 1,36$; $DP = 0,08$; $n = 25$).
735 A duração do canto variou entre 0,08–1,0s ($V = 0,09$; $DP = 0,00$; $n = 25$) e o número de
736 pulsos de 39–44 ($\bar{X} = 41,70$; $DP = 1,59$; $n = 20$). A taxa de repetição do canto variou
737 de 618,00–739,82 cantos/min ($\bar{X} = 686,19$; $DP = 30,68$; $n = 25$) e a taxa de repetição
738 de pulsos 473,56–494,38 pulsos/s ($\bar{X} = 481,29$; $DP = 6,44$; $n = 20$).

739 O canto de agonia tem intensidade muito alta e é característico por possuir cerca
 740 de 20 bandas de modulação de frequência. Pode ser de dois tipos: o primeiro tipo possui
 741 duração de 0,40–0,58s (\bar{X} = 0,47; DP = 0,09; n = 4), número de pulsos de 60–90 (\bar{X} =
 742 71,33; DP = 16,28; n = 4), taxa de repetição de canto 103,44–150,00 cantos/min (\bar{X} =
 743 131,76; DP = 24,85; n = 4), taxa de repetição de pulsos de 150,0–155,17 pulsos/s (\bar{X} =
 744 152,15; DP = 2,69; n = 4) e frequência dominante de 1,78–2,53 kHz (\bar{X} = 2,21; DP =
 745 0,39; n = 4); o segundo tipo possui duração de 0,05–0,080 s (\bar{X} = 0,66; DP = 0,09; n =
 746 13), número de pulsos de 90–152 (\bar{X} = 118,92; DP = 15,64; n = 13), taxa de repetição
 747 do canto 7490–120,00 cantos/min (\bar{X} = 92,09; DP = 14,31; n = 13), taxa de repetição
 748 de pulsos de 143,83–204,65 pulsos/s (\bar{X} = 180,19; DP = 19,75; n = 13) e frequência
 749 dominante variando de 1,78 a 3,46 kHz (\bar{X} = 2,44; DP = 0,49; n = 13).

750 O canto de encontro dos topótipos não foi registrado. Entretanto, Martins e
 751 Haddad (1988) registraram três tipos de canto de encontro em populações de Campinas
 752 e Ribeirão Branco (Estado de São Paulo): um canto duas vezes mais longo que o canto
 753 de anúncio; canto “territorial de pulo”; e canto de “briga”, mais curto e emitido por
 754 machos durante a luta.

755 **Variação geográfica.** A variação geográfica dos parâmetros morfológicos
 756 (forma e tamanho corpóreo), padrões de colorido e acústicos já foram quantificados e
 757 detalhados acima, sendo apenas sumarizados nesta seção. O tamanho corpóreo de
 758 *Hypsiboas faber* variou ao longo da distribuição geográfica, aumentando
 759 gradativamente de norte a sul. O diâmetro dos discos do terceiro dedo da mão e quarto
 760 artelho foram maiores em populações do centro da distribuição e menores nas
 761 populações dos extremos latitudinais. Padrão contrário ocorreu para o ângulo da boca
 762 (DTM), que foi mais expandido nas populações dos extremos latitudinais e menos
 763 expandido nas populações ao centro da distribuição (Fig 1). As barras transversais
 764 castanho escuras da face superior da tíbia são mais completas em populações ao norte
 765 da distribuição, onde não foi observado ausência das mesmas, como ocorreu ao sul da
 766 distribuição; faixas dicotômicas nas faces internas das coxas também não ocorreram nas
 767 populações do norte (Fig. 2). As demais características variaram em mosaico ao longo
 768 da distribuição: dentes vomerianos se posicionaram entre ou sob as coanas; tubérculo
 769 distal do dedo IV da mão variou de cônico, levemente bífido a completamente bífido; a
 770 coloração das superfícies dorsais em espécimes preservados em álcool etílico variou de
 771 cinza escuro a cinza claro, castanho, amarelo-alaranjado ou preto; dorso imaculado ou

772 com marca castanho escuro em forma de X. A linha longitudinal no meio do dorso variou
773 quanto à espessura e comprimento ao longo do dorso, sofrendo interrupções e podendo
774 estar ausente (Fig. 2). Alguns espécimes possuíam manchas pretas e brancas
775 arredondadas ou difusas, espalhadas pela superfície do corpo. Faixas transversais
776 dorsais na região posterior do dorso variaram de espessas, finas, falhadas a pouco
777 evidentes; faixas dicotomizadas do flanco podem estar ausentes; barras da face posterior
778 da coxa presentes, ausentes ou pouco evidentes, porém a face anterior da coxa por vezes
779 apresentava linhas pouco definidas; faixa longitudinal castanho escura enegrecida da
780 face externa da tibia completa, interrompida (formando desenho em forma de pirâmide)
781 ou ausente. Não foi observado dimorfismo sexual evidente em relação ao tamanho e
782 forma corpórea de machos e fêmeas adultas. As fêmeas são diferenciadas dos machos
783 por apresentarem espinho no pré-pólex pouco desenvolvido e ausência de saco vocal e
784 fendas vocais (presentes nos machos adultos). O canto de anúncio de *H. faber* varia em
785 relação ao tempo de duração do canto 0,09–0,12s, número de pulsos de 28–48, taxa de
786 canto 500,00–868,31 cantos/min, taxa de pulso de 294–498 pulsos/s, frequência
787 dominante 0,38–1,63 kHz e número de picos de energia de maior intensidade variando
788 de um a quatro.

789 **Girinos.** Larvas de *H. faber* não foram coletados na localidade tipo. B. Lutz
790 (1973) descreveu girinos de *Hypsiboas faber* do município do Rio de Janeiro, Estado do
791 Rio de Janeiro. Cei (1980) e Kolenc *et al.* (2008) descreveram e figurou girinos da
792 província de Misiones, Argentina.

793 **Distribuição geográfica.** *Hypsiboas faber* habita florestas úmidas, bordas de
794 mata e áreas abertas ao longo da Floresta Atlântica e regiões sob sua influência que vão
795 desde o nível do mar até aproximadamente 1500m de altitude, ocorrendo do Estado da
796 Paraíba ao Estado do Rio Grande do Sul, penetrando os estados de Minas Gerais e São
797 Paulo, e estendendo-se até o nordeste da Argentina, nas províncias de Missones, e
798 sudeste do Paraguai (B. Lutz 1973; Martins 1993; Frost 2011).

799

800 **Agradecimentos**

801 Nós agradecemos aos curadores e responsáveis que concederam empréstimo de
802 material zoológico: Sérgio Potsh, Glaucia Pontes, José P. Pombal Jr., Luciana
803 Nascimento e Renato Feio (Museu de Zoologia da UFV, Viçosa). Aos curadores e
804 responsáveis que abriram as portas das coleções: Célio F.B. Haddad, José P. Pombal Jr.,
805 Flora A. Juncá, Hussam Zaher e Felipe Tolode. Aos pesquisadores que cederam as

806 gravações: Ariovaldo Giaretta, Axel Kwet, Bruno Pimenta, Célio Haddad, Igor
807 Juventino, Itamar Martins, Jacques M. E. Vielliard (*in memoriam*) por Milena Cristina
808 Corbo, José P. Pombal Jr., Rodrigo Lignau, Mário Ribeiro de Moura e Mirco Sole. A
809 Camilla Souto, Euvaldo Marciano, Daniel Capelli, Milena Camardelli, Patrícia Fonseca,
810 Rafael O. de Abreu pela colaboração durante as coletas. Rafael O. de Abreu e Camilla
811 Souto pelos desenhos e pranchas. Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos
812 Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) pela licença concedida (número 12988-1) para
813 coleta dos espécimes. Ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Animal,
814 Universidade Federal da Bahia e à FAPESB (Fundação de Amparo à Pesquisa do
815 Estado da Bahia) pelo suporte financeiro.

816

817 **Referências**

818 Anderson, M.J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of
819 variance. *Austral Ecology*, 26, 32–46.

820 Angulo, A. & Icochea, J. (2010) Cryptic species complexes, widespread species and
821 conservation: lessons from Amazonian frogs of the *Leptodactylus marmoratus* group
822 (Anura: Leptodactylidae). *Systematics and Biodiversity*, 8 (3), 357–370.

823 Ashton, K.G. (2004) Sensitivity of Intraspecific Latitudinal Clines of Body Size for
824 Tetrapods to Sampling, Latitude and Body Size. *Integrative and Comparative Biology*,
825 44, 403–412.

826 Baldissera Jr., F.A., Caramaschi, U. & Haddad, C.F.B. (2004). Review of the *Bufo*
827 *crucifer* species group, with descriptions of two new related species (Amphibia, Anura,
828 Bufonidae). *Arquivos do Museu Nacional*, 62(3), 255-282.

829 Bland, J.M. & Altman, D.G. (1995) Multiple significances test: the Bonferroni method.
830 *British Medical Journal*, 310, 170.

831 Bokermann, W.C.A. (1966) *Lista anotada das localidades tipo de anfíbios brasileiros*.
832 Serviço de Documentação – RUSP, São Paulo, 183 pp.

833 Bokermann, W.C.A. & Sazima, I. (1973) Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais,
834 Brasil. 1. Espécies novas de “*Hyla*” (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia*,
835 33, 329–336.

- 836 Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1991) *Phylogeny, Ecology, and Behavior. A*
837 *Research program in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago, 441
838 pp.
- 839 Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T. & Moritz, C. (2009)
840 Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*,
841 323, 785–789.
- 842 Castellano, S., Giacoma, C. & Dujsebayeva, T. (2000) Morphometrical and
843 advertisement call geographic variation in polyploidy green toads. *Biological Journal of*
844 *the Linnean Society*, 70, 341–360.
- 845 Castellano, S., Rosso, A., Doglio, S. & Giacoma, C. (1999) Body size and calling
846 variation in the green toad, *Bufo viridis*. *Journal of Zoology (London)*, 248, 83–90.
- 847 Cei, J.M. (1980) Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (N. S.)*
848 *Monograph*, 2, 1–609.
- 849 Cochran, D.M. (1955) Frogs of South–Eastern Brazil. *Bulletin of the United States*
850 *National Museum*, 201, 1–423.
- 851 Cocroft, R.B. & Ryan, M.J. (1995) Patterns of advertisement call evolution in toads and
852 chorus frogs. *Animal Behaviour*, 49, 283–303.
- 853 Dayrat, B. (2005) Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean*
854 *Society*, 85, 407–415.
- 855 De Queiroz, K. (2007) Species concept and species delimitation. *Systematic Biology*,
856 56(6), 879–886.
- 857 De Queiroz, K. & Good, D.A. (1997) Phenetic clustering in biology: A critique. *The*
858 *Quarterly Review of Biology*, 72, 3–30.
- 859 Duellman, W.E. (1970) The Hyloid frogs of Middle America. *Natural History Museum*
860 *of the University of Kansas*, 1, 1–753.
- 861 Duellman, W.E. & Trueb, L. (2004) *Biology of Amphibians*. McGraw–Hill Inc., New
862 York, 670 pp.
- 863 Endler, J.A. (1977) *Geographic variation speciation and clines*. Princeton University
864 Press, Princeton, 247 pp.

- 865 Frost, D.R. (2011) *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 5.5,
866 New York. Disponível em: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> (10 mar.
867 2011).
- 868 Glaw, F., Köhler, J., De La Riva, I., Vieites, D.R. & Vences, M. (2010) Integrative
869 taxonomy of Malagasy treefrogs: combination of molecular genetics, bioacoustics and
870 comparative morphology reveals twelve additional species of *Boophis*. *Zootaxa*, 2383,
871 1–82.
- 872 Gomes, M.R. & Peixoto, O.L. (1991) Considerações sobre os girinos de *Hyla senicula*
873 Cope, 1868 e *Hyla soaresi* Caramaschi & Jim, 1983 (Amphibia, Anura, Hylidae). *Acta*
874 *Biologica Leopoldensia*, 13, 141–162.
- 875 Haddad, C.F.B. & Sazima, I. (1992) Anfíbios anuros da Serra do Japi. In: Morellato,
876 L.C.P. (Ed.), *História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área*
877 *florestal no Sudeste do Brasil*. Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas, pp. 188–211.
- 878 Heyer, W.R. (1984) Variation, systematics, and zoogeography of *Eleutherodactylus*
879 *guentheri* and closely related species (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Smithsonian*
880 *Contributions to Zoology*, 402, 1–42.
- 881 Heyer, W.R. (1997) Geographic variation in the frog genus *Vanzolinius* (Anura:
882 Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 110, 338–365.
- 883 Heyer, W.R. & Maxson, L.R. (1983) Relationships, zoogeography, and speciation
884 mechanisms of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae).
885 *Arquivos de Zoologia, São Paulo*, 30, 341–373.
- 886 Heyer, W.R., Rand, A.S., Cruz, C.A.G., Peixoto, O.L. & Nelson, C.E. (1990) Frogs of
887 Boracéia. *Arquivos de Zoologia, São Paulo*, 31, 231–410.
- 888 Heyer, W.R., García-Lopez, J.M. & Cardoso, A.J. (1996) Advertisement call variation
889 in the *Leptodactylus mystaceus* species complex (Amphibia, Leptodactylidae) with a
890 description of a new sibling species. *Amphibia-Reptilia*, 17, 7–31.
- 891 Heyer, W.R. & Reid, Y.R. (2003) Does advertisement call variation coincide with
892 genetic variation in the genetically diverse frog taxon currently known as *Leptodactylus*
893 *fuscus* (Amphibia: Leptodactylidae)? *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 75,
894 39–54.

- 895 Humphries, J.M.; Bookstein, F.L.; Chernoff, B.; Smith, G.R.; Elder, R.L. & Poss, S.G.
896 (1981) Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Systematic Zoology*,
897 30(3), 291–308.
- 898 Huxley, J. (1938) Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature*, 142, 219-220.
- 899 ICZN (1999) *International Code of Zoological Nomenclature*. Fourth edition. The
900 International Trust for Zoological Nomenclature. Disponível em:
901 <http://www.iczn.org/iczn/index.jsp> (18 dez. 2010).
- 902 James, F.C. & McCulloch, C.E. (1990) Multivariate analysis in Ecology and
903 Systematics: panacea or Pandora's Box? *Annual Review of Ecology and Systematics*,
904 21, 129–166.
- 905 Lavilla, E.O. & Cei, J.M. (2001) Monografie XXVIII. Amphibians of Argentina, A
906 second Update, 1987–2000. *Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, 42–43.
- 907 Lynch, J.D. & Duellman, W.E. (1997) Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in western
908 Ecuador. Systematics, ecology, and biogeography. *University of Kansas Natural
909 History Museum, Special Publication*, 23, 1–236.
- 910 Loughheed, C.S., Austin, J.D., Bogart, J.B., Boag, P.T & Chek, A.A. (2006) Multi-
911 character perspectives on the evolution of intraspecific differentiation in a neotropical
912 hylid frog. *BMC Evolutionary Biology*, 6, 23.
- 913 Lutz, B. (1973) *Brazilian species of Hyla*. University of Texas Press, Austin & London,
914 260 pp.
- 915 Martins, M. (1993) Observations on nest dynamics and embryonic and larval
916 development in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. *Amphibia-Reptilia*, 14,
917 411–421.
- 918 Martins, M. & Haddad, C.F.B. (1988) Vocalizations and reproductive behaviour in the
919 smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia: Hylidae). *Amphibia-Reptilia*, 9, 49–60.
- 920 McCune, B. & Grace, J.B. (2002) *Analysis of ecological communities*. MjM Software,
921 Glenden Beach, Oregon, USA, 300 pp.
- 922 Miranda-Ribeiro, A. (1926) Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios
923 (Anura) Brasileiros. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 27, 1–227.

- 924 Morellato, L.P.C. & Haddad, C.F.B. (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest.
925 *Biotropica*, 32, 786–792.
- 926 Napoli, M.F. & Caramaschi, U. (1999) Geographic variation of *Hyla rubbicundula* and
927 *Hyla anataliasiasi*, with the description of a new species (Anura, Hylidae). *Alytes*, 16,
928 165–189.
- 929 Padial, J.M., Chaparro, J.C & De La Riva, I. (2008) Systematics of *Oreobates* and the
930 *Eleutherodactylus discoidalis* species Group (Amphibia, Anura) based on two mtDNA
931 genes and external morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152, 353–
932 365.
- 933 Padial, J.M & De La Riva, I. (2009) Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian
934 species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zoological Journal of the Linnean*
935 *Society*, 155, 97–122.
- 936 Padial, J.M., Miralles, A., De La Riva, I. & Vences, M. (2010) The integrative future of
937 taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7, 16.
- 938 Pellegrino, K.C.M., Rodrigues, M.T., Waite, A.N., Morando, M., Yassuda, Y.Y. &
939 Sites-Jr., J.W. (2005) Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini*
940 complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the
941 Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 13–26.
- 942 Raposo, M.A., Parrini, R. & Napoli, M. (1998) Taxonomia, morfometria e bioacústica
943 do grupo específico *Hylophilus poicilotis* / *H. amaurocephalus* (Aves, Vereonidae).
944 *Ararajuba*, 6(2), 87–109.
- 945 Rohlf, F.J. & Slice, D.E. (1990) Extensions of the procrustes method for the optimal
946 superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39, 40–59.
- 947 Ryan, M.J. (1988) Constraints and Patterns in the evolution of anuran acoustic
948 communication. In: Frittsch, B., Ryan, M.J., Wilczynski, W., Hetherington, T.E. &
949 Walkiwiak, W. (Eds.), *The evolution of the Amphibian auditory System*. Jonh Wiley,
950 New York, pp. 637–677.
- 951 Ryan M.J. & Wilczynski, W. (1991) Evolution of intraspecific variation in the
952 advertisement call of a cricket frog (*Acris crepitans*, Hylidae). *Biological Journal of the*
953 *Linnean Society*, 44, 249–271.

- 954 Sá, R.M.L., Pope, T.R., Struhsaker, T.T. & Glander, K.E. (1993) Sexual dimorphism in
955 canine length of woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides*, E. Geoffroy 1806).
956 *International Journal of Primatology*, 14(5), 755–763.
- 957 Schäuble, C.S. (2004) Variation in body size and sexual dimorphism across
958 ecographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L.*
959 *peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82, 39–56.
- 960 Shine, R. (1979) Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia*,
961 1979(2), 297–306.
- 962 Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1981) *Biometry. The principles and practice of statistics in*
963 *biological research*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, 859 pp.
- 964 Steppan, S.J., Zawadzki, C. & Heaney, L.R. (2003) Molecular phylogeny of the
965 endemic Philippine rodent *Apomys* (Muridae) and the dynamics of diversification in an
966 oceanic archipelago. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, 699–715.
- 967 Sullivan, B.K. (1984) Size dimorphism in anurans: a comment. *American Naturalist*,
968 123, 721–724.
- 969 Vanzolini, P.E. (1996) A contribuição zoológica dos primeiros naturalistas viajantes no
970 Brasil. *Revista USP*, 30, 190–238.
- 971 Wheeler, Q.D. (2008) Introductory: toward the new taxonomy. In: Wheeler, Q.D. (Ed.),
972 *The New Taxonomy*, Systematics Association Special Volume, Taylor & Francis Group,
973 London, pp. 1–17.
- 974 Wied-Neuwied, M. (1820–21) *Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817*. 2
975 vols. Frankfurt a. M., H. L. Brönnner.
- 976 Wied-Neuwied, M. (1824) Verzeichnis der Amphibien, welche im zweiten Bande der
977 Naturgeschichte Brasiliens von Prinx Max von Wied Beschrieben. *Isis von Oken*, 14,
978 661–673.
- 979 Yu, B.–G., Zheng, R.–Q., Zhang, Y. & Liu, C.–T. (2010) Geographic variation in body
980 size and sexual size dimorphism in the giant spiny frog *Paa spinosa* (David, 1875)
981 (Anura: Ranoidae). *Journal of Natural History*, 44(27&28), 1729–1741.
- 982
- 983
-

984 **Lista das legendas.**

985

986 **Figura 1.** Desenho esquemático da vista dorsal da cabeça indicando a variável DTM
987 (distância da margem inferior do tímpano à margem mais externa da mandíbula).

988

989 **Figura 2.** Desenho esquemático dos padrões de caracteres de coloração analisados nas
990 populações de *Hypsiboas faber*: TB1–TB5, Faixa longitudinal da face externa da tibia;
991 CA1–CA4, superfície anterior da coxa; CP1–CP3, superfície posterior da coxa; LM1–
992 LM5, linha mediana dorsal.

993

994 **Figura 3.** Projeção dos escores individuais oriundos da análise dos componentes
995 principais (PCA) de 16 variáveis morfométricas obtidas de machos adultos de
996 *Hypsiboas faber* de 117 localidades (variável dependente) contra gradiente latitudinal
997 (variável independente). À esquerda, PC1 após remoção do efeito do tamanho; à
998 direita, sem remoção do efeito do tamanho. Agrupamentos foram definidos como
999 Unidades Taxonômicas Operacionais (UTOs) pelos padrões de distribuição das
1000 magnitudes dos escores ao longo de PC1: PEPB, Pernambuco/Paraíba; BaLN, Bahia
1001 Litoral Norte; BaLS, Bahia Litoral Sul; ESMG, Espírito Santo/Minas Gerais; RJSP, Rio
1002 de Janeiro/São Paulo; BrSul, Sul do Brasil.

1003

1004 **Figura 4.** Projeções dos escores individuais oriundos da análise dos componentes
1005 principais (PCA) para seis parâmetros acústicos do canto de anúncio de *Hypsiboas*
1006 *faber*. À esquerda, projeção dos escores individuais vs. gradiente latitudinal; à direita,
1007 projeção dos centróides hipotéticos das cinco Unidades Taxonômicas Operacionais
1008 (UTOs) definidas *a priori* e elipses de confiança (95%).

1009

1010 **Figura 5.** Mapa topográfico com as localidades utilizadas no estudo taxonômico de
1011 *Hypsiboas faber*. Símbolos representam Unidades Taxonômicas Operacionais (UTOs)
1012 estabelecidas durante a análise exploratória dos dados: PEPB, Pernambuco/Paraíba;
1013 BaLN, Bahia Litoral Norte; BaLS, Bahia Litoral Sul; ESMG, Espírito Santo/Minas
1014 Gerais; RJSP, Rio de Janeiro/São Paulo; BrSul, Sul do Brasil.

1015

1016 **Figura 6.** Projeção dos centróides hipotéticos e elipses de confiança (95%) no espaço
1017 reduzido dos dois primeiros vetores canônicos (VC1, VC2) resultante da análise das

1018 variáveis canônicas de 16 caracteres morfométricos obtidos de XX machos adultos de
1019 *Hypsiboas faber* oriundos de 151 localidades combinadas em cinco Unidades
1020 Taxonômicas Operacionais (UTOs). BaLN, UTO Bahia Litoral Norte; BaLS, UTO
1021 Bahia Litoral Sul; ESMG, UTO Espírito Santo/Minas Gerais; RJSP, UTO Rio de
1022 Janeiro/São Paulo; BrSul, UTO Sul do Brasil.

1023

1024 **Figura 7.** Frequência (%) dos padrões de caracteres de coloração encontrados em
1025 machos adultos de *Hypsiboas faber* distribuídos por unidades taxonômicas operacionais
1026 (UTOs). UTOs: BaLN, Bahia Litoral Norte; BaLS, Bahia Litoral Sul; ESMG, Espírito
1027 Santo/Minas Gerais; RJSP, Rio de Janeiro/São Paulo; BrSul, Sul do Brasil. Padrões:
1028 TB1 – TB5 (tipos da barra transversal da tíbia), CA1 – CA4 (barras da superfície
1029 anterior da coxa), CP1 – CP3 (barras da superfície posterior da coxa) e LM1- LM5
1030 (linha mediana dorsal).

1031

1032 **Figura 8.** Topótipo de *Hypsiboas faber*, UFBA 10487, macho adulto. Vistas dorsal (A)
1033 e lateral (B) da cabeça, palma da mão (C) e planta do pé (D). Linha horizontal igual a 5
1034 mm.

1035

1036 **Figura 9.** Topótipo de *Hypsiboas faber*, UFBA 10487, macho adulto, CRC 90,2 mm
1037 em vista dorsal (A) e ventral (B).

1038

1039 **Figura 10:** Vocalização de anúncio de *Hypsiboas faber*. O gráfico acima corresponde
1040 ao audioespectrograma e abaixo ao *power spectrograma* (amplitude de frequência).

Tabela 1. *Loadings* derivados das análises dos componentes principais (PCA) e análise das variáveis canônicas (AVC) de 16 variáveis morfométricas de machos adultos de *Hypsiboas faber*. Os termos corrigido e não corrigido se referem à remoção matemática do efeito do tamanho sobre as variáveis originais. Valores em negrito são significativos para $P < 0,05$.

	Não corrigido		Corrigido			
	PC1 (Macho e Fêmea)	PC1 (Macho)	PC1	PC 2	VC1	VC2
CRC	-0,97	-0,96	0,32	0,51	-0,40	0,09
CC	-0,92	-0,92	0,09	0,52	-0,24	0,45
LC	-0,93	-0,93	0,35	0,35	-0,19	-0,27
DO	-0,66	-0,65	-0,12	0,19	0,10	0,32
DT	-0,74	-0,72	-0,06	0,61	-0,28	0,51
DON	-0,83	-0,83	-0,01	0,41	-0,06	0,62
DIN	-0,74	-0,73	0,09	0,30	-0,31	0,29
DNF	-0,61	-0,59	0,02	-0,52	-0,03	-0,09
DTO	-0,54	-0,56	0,19	-0,17	-0,07	-0,14
DD3	-0,73	-0,74	-0,66	-0,42	0,63	-0,03
CCX	-0,96	-0,96	0,09	0,61	-0,10	0,16
CTB	-0,95	-0,95	0,03	0,62	0,20	0,10
CP	-0,97	-0,97	-0,02	0,62	0,26	-0,09
DD4	-0,72	-0,72	-0,69	-0,43	0,54	0,05
Mão	-0,92	-0,92	-0,09	0,41	0,21	-0,03
DTM	-0,61	-0,61	0,87	-0,33	-0,67	-0,57
Autovalores	112,53	106,85	0,00	0,00	0,74	0,35
% variância	90,79	90,54	23,44	17,03	59,00	34,00

Tabela 2: Tabela de classificação dos espécimes de machos adultos de *Hypsiboas faber* por unidades taxonômicas operacionais. BaLN, UTO Bahia Litoral Norte; BaLS, UTO Bahia Litoral Sul; ESMG, UTO Espírito Santo/Minas Gerais; RJSP, UTO Rio de Janeiro/São Paulo; BrSul, UTO Sul do Brasil.

	BaLN	BaLS	MGES	RJSP	BrSul	% correta
BaLN	59	2	3	8	5	76,6
BaLS	1	20	3	4	1	69,0
MGES	4	28	60	20	14	47,6
RJSP	18	9	28	52	29	38,2
BrSul	7	4	8	11	49	62,0
Total	89	63	102	95	98	53,7

Tabela 3: Estatística descritiva dos caracteres de espécimes adultos de *Hypsiboas faber* provenientes da localidade-tipo e das demais amostras geográficas combinadas (150 localidades). DP, desvio padrão.

Caracteres	Topótipos				Amostras geográficas combinadas							
	Machos (n = 7)				Machos (n = 442)				Fêmeas (n = 93)			
	Média	DP	Mín	Máx	Média	DP	Mín	Máx	Média	DP	Mín	Máx
CRC	89,0	2,3	86,3	92,5	90,6	6,4	75,2	110,6	89,1	7,3	71,4	105,3
CC	31,1	1,2	29,5	33,4	32,1	2,3	26,8	38,2	31,6	2,4	26,4	37,7
LC	33,4	1,1	32,1	34,5	34,8	2,8	28,3	49,8	34,2	3,0	27,5	41,5
DO	8,7	0,4	8,3	9,4	8,8	0,6	7,0	10,6	8,8	0,7	7,2	10,6
DT	7,0	0,4	6,5	7,7	7,1	0,5	5,6	8,9	7,0	0,6	5,6	8,6
DON	8,6	0,4	8,1	9,2	8,8	0,7	6,6	11,2	8,6	0,7	7,1	10,2
DIN	6,0	0,1	5,8	6,2	6,1	0,5	4,1	7,7	6,0	0,5	4,9	6,9
DNF	5,3	0,4	4,9	5,9	5,4	0,6	3,8	7,8	5,3	0,6	4,0	6,9
DTO	4,3	0,4	3,9	4,9	4,4	0,4	3,3	5,8	4,4	0,4	3,6	5,4
DD3	4,2	0,2	3,9	4,5	4,5	0,6	3,0	6,1	4,5	0,6	3,3	6,3
CCX	49,4	1,6	47,9	52,7	50,8	3,8	40,8	63,6	50,1	4,4	40,0	65,9
CTB	48,6	1,8	46,0	51,7	50,3	3,8	40,3	61,5	49,8	4,2	40,5	61,6
CP	62,6	1,5	60,5	64,4	66,6	5,2	53,8	84,2	65,1	5,7	51,8	81,5
DD4	3,7	0,2	3,4	4,0	3,9	0,5	2,8	5,2	3,9	0,5	3,0	5,2
Mão	28,7	0,7	27,8	30,0	29,8	2,6	24,1	38,1	28,3	2,6	22,5	35,1
DTM	3,7	0,3	3,3	4,2	3,7	0,5	2,5	4,9	3,8	0,5	2,8	5,3
CC/CRC	0,35	0,01	0,34	0,37	0,35	0,01	0,32	0,43	0,35	0,01	0,32	0,38
LC/CRC	0,38	0,01	0,36	0,38	0,38	0,01	0,35	0,48	0,38	0,01	0,34	0,42
DT/DO	0,81	0,05	0,74	0,89	0,80	0,06	0,64	1,04	0,80	0,06	0,63	0,93
DO/CRC	0,10	0,00	0,09	0,10	0,10	0,01	0,08	0,11	0,10	0,01	0,09	0,12
DT/CRC	0,08	0,00	0,07	0,09	0,08	0,00	0,06	0,10	0,08	0,00	0,07	0,09
DTO/DD3	1,02	0,06	0,93	1,09	0,97	0,11	0,67	1,33	0,98	0,11	0,75	1,25
DD3/DT	0,60	0,04	0,53	0,66	0,64	0,07	0,45	0,84	0,64	0,07	0,49	0,78
CCX/CRC	0,56	0,01	0,53	0,57	0,56	0,02	0,49	0,61	0,56	0,02	0,51	0,63
CTB/CRC	0,55	0,02	0,51	0,56	0,56	0,02	0,49	0,61	0,56	0,02	0,51	0,61
DTM/CRC	0,04	0,00	0,04	0,05	0,04	0,00	0,03	0,05	0,04	0,00	0,03	0,05
DTM/CC	0,12	0,01	0,11	0,13	0,12	0,01	0,08	0,15	0,12	0,01	0,09	0,15
DTM/LC	0,11	0,01	0,10	0,12	0,11	0,01	0,08	0,14	0,11	0,01	0,08	0,14
CCX+CTB	98,0	3,4	93,9	104,4	101,1	7,4	81,1	125,1	99,9	8,5	80,5	123,8

Apêndice 1

Material examinado

Hypsiboas faber. ARGENTINA: Província de Missiones (MZUSP 115048–115053).
 BRASIL: Estado de Alagoas: Campo Alegre (MZUSP 142572, 142573); Palmeiras dos Índios (MZUSP 9617). Estado da Bahia: Amargosa (UFBA 4431, 6409, 8332); Barra do Choça (MZUSP 142510–142513); Buerarema (MZUSP 142516, 142517); Camacan, Serra Bonita (MZUSP 142505; UFBA 9219); Catú (UFBA 10050–10052); Elísio Medrado, Serra da Jibóia (MZUSP 142519; UEFS 701); Encruzilhada (UFBA 7786); Ibirataia (MZUSP 142514–512515); Ilhéus (MNRJ 15999, 16002, 16965; MZUSP 101872–101875, 142500; UFBA 9070, 9935); Itaberaba (UEFS 719); Itabuna (UFBA 9618); Jacobina (UFBA 170–176, 195); Jussari (MZUSP 142499); Maracás (MNRJ 59288, 59291, 59292, 59295, 69533, 69534; MZUSP 124567; UFBA 9637, 9638); Mata de São João (MZUSP 142574–142577; UEFS 1264); Miguel Calmon, Parque Estadual das Sete Passagens (UFBA 6223, 7230–7232, 7338, 7339); Morro do Chapéu (UEFS 2346); Mucugê (MZUSP 142498; UEFS 1420); Muritiba (UEFS 569); Nova Ibiá (MZUSP 142506–142509); Porto de Sauípe (UFBA 5890–5898, 5921–5923, 5954–5956, 6075, 6110–6112); Porto Seguro (MZUSP 127797–127801; UFBA 355); Prado (MNRJ 16000, 16001, 69504–69506); Rui Barbosa (MZUSP 142569–142571); Salinas das Margaridas (UFBA 9217, 9218); Salvador (MZUSP 10705, 51712; UFBA 9078); Santa Inês (UFBA 10484–10490); São Francisco do Paraguaçu (UFBA 6236, 6245, 9903–9907); São Sebastião do Passé (UFBA 10049); Una (MZUSP 63725–63730, 67285, 142494–142496, 142518); Uruçuca (CFBH 13030, 13033–13035; MZUSP 33889); Varzedo (MZUSP 142497). Estado do Espírito Santo: Conceição da Barra (CFBH 2431; MNRJ 30059–30066); Domingos Martins (CFBH 10893, 10894, 10897; MNRJ 59431, 59433–59437, 59439); Linhares (CFBH 10880–10884, 10888–10891, 10895); Mimoso do Sul (CFBH 11123); Santa Teresa (CFBH 10898, 10899; MNRJ 1385, 1509, 1728, 1730, 9303, 30081, 40660). Estado de Minas Gerais: Aimorés, Itiúeta (MCNAM 7194, 9454); Antônio Dias (MZUFV 627, 628); Araçuaia (MZUFV 2982, 3311, 3314); Barão dos Cocais (MCNAM 756, 757, 10762, 11278); Caeté (MCNAM 864, 10471, 11435; MZUSP 30986, 30987); Cataguases (MZUFV 4226); Catas Altas (MCNAM 12874–12876, 12886, 12887; MNRJ 54998–55000); Cristália, Irapé (MCNAM 6626); Divinópolis (MCNAM 11384–11386); Grão Mogol (MCNAM 6599,

6877); Lima Duarte, Parque Estadual do Ibitipoca (MNRJ 46448–46451); Itabira (MCNAM 14, 55–59); Itamiri de Minas (MZUFV 5203); Jenipapo de Minas (MZUFV 6119); Juiz de Fora (MZUFV 3639); Lagoa Santa (MCNAM 96, 97, 642, 643, 673, 1776; MNRJ 1934, 30503, 30507, 33657–33659, 69508); Mariana (MCNAM 12895, 12889; MZUSP 137929, 137930; MZUFV 1110, 4760); Marliéria (MZUFV 1489, 3397); Nova Ponte, Araxá (MZUFV 1990); Poté (MZUFV 5637); Sabará (MCNAM 12488; MZUSP 33987, 33992–33994, 33996–33998); São Gonçalo do Rio Abaixo (MNRJ 21297, 21403, 21497, 21499, 21500, 31601, 32823, 43859, 69303, 69304); Rio Novo (MZUFV 4542); Serro (11487, 11529); Teófilo Otoni (CFBH 11492, 11557, 11558, 11565, 11566); Varginha (MCNAM 5695, 5697); Viçosa (MNRJ 1806, 10124; MZUSP 115054; MZUFV 1396, 1398, 1399, 2417, 2493; ZUEC 10910). Estado da Paraíba: Mamanguape (MNRJ 18053). Estado do Paraná: Guaraqueçaba (MNRJ 31581, 31582); Maringá (CFBH 17168, 17184, 17185); Morretes (MCT–PUCRS 2093). Estado de Pernambuco: Madre de Deus (ZUF RJ 8622); Jaqueira (ZUF RJ 7938). Estado do Rio de Janeiro: Angra dos Reis (MZUSP 7988, 7989, 30989; ZUF RJ 8479); Duque de Caxias (MNRJ 11631, 61912, 65646); Itatiaia (MZUSP 10813); Levi Gasparian (MNRJ 49556–19561); Miguel Pereira (MNRJ 31680, 31682, 69555; UFBA 298, 299); Paulo de Frontin (MNRJ 21686–21690); Petrópolis (CFBH 13951–13953, 13955, 13957, 13958; MNRJ 31406, 32495; ZUEC 10914, 10962); Rio de Janeiro, Jacarepaguá (MNRJ 2535, 11557); Rio de Janeiro, Tijuca (MNRJ 222, 1880, 3576, 3803, 3865; MZUSP 3062, 9835; ZUEC 13445); Teresópolis (MNRJ 2141, 69306, 69307; MZUSP 53452, 53453; ZUF RJ 2095, 2696, 4260). Estado do Rio Grande do Sul: Derrubadas (CFBH 21890); Dom Pedro de Alcântara (MCT–PUCRS 410–414, 437, 439, 1528, 9758); São Francisco de Paula (MCT–PUCRS 1797, 2491, 3230, 3598); Sapiranga (CFBH 12416). Estado de Santa Catarina: Angelina (CFBH 8484); Anita Garibaldi (MCT–PUCRS 8364, 8365, 8367, 8369, 8371, 8452, 8455, 9191); Corupá (CFBH 12431, 12435–12440; MZUSP 275, 1570–1574); Joinville (MNRJ 1526, 1988, 3062, 8315–8318); Novo Horizonte (MZUSP 34915, 34920–34922, 34926, 34946, 34947, 34963, 34968, 34970); Piçarras (MCT–PUCRS 2372, 1544); Porto Belo (MCT–PUCRS 1013; MNRJ 37302–37305); Santo Augusto (MNRJ 3843, 15193, 15194); Treviso (CFBH 12394–12398). Estado de São Paulo: Bairro Alto (CFBH 10559, 10564, 10566–10569); Botucatu (MNRJ 31468–31471, 37319, 37320; MZUSP 7076, 7165–7167, 7206, 7864, 7865; ZUEC 1225, 1226); Fartura (UFBA 7954); Itapeçerica da Serra (MZUSP 15353–15358); Itariri (CFBH 10640, 10642); Jacupiranga (MNRJ 64463,

64465–64468, 64470–64474); Paranapiacaba (MZUSP 9620, 10934, 11016, 11017, 115029, 133193–133195; MZUSP Field 673, 761, 762); Estação Ecológica da Boracéia (MZUSP 2341, 9963, 31007–31009, 31011, 37724, 124566, 129361); Santo Antônio do Pinhal (CFBH 14648); São Bernardo dos Campos (CFBH 10483–10485, 10488–10493; MZUSP 115034, 125950, 125951); São Luis do Paraitinga (CFBH 10768, 14661, 14662, 14666–14668, 14671, 14672, 14771, 14772); São Miguel Arcanjo (MZUSP 136060–136063; UFBA 7966, 8028, 9092–9096); São Paulo (MZUSP 183, 30995, 130230; ZUEC 417, 419); São Paulo, Rodoanel (MZUSP 140287–140295); São Paulo, Serra da Cantareira (MZUSP 123545, 123546, 129763, 141951); Sete Barras (ZUEC 10668); Teodoro Sampaio (CFBH 10101, 18308, 18365–18367); Ubatuba (MNRJ 4154, 70733, 70734, 70816; MZUSP 34333, 70742, 70743; ZUEC 3615, 3616, 9825, 9890). Estado do Sergipe: Areia Branca (MZUSP 38010); Itabaiana (MZUSP 142578–142582); Santa Luzia Itanhy (MNRJ 17957).

Hypsiboas albomarginatus. BRASIL: Estado da Bahia: Camaçari, Arembepe (UFBA 868–874); Camamu (UFBA 70–72); Itabuna (UFBA 9614); Ituberá (UFBA 3094–3119); Mata de São João (UFBA 4455–4468, 8159, 8336, 8340, 9337); Salvador (UFBA 2240–2244); Saubara (UFBA 9803–9805).

Hypsiboas crepitans. BRASIL: Estado da Bahia: Barreiras (8191–8194); Bom Jesus da Lapa (UFBA 7710); Caetité (8979–8980, 9001–9002); Encruzilhada (UFBA 8037–8043); Formosa do Rio Preto (UFBA 9286–9301); Ilhéus (UFBA 7792); Miguel Calmon (UFBA 8102–8109); Paulo Afonso (UFBA 7645).

Hypsiboas exastis. BRASIL: Estado da Bahia: Amargosa (UFBA 6413, 7367); Elísio Medrado (UFBA 8327).

Hypsiboas pardalis. BRASIL: Estado de São Paulo: São Miguel Arcanjo (MZUFBA 8149).

Hypsiboas lundii. BRASIL: Estado da Bahia: Caetité (UFBA 9711).

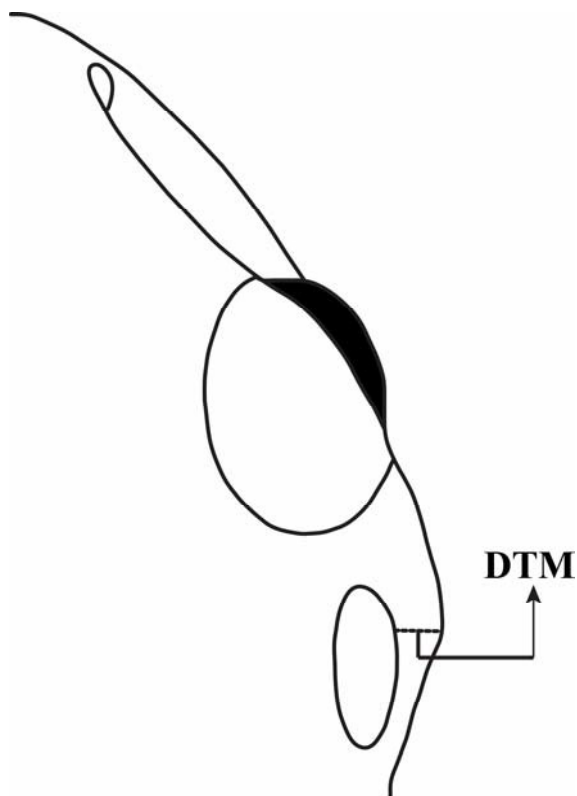


Figura 1

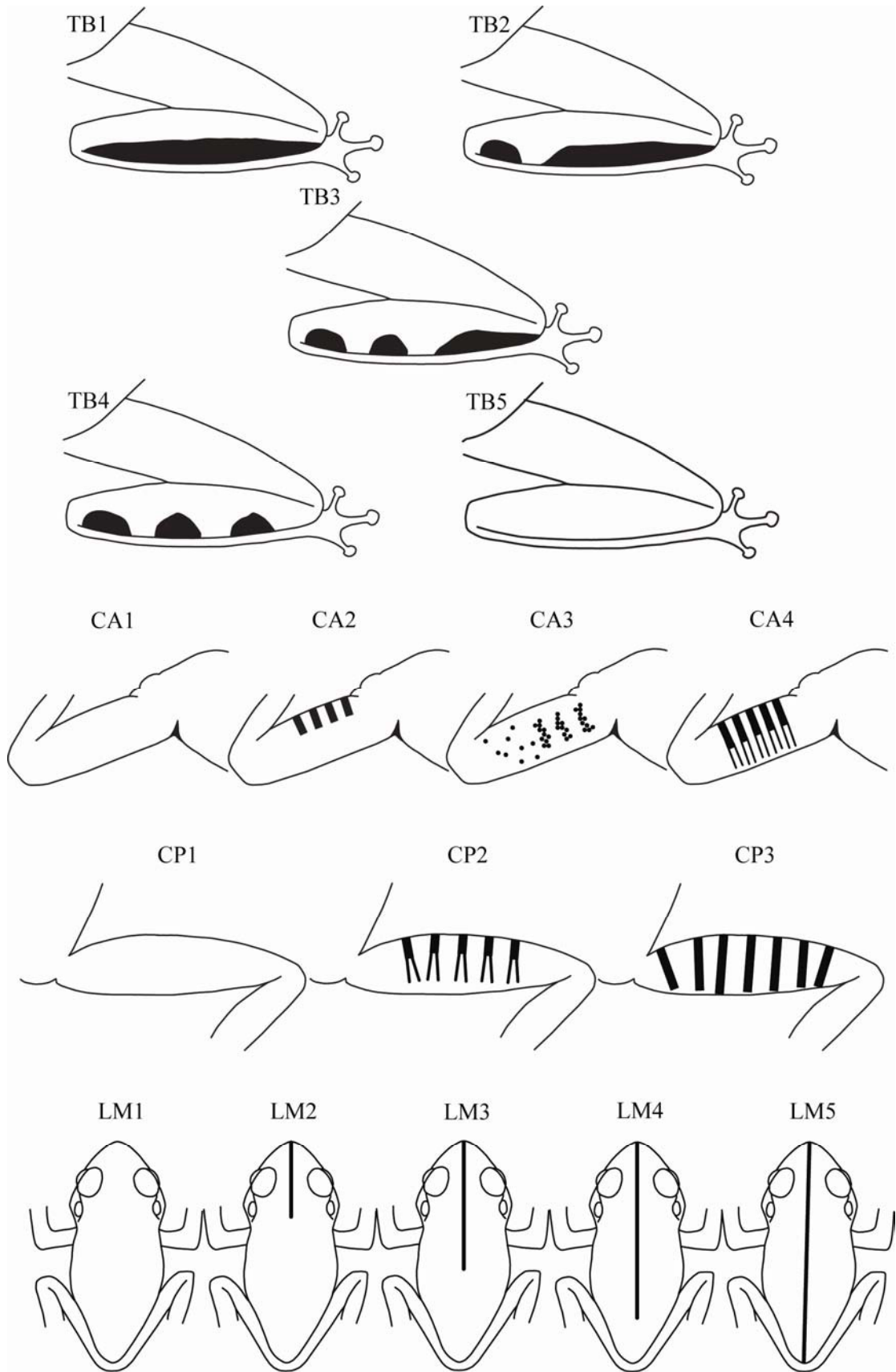


Figura 2

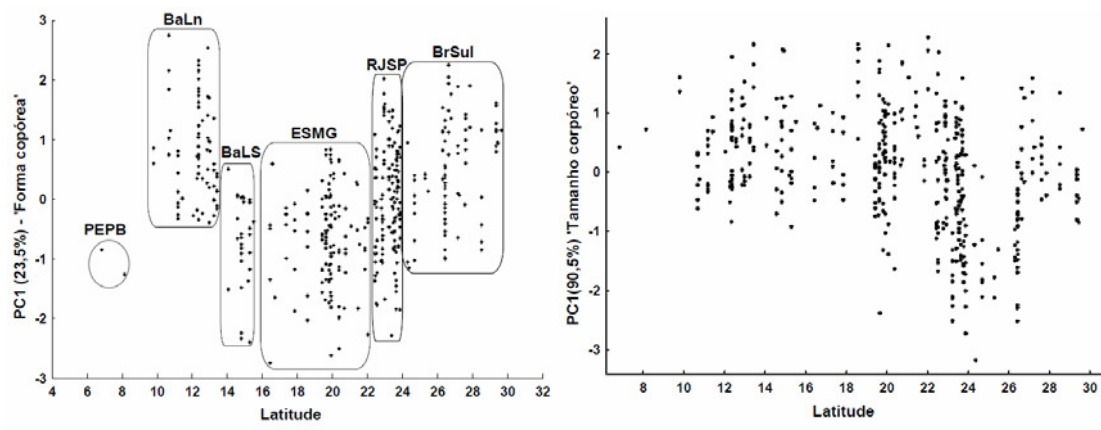


Figura 3

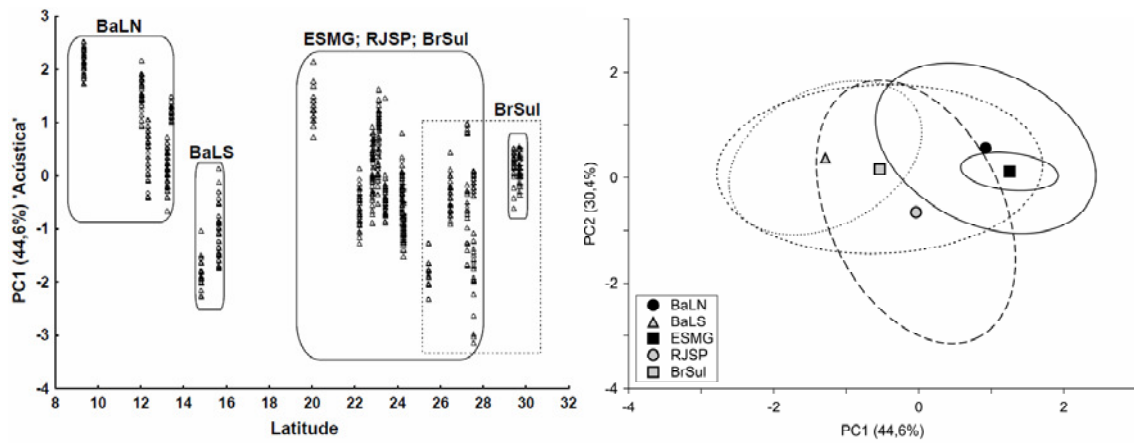


Figura 4

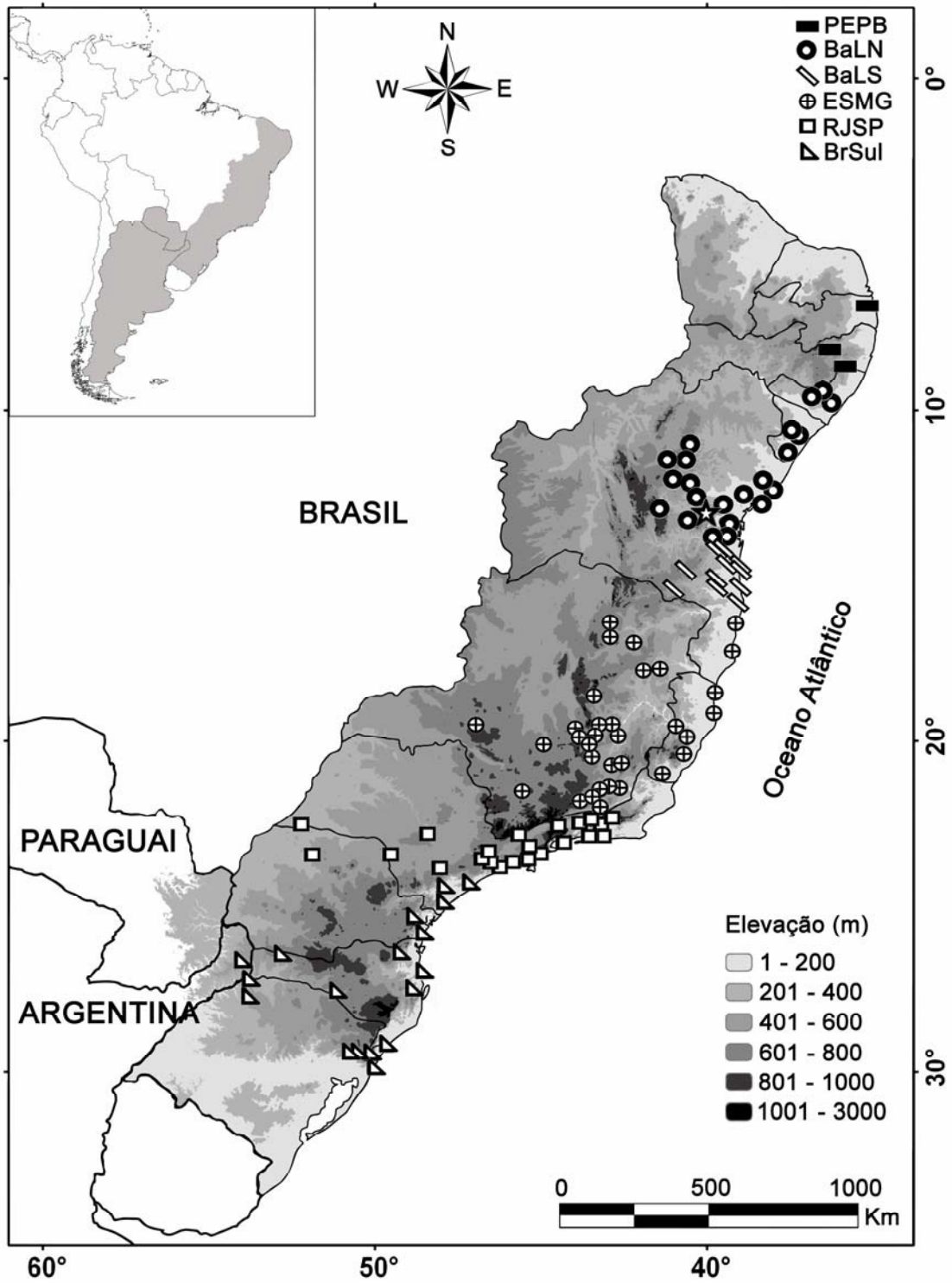


Figura 5

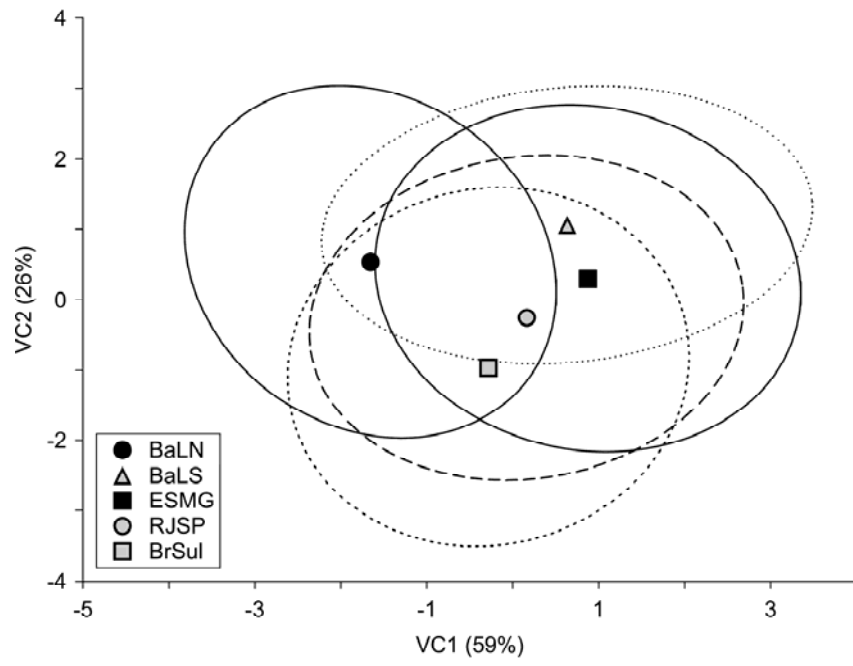


Figura 6

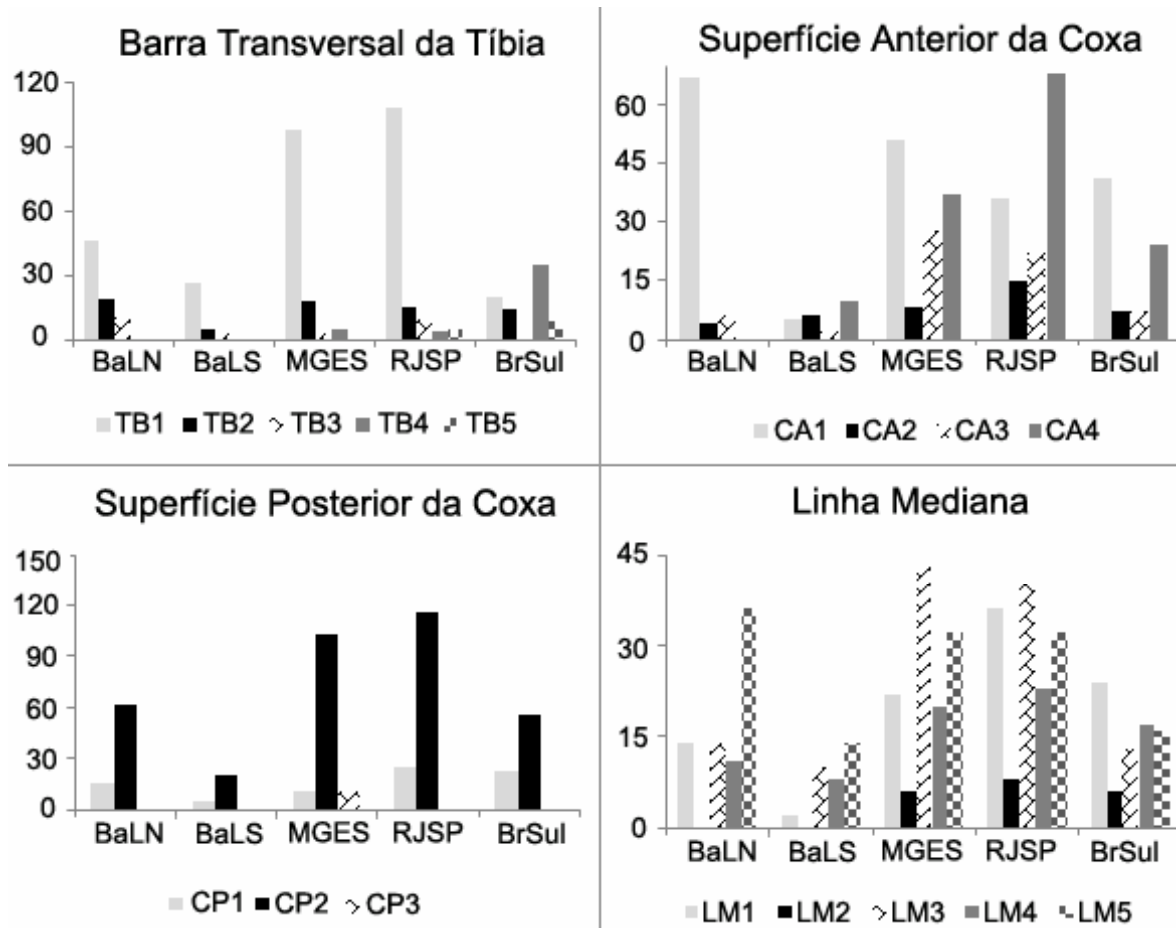


Figura 7

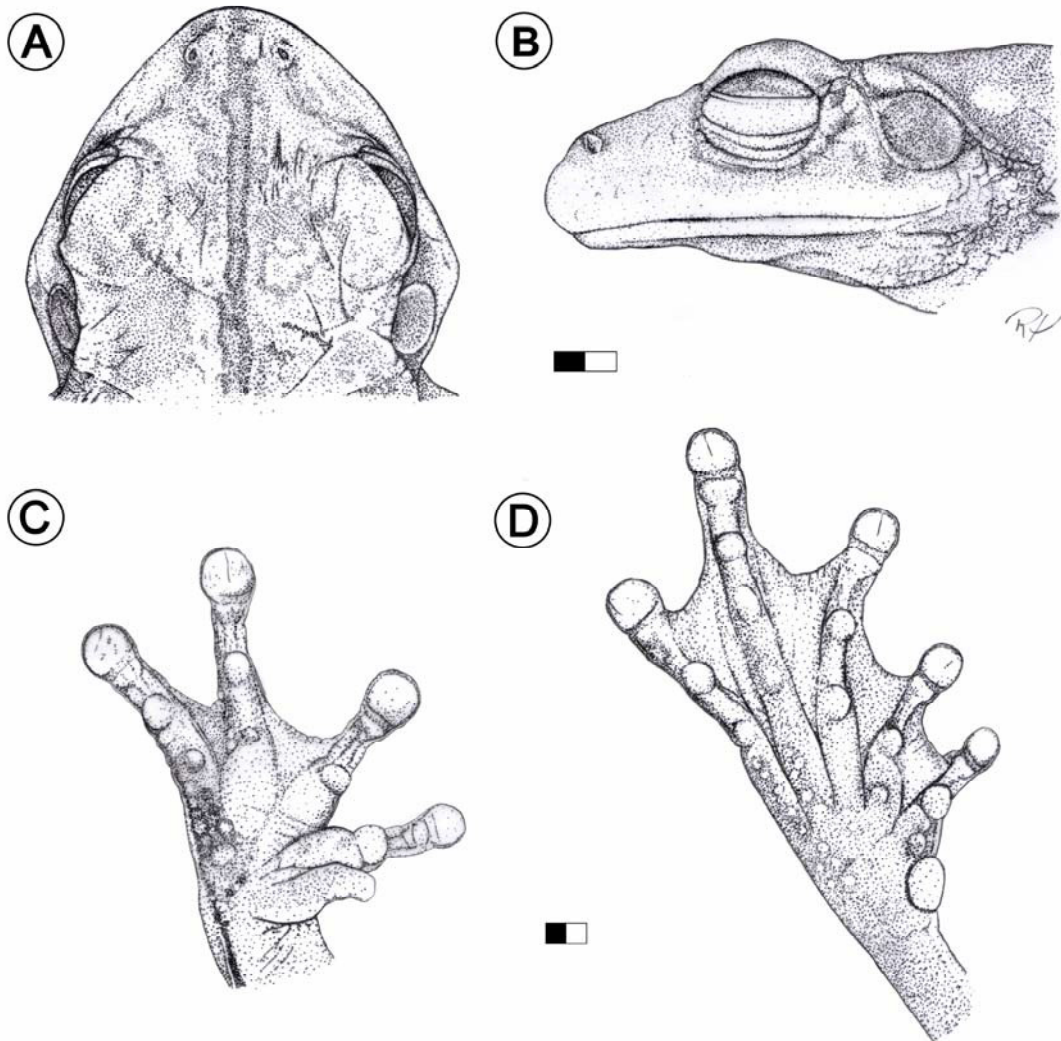


Figura 8

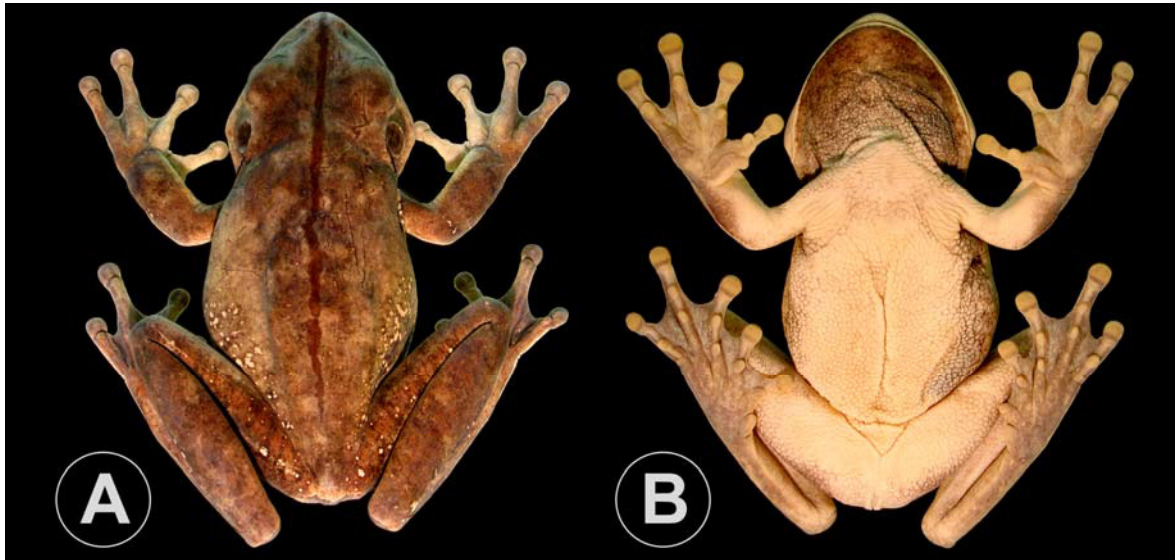
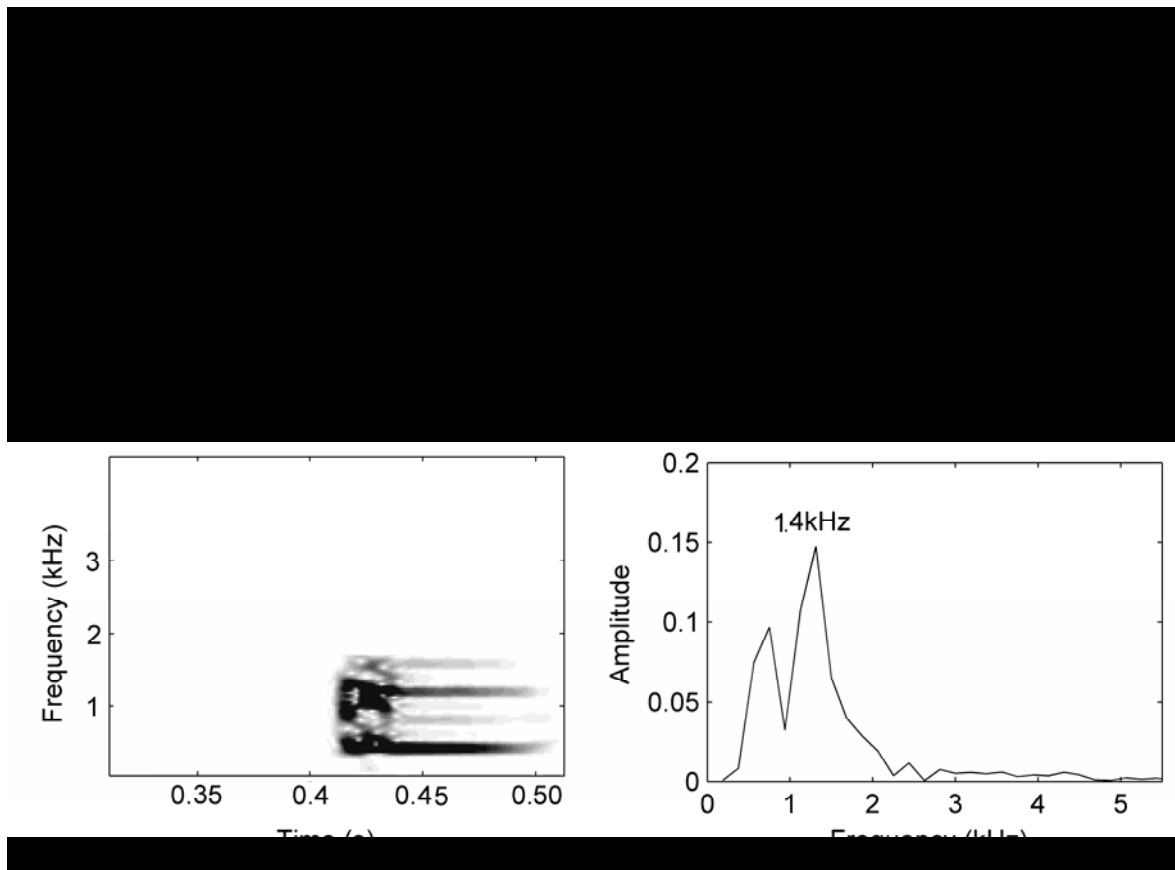


Figura 9

**Figura 10**

Conclusões finais

1. O exame apurado dos espécimes demonstrou que há uma ampla variação em populações de *Hypsiboas faber*, seguindo variação em *cline* sobre os caracteres morfológicos e acústicos, e variação em mosaico sobre os padrões de coloração.
2. As evidências de morfologia externa e acústica para *H. faber* apresentaram padrões congruentes com a diversidade genética, apontando grupos populacionais regionais distintos.
3. Os padrões de coloração não corroboraram com divergência entre os grupos populacionais e com a variação em *cline* apontados na morfologia e acústica.
4. Populações da região norte (BaLN) demonstraram ser a região mais divergente entre todos os grupos populacionais de *H. faber*, o que foi demonstrado por todas as evidências aqui testadas. Futuras análises moleculares poderão corroborar com esses dados para uma completa compreensão sob os processos de divergência que atuaram no Norte da distribuição.
5. Parâmetros da morfologia externa e do canto de anúncio de *H. faber* variaram quanto às frequências de ocorrência entre as unidades operacionais, mas não evidenciaram lacunas discretas que pudessem indicar delimitações de linhagens crípticas, levando a concluir que as amostras populacionais sob o nome de *Hypsiboas faber* tratam-se de uma linhagem (espécie).

Referências bibliográficas

- BERG, C. Batracios Argentinos. Enumeración sistemática, sinonímica de Los Batracios de la república Argentina. **Anales del Museu Nacional de Buens Aires**, v. 5, p. 147-226, 1896.
- BOKERMANN, W. C. A. **Lista anotada das localidades tipo de anfíbios brasileiros**. São Paulo: Serviço de Documentação - RUSP, 1966. 183 p.
- BROWN, W. L., JR.; WILSON, E. O. Character displacement. **Systematic Zoology**, v. 5, p. 49-64, 1956.
- CARAMASCHI, U.; NAPOLI, M. F. The nomenclatural status of the synonyms of *Hyla pardalis* Spix, 1824, and the taxonomic position of *Hyla biobeba* Bokerman & Sazima, 1973. **Journal of Herpetology**, v. 38, p. 501–509, 2004.
- CARAMASCHI, U.; NIEMEYER, H. The nomenclatural status of *Rana gaimardii* Bory de Saint-Vincent, 1828, and *Hyla quoyi* Bory de Saint-Vincent, 1828 (Anura, Hylidae). **Zootaxa**, v. 2655, p. 63–68, 2010.
- CARNAVAL, A. C. *et al.* Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. **Science**, v. 323, p. 785-789, 2009.
- CASTELLANO S. *et al.* Body size and calling variation in the green toad, *Bufo viridis*. **Journal of Zoology (London)**, v. 248, p. 83–90, 1999.
- CEI, J. M. Amphibians of Argentina. **Monitore Zoologico Italiano (N.S.), Monografia**, v. 2, 1980. p. 609 p.
- COCHRAN, D. M. Frogs of South-Eastern Brazil. **Bulletin of the United States National Museum**, v. 201, p. 1-423, 1955.
- COCHRAN, D. M.; GOIN, C. J. Frogs of Colombia. **Bulletin of the United States National Museum**, v. 288, p. 1–655, 1970.
- COCROFT, R. B.; RYAN, M. J. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. **Animal Behaviour**, v. 49, p. 283–303, 1995.
- DUELLEMAN, W. E. The Hylid frogs of Middle America. **Natural History Museum of the University of Kansas**, v. 1, p. 1-753, 1970.
- DUELLEMAN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. New York: McGraw-Hill Inc., 2004. 670 p.
- DUMÉRIL, A. M. C. ; BIBRON, G. **Érpetologie généralé**. Paris: Roret, 1841. 792 p.
- ENDLER, J. A. **Geographic variation speciation and clines**. Princeton: Princeton University Press, 1977. 247 p.

FAIVOVICH, J. *et al.* A molecular perspective on the phylogeny of the *Hyla pulchella* species group (Anura, Hylidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 32, p. 938–950, 2004.

FAIVOVICH, J. *et al.* Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hyliinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. **Bulletin of American Museum of Natural History**, v. 295, p. 1-245, 2005.

FROST, D. R. **Amphibian Species of the World: an Online Reference**. Version 5.5 (31 January, 2011), New York, 2011. Disponível em: <<http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>>. Acesso em: 10 mar. 2011.

GOELDI, E. A. Contributions to the knowledge of the breeding habits of some frogs (Hylidae) of the Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brazil. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 63, n. 1, p. 89-97, 1895.

GOMES, M. R.; PEIXOTO, O. L. Considerações sobre os girinos de *Hyla senicula* Cope, 1868 e *Hyla soaresi* Caramaschi & Jim, 1983 (Amphibia, Anura, Hylidae). **Acta Biologica Leopoldensia**, v. 13, p. 141-162, 1991.

GOSNER, K. L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. **Herpetologica**, v. 16, p. 183-190, 1960.

HEYER W. R.; MAXSON, L. R. Neotropical frog biogeography: paradigms and problems. **American Zoologist**, v. 22, p. 397-410, 1982.

HEYER, W. R.; MAXSON, L. R. Relationships, zoogeography, and speciation mechanisms of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). **Arquivos de Zoologia, São Paulo**, v. 30, n. 5, p. 341-373, 1983.

HEYER, W. R.; REID, Y. R. Does advertisement call variation coincide with genetic variation in the genetically diverse frog taxon currently known as *Leptodactylus fuscus* (Amphibia: Leptodactylidae)? **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 75, n. 1, p. 39-54, 2003.

HEYER, W. R. *et al.* Frogs of Boracéia. **Arquivos de Zoologia, São Paulo**, v. 31, n. 4, p. 231-410, 1990.

ICZN. **International Code of Zoological Nomenclature**. Fourth edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, 1999. Disponível em: <<http://www.iczn.org/iczn/index.jsp>>. Acesso em: 18 dez. 2010.

IZECKSOHN, E.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. **Anfíbios do município do Rio de Janeiro**. Rio de Janeiro: UFRJ, 2001. 148 p.

KLUGE, A. G. The gladiator frogs of Middle America and Colombia: A reevaluation of their systematics (Anura:Hylidae). **Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan**, n. 688, p. 1-24, 1979.

KOLENC, F. *et al.* 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.

LUTZ, B. Anfíbios anuros do Distrito Federal. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro**, v. 52, p. 155-238, 1954.

LUTZ, B. Noção de território em anfíbios anuros—*Hyla faber* Wied. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 32, p. 143-145, 1960.

LUTZ, B. **Brazilian species of *Hyla***. Austin: University of Texas Press, 1973. 260 p.

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.

MIRANDA-RIBEIRO, A. Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios (Anura) Brasileiros. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, v. 27, p. 1-227, 1926.

NAPOLI, M. F.; CARAMASCHI, U. Duas novas espécies de *Hyla* Laurenti, 1768 do Brasil central afins de *H. tritaeniata* Bokermann, 1965 (Amphibia, Anura, Hylidae). **Boletim do Museu Nacional, N.S., Zool.**, v. 391, p. 1-12, 1998.

NAPOLI, M. F.; CARAMASCHI, U. Geographic variation of *Hyla rubicundula* and *Hyla anataliasiasi*, with the description of a new species (Anura, Hylidae). **Alytes**, v. 16, n. 3-4, p. 165-189, 1999.

NAPOLI, M. F.; CARAMASCHI, U. 2000. Description and variation of a new Brazilian species of the *Hyla rubicundula* group (Anura, Hylidae). **Alytes, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris**, v. 17, n. 3-4, p. 165-184, 2000.

RYAN, M. J. Constraints and Patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In: FRITZSCH, B. *et al.* (Eds). **The evolution of the Amphibian auditory System**. New York: John Wiley, 1988. p. 637-677.

RYAN, M. J.; WILCZYNSKI, W. Evolution of intraspecific variation in the advertisement call of a cricket frog (*Acris crepitans*, Hylidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 44, p. 249-271, 1991.

SAZIMA, I. Distress call in newly metamorphosed Smith Frog, *Hyla faber* Wied. **Herpetologica**, v. 31, n. 4, p. 471-472, 1975.

SPIX, J. B. **Animalia Nova sive Species Novae Testudinum et Ranarum, quas in Itinere per Brasiliam Annis 1817-1820 Jussu et Auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis**. Munique: Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, 1824. 53 p.

VANZOLINI, P. E. A contribuição zoológica dos primeiros naturalistas viajantes no Brasil. **Revista USP**, v. 30, p. 190-238, 1996.

WIED-NEUWIED, M. **Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817**. Frankfurt a. M., H. L. Brönnner, 1820-21.

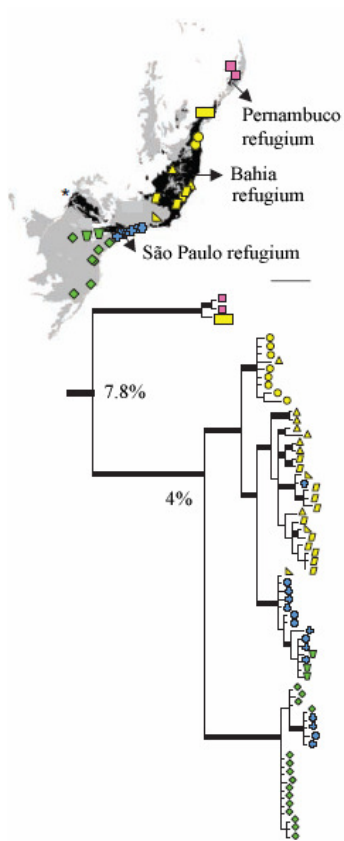
WIED-NEUWIED, M. **Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens**. Weimar, Frankfurt a. M., H. L. Brönnner. 1822-1831.

WIED-NEUWIED, M. Verzeichnis der Amphibien, welche im zweiten Bande der Naturgeschichte Brasiliens von Prinx Max von Wied Beschrieben. **Isis von Oken**, v. 14, p. 661-673, 1824.

WIED-NEUWIED, M. **Beiträge zur Naturgeschichte von Brasiliens**. Weimar: Landes-Industrie-Comptoirs, 1825. 614 p.

WIENS *et al.* An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 55, p. 871-882, 2010.

Anexo I



Anexo II

Normas para submissão de artigos a serem publicados no periódico ZOOTAXA (disponível em: <http://www.mapress.com/zootaxa/support/author.html>, acessado em 31 de Agosto de 2010), cujo conceito Qualis/CAPES, em 2011, é B1 na área de Ciências Biológicas I.

Preparation of manuscripts

1) *General*. All papers must be in English. Authors whose native language is not English are encouraged to have their manuscripts read by a native English-speaking colleague before submission. Nomenclature must be in agreement with the *International Code of Zoological Nomenclature* (4th edition 1999), which came into force on 1 January 2000. Author(s) of species name must be provided when the scientific name of any animal species is first mentioned (the year of publication needs not be given; if you give it, then provide a full reference of this in the reference list). Authors of plant species names need not be given. Metric systems should be used. If possible, use the common font New Times Roman and use as little formatting as possible (use only **bold** and *italics* where necessary and indentions of paragraphs except the first). Special symbols (e.g. male or female sign) should be avoided because they are likely to be altered when files are read on different machines (Mac versus PC with different language systems). You can code them as m# and f#, which can be replaced during page setting. The style of each author is generally respected but they must follow the following general guidelines.

2) The **title** should be concise and informative. The higher taxa containing the taxa dealt with in the paper should be indicated in parentheses: e.g. A taxonomic revision of the genus *Aus* (Order: family).

3) The **name(s) of all authors** of the paper must be given and should be typed in the upper case (e.g. ADAM SMITH, BRIAN SMITH & CAROL SMITH). The address of each author should be given in *italics* each starting a separate line. E-mail address(es) should be provided if available.

4) The **abstract** should be concise and informative. Any new names or new combinations proposed in the paper should be mentioned. Abstracts in other languages may also be included in addition to English abstract. The abstract should be followed by a list of **key words** that are not present in the title. Abstract and key words are not needed in short correspondence.

5) The arrangement of the **main text** varies with different types of papers (a taxonomic revision, an analysis of characters and phylogeny, a catalogue etc.), but should usually start with an **introduction** and end with a list of **references**. References should be cited in the text as Smith (1999), Smith and Smith (2000) or Smith *et al.* 2001 (3 or more authors), or alternatively in a parenthesis (Smith 2000; Smith & Smith 2000; Smith *et al.* 2001). All literature cited in the text must be listed in the references in the following format.

A) **Journal paper:**

Smith, A. (1999) Title of the paper. *Title of the journal in full*, volume number, page range.

B) **Book chapter:**

Smith, A. & Smith, B. (2000) Title of the Chapter. *In*: Smith, A, Smith, B. & Smith, C. (Eds), *Title of Book*. Publisher name and location, pp. x–y.

C) **Book:**

Smith, A., Smith, B. & Smith, C. (2001) *Title of Book*. Publisher name and location, xyz pp.

C) **Internet resources**

Author (2002) *Title of website, database or other resources*, Publisher name and location (if indicated), number of pages (if known). Available from: <http://xxx.xxx.xxx/> (Date of access).

Dissertations resulting from graduate studies and non-serial proceedings of conferences/symposia are to be treated as books and cited as such. Papers not cited must not be listed in the references.

Please note that (1) **journal titles must be written in full (not abbreviated)**; (2) journal titles and volume numbers are followed by a ","; (3) page ranges are connected by "n dash", not hyphen "-", which is used to connect two words. For websites, it is important to include the last date when you see that site, as it can be moved or deleted from that address in the future.

On the use of dashes: (1) Hyphens are used to link words such as personal names, some prefixes and compound adjectives (the last of which vary depending on the style manual in use). (2) En-dash or en-rule (the length of an 'n') is used to link spans. In the context of our journal that means numerals mainly, most frequently sizes, dates and page numbers (e.g. 1977–1981; figs 5–7) and also geographic or name associations (Murray–Darling River; a Federal–State agreement). (3) Em-dash or em-rule (the length of an 'm') are used far more infrequently, and are used for breaks in the text or subject, often used much as we used parentheses. In contrast to parentheses an em-dash can be used alone; e.g. What could these results mean—that Niel had discovered the meaning of life? En-dashes and em-dashes should not be spaced.

6) Legends of **illustrations** should be listed after the list of references. Small illustrations should be grouped into plates. When preparing illustrations, authors should bear in mind that the journal has a matter size of 25 cm by 17 cm and is printed on A4 paper. For species illustration, line drawings are preferred, although good quality B&W or colour photographs are also acceptable. See a guide [here](#) for detailed information on preparing plates for publication.

7) **Tables**, if any, should be given at the end of the manuscript. Please use the table function in your word processor to build tables so that the cells, rows and columns can remain aligned when font size and width of the table are changed. Please do not use Tab key or space bar to type tables.

8) **Keys** are not easy to typeset. In a typical dichotomous key, each lead of a couplet should be typed simply as a paragraph as in the box below:

1 Seven setae present on tarsus I ; four setae present on tibia I; leg I longer than the body; legs black in color ... Genus A
 - Six setae present on tarsus I; three setae present on tibia I; leg I shorter than the body; legs brown in color ... 2
 2 Leg II longer than leg I ... Genus B
 - Leg II shorter than leg I ... Genus C