

Universidade Federal de Minas Gerais
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Zoologia

Igor Rodrigues Fernandes

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DE PARATELMATOBIINAE OHLER & DUBOIS
(2012) (ANURA: LEPTODACTYLIDAE)

BELO HORIZONTE

2022

Igor Rodrigues Fernandes

**SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DE PARATELMATOBIINAE OHLER &
DUBOIS (2012) (ANURA: LEPTODACTYLIDAE)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, do Instituto de Ciências Biológicas da UFMG, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Zoologia.

Orientador: Paulo Christiano de Anchieta Garcia

BELO HORIZONTE

2022

043

Fernandes, Igor Rodrigues.

Sistemática filogenética de Paratelmatobiinae Ohler & Dubois (2012) (Anura: Leptodactylidae) [manuscrito] / Igor Rodrigues Fernandes. – 2022.

307 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Paulo Cristiano de Anchieta Garcia.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Zoologia. 2. Anuros. 3. Anatomia. 4. Fenótipo. 5. Evolução Biológica. 6. Taxonomia. I. Garcia, Paulo Cristiano de Anchieta. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 591



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ATA DE DEFESA DE TESE

IGOR RODRIGUES FERNANDES

Ao trigésimo dia do mês de março do ano de dois mil e vinte e dois, às quatorze horas, realizou-se, por webconferência, a defesa de Doutorado da Pós-Graduação em Zoologia, de autoria do Doutorando **Igor Rodrigues Fernandes** intitulada: "Sistemática filogenética de Paratelmatoibiinae Ohler & Dubois (2012) (Anura: Leptodactylidae)". Abrindo a sessão, o Presidente da Comissão, Prof. Dr. Paulo Christiano de Anchieta Garcia, após dar a conhecer aos presentes o teor das Normas Regulamentares do Trabalho Final, passou a palavra para o candidato para apresentação de seu trabalho. Esteve presente a Banca Examinadora composta pelos membros: Ivan Sergio Nunes Silva Filho, Mario Alberto Cozzuol, Pedro Paulo Goulart Tauci, Rachel Montesinos Martins Pereira, e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa do candidato. Após a arguição, apenas os Srs. Examinadores permaneceram na sala para avaliação e deliberação acerca do resultado final, a saber: o trabalho foi APROVADO SEM ALTERAÇÕES

Belo Horizonte, 30 de março de 2022

Assinatura dos membros da banca examinadora



Documento assinado eletronicamente por **Pedro Paulo Goulart Tauci, Usuário Externo**, em 31/03/2022, às 08:57, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Rachel Montesinos Martins Pereira, Usuário Externo**, em 31/03/2022, às 09:22, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Paulo Christiano de Anchieta Garcia, Professor do Magistério Superior**, em 31/03/2022, às 09:50, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Mario Alberto Cozzuol, Membro**, em 18/04/2022, às 11:16, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Ivan Sergio Nunes Silva Filho, Usuário Externo**, em 18/04/2022, às 13:29, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020.



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1348871** e o código CRC **2564F132**.

Agradecimentos

Agradeço a Deus por tudo que passei até o presente momento.

Ao professor, orientador e amigo professor Paulo Garcia pela oportunidade de trabalharmos juntos por tanto tempo.

A minha família que me apoiou apesar de ninguém saber exatamente o que eu faço.
Aos meus pais que me deram condições de seguir pra onde eu quisesse.

A Ediany que compartilhou comigo grande parte dos momentos da minha estadia no doutorado, pela força, esperança e animação.

Ao Tiago Pezzuti pelo apadrinhamento, músicas, amizade e experiências que vivemos ao longo de tantos anos.

Aos professores German e Mário pelos ensinamentos em anatomia.

A Carol por ser minha parceira de doutorado, esportes, comilanças e apertos em campo.

A Barbara Zaidan pela ajuda na confecção da tese, amizade e discussões sobre a vida.

Ao Empada pelas colaborações para a Tese e refinamento do artigo.

A Rachel Montesinos pelas discussões sistemáticas e alegria.

A Dani pelo carinho, Raíla pelo astral nordestino e a ambas pelos momentos de diversão.

A todos do laboratório de Herpetologia, Johnny, Fifi, Carol Peixes, Brenda e Brendo pela companhia, discussões e diversão compartilhadas.

Resumo

Paratelmatoibiinae é uma subfamília de pequenas rãs endêmicas do Brasil distribuídas no Cerrado e Mata Atlântica. Atualmente é composta por 14 espécies alocadas em quatro gêneros, *Crossodactylodes* (cinco espécies), *Paratelmatoibius* (sete espécies), *Rupirana* (uma espécie) e *Scythrophrys* (uma espécie). Embora apenas recentemente análises filogenéticas com amostragem extensa tenham sido realizadas para a subfamília, ainda existem lacunas de conhecimento referentes à sua morfologia interna. O presente trabalho almeja suprir parte dessa lacuna referente à avaliação da anatomia geral de tecidos moles e osteologia combinando esses dados com outros de morfologia externa, comportamento e moleculares já presentes na literatura numa matriz de evidência total. Dessa forma, é possível avaliar a importância dos dados fenotípicos para a construção das relações de parentesco entre espécies e gêneros e compreender a evolução das características das espécies e clados. Foram amostradas 11 espécies com exemplares disponíveis em Paratelmatoibiinae para o grupo interno, e cinco em Leptodactylinae, seis em Leiuperinae e uma em Cycloramphidae para o grupo externo. 224 caracteres morfológicos e comportamentais foram levantados e somados a sequências moleculares, três mitocondriais e quatro nucleares (aproximadamente 6221 pares de bases). Para reconstrução das relações de parentesco foi utilizada a metodologia de Parcimônia. As relações internas de Paratelmatoibiinae foram todas recuperadas como previamente propostas por Santos et al. (2020), com suporte variável de alto a baixo. Novas sinapomorfias foram propostas para os clados internos de Paratelmatoibiinae e novos posicionamentos sugeridos para *Crossodactylodes pintoii* e *Paratelmatoibius lutzii*. Entretanto, ainda existem relacionamentos que precisam ser elucidados (como o de *Paratelmatoibius mantiqueira*) e a obtenção de dados de espécies com poucos exemplares pode revelar novos relacionamentos e novas sinapomorfias.

Palavras-chave: Anatomia. Caracteres fenotípicos. Evolução. Homologia. Taxonomia integrativa.

Abstract

Paratelmatoibiinae is a Leptodactylidae subfamily composed by tiny endemic frogs from Brazil that inhabit the Cerrado and Atlantic Forest biomes. Currently is composed by 14 species distributed in four genera, *Crossodactylodes* (five species), *Paratelmatoibius* (seven species), *Rupirana* (one species), and *Scythrophrys* (one species). Despite the recent progress in the subfamily species sampling for external morphology and phylogenetic studies, some internal morphology shortfalls still remain. The present work aims to address part of this problem and provide information about soft tissues gross anatomy and osteology, combining this new information with external morphology, behavioral and molecular data already available in the literature to make a total evidence matrix. This will contribute to the understanding of the phenotypic data for the subfamily phylogenetics and the character evolution in the clades. Eleven species were sampled in Paratelmatoibiinae (ingroup); five in Leptodactylinae; six in Leiuperinae; and one in Cycloramphidae (outgroup). 224 morphological and behavioral characters were proposed and combined with molecular sequences (three mitochondrial and four nuclear). The phylogenetic analysis was performed under the Parsimony criterion. The internal relationships recovered in Paratelmatoibiinae were the same found in previous studies with variable support. New morphological synapomorphies were proposed to support the internal clades of Paratelmatoibiinae and new phylogenetic positions hypothesized for *Crossodactylodes pintoii* and *Paratelmatoibius lutzii*. Nevertheless, some phylogenetic relations still need elucidation (e.g. *Paratelmatoibius*

mantiqueira) and the data enhancement of some poorly sampled species can reveal new phylogenetic topologies and synapomorphies.

Keywords: Anatomy. Phenotypic characters. Evolution. Homology. Integrative taxonomy.

Lista de Figuras

Figura 1. Saco vocal em machos de (A) <i>C. izecksohni</i> (UFMG 14181) e (B) <i>S. sawayae</i> (CFBH 69090).....	28
Figura 2. Vista lateral da região ocular de <i>S. sawayae</i> (UFMG 3242).....	29
Figura 3. Vista lateral da cabeça de machos de (A) <i>C. izecksohni</i> (UFMG 14181) e (B) <i>S. sawayae</i> (CFBH 69090).	33
Figura 4. Superfície palmar de machos de (A) <i>C. izecksohni</i> (UFMG 14181) e (B) <i>S. sawayae</i> (CFBH 69090).....	37
Figura 5. Calosidades nupciais em (A) <i>R. cardosoi</i> (UFMG 7919), (B) <i>C. itambe</i> (UFMG 14031), (C) <i>P. lutzii</i> (MZUSP 94636) e (D) <i>S. sawayae</i> (CFBH 6067).....	42
Figura 6. Superfície plantar de machos de (A) <i>C. izecksohni</i> (UFMG 14181) e (B) <i>S. sawayae</i> (CFBH 69090).....	48
Figura 7. Região cloacal de machos de (A) <i>C. izecksohni</i> (UFMG 14181) e (B) <i>S. sawayae</i> (CFBH 69090).....	50
Figura 8. Membro posterior de macho de <i>R. cardosoi</i> (UFMG 7916) em (A) vista dorsal e (B) vista ventral.	53
Figura 9. Vista ventral de macho de <i>C. itambe</i> (UFMG 14188).	55
Figura 10. Vista ventral de macho de <i>C. itambe</i> (UFMG 14188).	58
Figura 11. Corte de tegumento de <i>E. petersi</i> (MZUSP 62051) evidenciando macroglândulas.	61
Figura 12. Vista lateral de machos de (A) <i>L. lineatus</i> (MZUSP 95557) e (B) <i>S. sawayae</i> (CFBH 69090).....	64
Figura 13. Vísceras. (A) pulmão e fígado de <i>P. gaigeae</i> (MZUSP 138661); (B) pulmão de <i>P. poecilogaster</i> (UFMG 3240); (C) baço <i>S. sawayae</i> (UFMG 20659); e (D) rim e testículo de <i>P. lutzii</i> (MZUSP 94624).	73

Figura 14. Coração de (A) <i>S. sawayae</i> (UFMG 20659) e (B) <i>P. gaigeae</i> (MZUSP 138661) evidenciando células pigmentares.	74
Figura 15. Crânio em vista dorsal de (A) <i>Paratelmatoobius lutzii</i> (MZUSP 94624) e (B) <i>Scythrophrys sawayae</i> (UFMG 20658).	80
Figura 16. Crânio de <i>Scythrophrys sawayae</i> (UFMG 20658) em vista lateral.	91
Figura 17. Crânio em vista ventral de (A) <i>Paratelmatoobius lutzii</i> (MZUSP 94624) e (B) <i>Scythrophrys sawayae</i> (UFMG 20658).	99
Figura 18. Aparato hiolaringeal de <i>Paratelmatoobius lutzii</i> (MZUSP 94624).	105
Figura 19. Cintura escapular de <i>Scythrophrys sawayae</i> (UFMG 20658).	112
Figura 20. Vista dorsal das vértebras de <i>Scythrophrys sawayae</i> (UFMG 20658).	118
Figura 21. Mão em vista dorsal de (A) <i>Crossodactylodes itambe</i> (UFMG 14033) e (B) <i>Scythrophrys sawayae</i> (UFMG 20658).	122
Figura 22. Estilopódio anterior e posterior de <i>Scythrophrys sawayae</i> (UFMG 20658). Úmero em vista (A) lateral esquerda e (B) dorsal. Fêmur em vista dorsal (C). (UFMG 20658)	128
Figura 23. Tarso de (A) <i>Crossodactylodes itambe</i> (UFMG 14033) e (B) <i>Paratelmatoobius lutzii</i> (MZUSP 94624).	131
Figura 24. Árvore de consenso estrito com suporte (Jackknife/Bremer) da análise de evidência total.	136
Figura 25. Árvore mais parcimoniosa com valores de Jackknife da análise com os dados moleculares.	146
Figura 26. Árvore de consenso estrito com suporte (Jackknife/Bremer) da análise com dados morfológicos.	147
Figura 27. Otimização do caráter 19, calosidades nupciais.	151
Figura 28. Otimização do caráter 118, Esquamosal, comprimento do ramo zigomático em relação ao ótico.	153

Figura 29. Otimização do caráter 151, vômer contato com neopalatinos..	154
Figura 30. Otimização do caráter 196, número de elementos distais do pré-pólex.....	155
Figura 31. Otimização do caráter 15, fímbrias no dedo III..	157
Figura 32. Otimização do caráter 46, flap cloacal.....	158
Figura 33. Otimização do caráter 68, faixa escura dorsolateral..	159
Figura 34. Otimização do caráter 104, esfenetmoide, contato com a fenestra óptica..	161
Figura 35. Otimização do caráter 183, diminuição dos processos transversos vertebrais em direção caudal.....	162
Figura 36. Otimização do caráter 191, proporção processo transverso vértebra sacral VIII/diapófise sacral.....	163
Figura 37. Otimização do caráter 214, crista ventral do fêmur.....	164
Figura 38. Otimização do caráter 223, número de ovos por desova.....	165
Figura 39. Otimização do caráter 224, desova, deposição.....	167
Figura 40. Otimização do caráter 211, proporção, largura crista lateral umeral/úmero..	169
Figura 41. Otimização do caráter 212, proporção, extensão da crista lateral umeral/úmero..	170
Figura 42. Otimização do caráter 112, proporção, extensão dos dentes sobre a maxila..	172
Figura 43. Otimização do caráter 173, forma da extremidade distal do cleitro.....	173
Figura 44. Otimização do caráter 179, direcionamento da clavícula.....	174
Figura 45. Otimização do caráter 31, projeção tegumentar nos artelhos.....	176
Figura 46. Otimização do caráter 107, proximidade entre os nasais.....	177
Figura 47. Otimização do caráter 127, columela.....	178
Figura 48. Otimização do caráter 199, formato das falanges terminais dos dedos.....	179
Figura 49. Otimização do caráter 1, saco vocal.....	181
Figura 50. Otimização do caráter 48, textura da pele dorsal.....	182

Figura 51. Otimização do caráter 154, dentes vomerianos.....	184
Figura 52. Otimização do caráter 126, pterigoide, ramo anterior, região de articulação com a maxila em relação ao fenestra óptica.....	185
Figura 53. Otimização do caráter 53, pele ventral da coxa, textura.	187
Figura 54. Otimização do caráter 24, calosidade nupcial, extensão sobre a falange....	189
Figura 55. Otimização do caráter 66, glândula inframandibular.	190
Figura 56. Otimização do caráter 71, abdome, pigmentação de contraste.	191
Figura 57. Otimização do caráter 151, vômer, contato com neopalatinos.	192
Figura 58. Otimização do caráter 196, número de elementos distais do pré-polex.....	193
Figura 59. Otimização do caráter 206, úmero, crista paraventral.....	194
Figura 60. Otimização do caráter 8, ânulo timpânico, visibilidade através da pele.	197
Figura 61. Otimização do caráter 20, calosidade nupcial, divisão.	198
Figura 62. Otimização do caráter 58, macroglândulas inguinais.	199
Figura 63. Otimização do caráter 67, glândula inframandibular, visibilidade externa.	200
Figura 64. Otimização do caráter 5, tubérculos na pálpebra, visibilidade externa.....	201
Figura 65. Otimização do caráter 34, pregas transversais nas tíbias.	203
Figura 66. Otimização do caráter 93, crânio, largura em relação ao comprimento.....	204

Sumário

Capítulo 1: Sistemática filogenética de Paratelmatobiinae Ohler & Dubois (2012) (Anura: Leptodactylidae).....	16
1. Introdução	16
2. Material e Métodos	22
2.1 Táxons analisados (lista do material analisado no Apêndice 1)	22
2.2 Caracteres	23
2.3 Análise filogenética	25
3. Resultados.....	26
3.1 Caracteres	26
Morfologia externa 1-76	26
Vísceras 77-92	67
Osteologia 93-216.....	75
Hábitos reprodutivos 217-224	131
3.2 Análises filogenéticas (Figura 24).....	134
4. Discussão	148
4.1 Análise filogenética de evidência total	148
4.2 Agrupamentos e sinapomorfias	150
Paratelmatobiinae + Leiuperinae	150
Paratelmatobiinae	156
(<i>Scythrophrys</i> (<i>Paratelmatobius</i> , <i>Crossodactylodes</i>)).....	159
(<i>Paratelmatobius</i> , <i>Crossodactylodes</i>).....	167

<i>Scythrophrys</i>	170
<i>Crossodactylodes</i>	174
(<i>C. pintoi</i> (<i>C. izecksohni</i> , (<i>C. itambe</i> , <i>C. septentrionalis</i>)))	179
(<i>C. izecksohni</i> , (<i>C. itambe</i> , <i>C. septentrionalis</i>)).....	184
(<i>C. itambe</i> , <i>C. septentrionalis</i>).....	186
<i>Paratelmatobius</i> (<i>P. mantiqueira</i> , (<i>P. poecilogaster</i> (<i>P. gaigeae</i> , <i>P. lutzii</i>)), (<i>P. yepiranga</i> (<i>P. cardosoi</i> , <i>P. segallai</i>))	187
(<i>P. poecilogaster</i> (<i>P. gaigeae</i> , <i>P. lutzii</i>))	195
(<i>P. gaigeae</i> , <i>P.lutzii</i>)	200
(<i>P. yepiranga</i> (<i>P. cardosoi</i> , <i>P. segallai</i>)).....	204
(<i>P. cardosoi</i> , <i>P. segallai</i>)	206
<i>Rupirana cardosoi</i>	206
5. Conclusões	207
Referências bibliográficas	208
APÊNDICE 1 - lista de material analisado.....	219
APÊNDICE 2 - número de acesso do GenBank das sequências moleculares utilizadas.....	224
APÊNDICE 3 - Matriz morfológica	226
Capítulo 2: Osteological data reveal new synapomorphies for the bromeliad-dwelling genus <i>Crossodactylodes</i> (Anura: Leptodactylidae: Paratelmatobiinae).....	239
Abstract.....	239
Introduction.....	241

Material and Methods	243
Results.....	245
Discussion.....	258
Conclusions.....	261
References.....	263
APPENDIX 1 - Specimens examined	269
SUPPLEMENTARY FILE 1 - Morphological matrix	278
SUPPLEMENTARY FILE 2 - GenBank accession numbers.	280
SUPPLEMENTARY FILE 3 - Character propositions.	281

Capítulo 1: Sistemática filogenética de Paratelmatoibiinae Ohler & Dubois (2012) (Anura: Leptodactylidae)

1. Introdução

Leptodactylidae Werner, 1896 é uma família de anfíbios anuros com 232 espécies conhecidas e distribuição por quase todo continente americano, do sul da América do Norte até o sul da América do Sul (Frost 2021). Seus integrantes estão alocados em três subfamílias, Leptodactylinae Werner, 1896 (116 espécies), Leiuperinae Bonaparte, 1850 (101 espécies) e Paratelmatoibiinae Ohler & Dubois, 2012 (14 espécies) (Frost 2021). Até chegar à configuração atual (Pyron & Wiens 2011), a família passou por diversas modificações ao longo do tempo. Paratelmatoibiinae tem distribuição restrita ao Brasil e é composta por quatro gêneros, *Crossodactylodes* Cochran, 1938 (cinco espécies), *Paratelmatoibius* Lutz & Carvalho 1958 (sete espécies), *Rupirana* Heyer, 1999 (uma espécie) e *Scythrophrys* Lynch, 1971 (uma espécie). As espécies têm tamanho relativamente pequeno e habitam o Cerrado e Mata Atlântica. A seguir uma breve contextualização histórica da sistemática focada em Paratelmatoibiinae, objeto de estudo desse trabalho.

O primeiro grande trabalho sobre a família remete a Lynch (1971). Nesse estudo, o autor categoriza os gêneros por similaridade baseado em morfologia externa, osteologia, miologia e história natural. Na época, além das subfamílias Neotropicais, Ceratophryinae, Leptodactylinae (*Paratelmatoibius*), Elosiinae, Telmatobiinae (Grypocini - *Crossodactylodes*), a família incluía espécies pertencentes à Oceania (Cyclorantinae e Myobatrachinae) e sul-

africanas (Heleophryninae). *Scythrophrys sawayae* (Cochran, 1953), gênero descrito no artigo, não foi alocado em nenhum grupo permanecendo com posição incerta (*incertae sedis*).

Em 1975, Heyer corrobora, com pequenas alterações, os achados de Lynch (1971) em relação às espécies do neotrópico, utilizando um método combinatório computacional que localiza agrupamentos não redundantes gerados por conjuntos únicos de estados (transformações). Esse método foi usado para um conjunto de caracteres de natureza semelhante ao de Lynch. Essa foi a primeira tentativa de recapitulação de filogenia para o grupo segundo os princípios de Henning (1966). Dentre as modificações propostas está o agrupamento de *Crossodactylodes*, *Paratelmatobius*, *Scythrophrys*, *Craspedoglossa* Müller, 1922, *Crossodactylus* Duméril & Bibron, 1841, *Cycloramphus* Tschudi, 1838, *Megaelosia* Miranda-Ribeiro, 1923, *Thoropa* Cope, 1865 e *Zachaenus* Cope, 1866 em um grupo monofilético (sem categorização hierárquica) denominado Grypscines.

O grande desmembramento da família veio com as técnicas moleculares. Na filogenia dos anfíbios de Frost (2006), Leptodactylidae foi demonstrada polifilética e uma nova proposta de seus integrantes realizada. Nessa proposta, as espécies estavam limitadas à distribuição Neotropical e a família continha basicamente todos os gêneros atuais. Os gêneros componentes eram *Edalorhina* Jimenez de la Espada, 1870, *Engystomops* Jimenez de la Espada, 1872, *Eupemphix* Steindachner, 1863, *Hydrolaetare* Gallardo, 1963, *Leptodactylus* Fitzinger, 1826, *Adenomera* Steindachner, 1867, *Lithodytes* Fitzinger, 1843, *Vanzolinius* Heyer, 1974, *Paratelmatobius* Lutz & Carvalho, 1958, *Physalaemus* Fitzinger, 1826, *Pleurodema* Tschudi, 1838, *Pseudopaludicola* Miranda-Ribeiro, 1926, *Scythrophrys* Lynch, 1971, *Somuncuria* Lynch, 1978. Não foram incluídos em Leptodactylidae os gêneros *Crossodactylodes* (alocado em Cycloramphidae) e *Rupirana* (*incertae sedis*).

No mesmo ano houve a separação de Leptodactylidae em duas famílias: Leiuperidae e Leptodactylidae (Grant *et al.* 2006), dessa vez a partir de uma análise de evidência total. Os integrantes de Leptodactylidae foram *Hydrolaetare*, *Leptodactylus*, *Paratelmatoobius* e *Scythrophrys*; e os de Leiuperidae *Edalorhina*, *Engystomops*, *Eupemphix*, *Physalaemus*, *Pleurodema*, *Pseudopaludicola* e *Somuncuria*. *Crossodactylodes* foi mantido no mesmo grupo de Frost (2006).

O trabalho de Pyron & Wiens (2011), que contemplou a filogenia de anfíbios numa abordagem molecular, trouxe novas propostas e mudanças. Começando pela reunificação de Leiuperidae e Leptodactylidae numa única família. Isso porque Leptodactylidae seria parafilético em relação à Leiuperidae, já que *Paratelmatoobius* e *Scythrophrys* seriam mais proximamente relacionados à última que à primeira. Decidiu-se então pela criação das subfamílias Leptodactylinae e Leiuperinae, além da proposição de uma nova para os dois gêneros mencionados, Paratelmatoobiinae. A composição de Leptodactylinae e Leiuperinae não sofreu alterações outras em relação às antigas famílias que representavam (senão a retirada dos gêneros citados de Leptodactylidae). Novamente os gêneros *Crossodactylodes* e *Rupirana* não foram amostrados e, juntamente com *Zachaenus*, ficaram por serem inseridos posteriormente em algum clado em Hyloidea já que Cycloramphidae (*sensu* Frost 2006) se mostrou polifilético na análise.

Embora Leptodactylidae permaneça atualmente na mesma conformação, ela não foi imediatamente aceita com o trabalho de Pyron & Wiens (2011). Isso porque os autores não forneceram uma diagnose para Paratelmatoobiinae, tornando o nome nulo segundo o Código de Nomenclatura Zoológica. Isso foi posteriormente corrigido por Ohler & Debois (2012), que forneceram diagnose para o grupo a partir de trabalhos passados. Paratelmatoobiinae foi definido por: rãs pequenas de comprimento de 14-30 mm, com dentes vomerianos, tímpano visível ou não, pupila horizontal, pontas dos dedos estreitas, dedo I curto, membranas

interdigitais de pequenas a grandes, artelhos com franjas, tubérculo metatarsal externo presente, tubérculo metatarsal interno não aumentado ou em forma de pá, corpo desprovido de glândulas, pregas dorsolaterais presentes, 24 cromossomos com banda C heterocromática intersticial e cromossomo portador de NOR (cromossomo 10 ou homólogo). As espécies do grupo são terrestres, florestais e se reproduzem em lagos (algumas espécies de *Paratelmatoobius* depositam ovos em terra que eclodem em larvas aquáticas).

Em seguida Fouquet et al. (2013), avaliando a posição de *Crossodactylodes* e *Rupirana* em Hyloidea a partir de dados moleculares, corroboraram o monofiletismo e composição da família e recuperaram os gêneros como integrantes de Leptodactylidae, mais especificamente em Paratelmatoobiinae, dando ao grupo sua conformação atual. As relações encontradas foram (*Rupirana* (*Crossodactylodes* (*Paratelmatoobius*, *Scythrophrys*))). Entretanto, não consideraram o trabalho de Ohler e Dubois (2012) que validava Paratelmatoobiinae, e propuseram Crossodactylodinae (já que *Crossodactylodes* é o gênero mais antigo do grupo), nome que não pode ser utilizado por se tratar de sinônimo júnior. A diagnose da subfamília foi baseada principalmente em transformações moleculares, apesar dos autores discorrerem sobre algumas possíveis características morfológicas que poderiam vir a ser diagnósticas. Elas foram: a ausência (em três espécies de *Crossodactylodes* e *Pa. lutzii*) ou presença (*Pa. cardosoi*, *Scythrophrys* e outros Leptodactylidae) de columela; a ausência (*C. izecksohni* e *C. pintoii*) ou presença (*C. bokermanni*, *Scythrophrys*, *Paratelmatoobius* e *Rupirana*) de dentes vomerianos; o tipo de asperidades nupciais (espinhos bem desenvolvidos) e o sítio de oviposição (em bromélias) que seriam sinapomorfias putativas de *Crossodactylodes*.

Apesar de diversos estudos recuperarem o monofiletismo de Paratelmatoobiinae (Faivovich et al. 2014, Lourenço et al. 2008, Santos et al. 2019, 2020a, b, Teixeira et al.

2013), suas amostragens nunca foram consideradas representativas o suficiente para que as relações internas do grupo fossem elucidadas e testadas.

Finalmente, Santos et al. (2020a) realizaram o mais completo estudo em termos amostrais para Paratelmatoibiinae. Das 14 espécies conhecidas para o grupo, 11 foram amostradas com ampla cobertura das áreas de ocorrência conhecidas, além de cinco possíveis novas espécies (uma de *Paratelmatoibius*, três de *Crossodactylodes* e uma de *Scythrophrys*). Nesse estudo baseado em dados moleculares, Paratelmatoibiinae foi recuperado como clado monofilético com alto suporte (PP = 100, ML bootstrap = 98). As relações internas intergenéricas encontradas foram (*Rupirana* (*Scythrophrys* (*Crossodactylodes*, *Paratelmatoibius*))). Apesar de diferentes de Fouquet et al. (2013), essa topologia é concordante com a de estudos anteriores (Lourenço et al. 2008, Santos et al. 2019, 2020b). As relações intragenéricas encontradas foram: (*C. bokermanni* ((*C. septentrionalis*, *C. itambe*) *C. izecksohni*)), topologia semelhante à de Santos et al. (2020b); ((*P. gaigeae*, *P. poecilogaster*) (*P. yepiranga* (*P. cardosoi*, *P. segallai*))). Essa divisão em dois clados, grupo *P. lutzii* (*P. lutzii*, *P. gaigeae* e *P. poecilogaster*) e grupo *P. cardosoi* (*P. yepiranga*, *P. cardosoi* e *P. segallai*) já havia sido recuperada por Santos et al. (2019, 2020b) e corrobora o agrupamento morfológico proposto por Pombal & Haddad (1999). O posicionamento filogenético de *C. pintoii*, *P. lutzii* e *P. mantiqueira* não foi realizado devido a indisponibilidade de amostras (as espécies têm poucos exemplares conhecidos, ou não são mais encontradas em expedições).

Com relação ao posicionamento filogenético entre as subfamílias de Leptodactylidae, ainda existe certa controvérsia com estudos apoiando os três relacionamentos possíveis. A topologia (Leiuperinae (Leptodactylinae, Paratelmatoibiinae)) é encontrada nos trabalhos de Fouquet et al. (2013) (matriz completa, ajustada para redução de dados faltantes nos terminais), Faivovich et al. (2014) e Santos et al. (2020a, b) (análises concatenadas, agrupamento de sequências nucleares e mitocondriais). A topologia (Leptodactylinae

(Leiuperinae, Paratelmatoibiinae)) é recuperada em Pyron & Wiens (2011) e Santos et al. (2020a) (árvore de espécies). Por fim, a topologia (Paratelmatoibiinae (Leiuperinae, Leptodactylinae)) é sugerida em Fouquet et al. (2013) (super matriz, admitindo grande quantidade de dados faltantes nos terminais), Fouquet et al. (2014) e Pyron (2014). Em nenhuma das análises os valores de suporte para os cladogramas são altos, mas geralmente baixos ou moderados. Embora existam trabalhos que sustentem todas as topologias, os que possuem maior amostragem em Paratelmatoibiinae e maior conjunto de caracteres analisados (diferentes origens dos dados moleculares e morfologia) suportam (Leiuperinae (Leptodactylinae, Paratelmatoibiinae)).

1.2 Objetivo

O objetivo desse estudo é investigar quais são as hipóteses de parentesco em Paratelmatoibiinae proporcionadas por uma análise de evidência total (dados moleculares e fenotípicos).

A partir daí temos as seguintes perguntas: Será que a história contada por essa abordagem diverge em resultado quando outros conjuntos de dados são utilizados (apenas moleculares, por exemplo)? Os agrupamentos feitos por similaridade morfológica encontrados na literatura (como os grupos *P. lutzii* e *P. cardosoi*) são recuperados? Qual o posicionamento filogenético de *C. pintoii*, *P. lutzii* e *P. mantiqueira* (já que não há como realizar inferências para as espécies apenas a partir de dados moleculares)? Qual posicionamento filogenético da espécie *Rupirana cardosoi*, por muito tempo alocada fora de Leptodactylidae, a partir desse conjunto de dados?

1.3 Justificativa

Com o advento das ferramentas moleculares muitos dos trabalhos de sistemática morfológicos têm sido deixados de lado e com eles pouco se tem acrescentado sobre a evolução fenotípica nas espécies. Trabalhos com abordagens morfológicas exaustivas são raros para o grupo, exceção em Pombal & Haddad (1999) para morfologia externa de *Paratelmatoobius* e Santos et al. (2020b) e sua abordagem detalhada para morfologia externa de Paratelmatoobiinae. No que diz respeito à osteologia, os estudos ainda são incipientes, sendo restritos às descrições de Lynch (1971) (*C. pintoi*, *P. lutzii* e *S. sawayae*), Gomes (1988) (*C. izecksohni* e *C. bokermanni*), Garcia (1996) (*S. sawayae*) e Heyer (1999) (*Rupirana cardosoi*), e tomografias de crânio de Teixeira et al. (2013) (*C. pintoi*, *C. izecksohni*, *C. bokermanni* e *C. septentrionalis*).

2. Material e Métodos

2.1 Táxons analisados (lista do material analisado no Apêndice 1)

Para o grupo interno 15 espécies pertencentes à subfamília foram analisadas (incluindo uma potencial nova espécie de *Scythrophrys*). Destas, 11 com exemplares disponíveis neste estudo: *Crossodactylodes bokermanni*, *C. itambe*, *C. izecksohni*, *Paratelmatoobius cardosoi*, *P. gaigeae*, *P. lutzii*, *P. mantiqueira*, *P. poecilogaster*, *Scythrophrys sawayae*, *Scythrophrys* sp. e *Rupirana cardosoi*; e quatro reportados a partir de dados da literatura: *C. pintoi*, *C. septentrionalis*, *P. segallai* e *P. yepiranga*. As espécies foram obtidas da Coleção de Anfíbios do Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), da Coleção de Anfíbios Célio Baptista Haddad (CFBH), Coleção Eugênio Izecksohn (EI-

UFRRJ) e da Coleção de Anfíbios do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP).

Quanto ao grupo externo, 12 espécies foram analisadas, cinco em Leptodactylinae para o teste de monofiletismo do grupo interno: *Leptodactylus latrans*, *L. fuscus*, *Adenomera andreae*, *Lithodytes lineatus* e *Hydrolaetare schmiditi*; seis em Leiuperinae: *Physalaemus cuvieri*, *Ph. nattereri*, *Edalorhina perezii*, *Engystomops petersi*, *Pleurodema diplolister* e *Pseudopaludicola falcipes*; e uma espécie de Cycloramphidae (*Cycloramphus boraceiensis*) para enraizamento. A escolha das espécies do grupo externo foi baseada no estudo de Santos et al. (2020a) para fins comparativos.

2.2 Caracteres

Morfologia

No que diz respeito à escolha dos caracteres utilizados, a maioria foi retirada da literatura e adequada aos padrões propostos por Sereno (2007). As principais fontes foram Rodrigues (2016), Zaidan (2019) e Santos et al. (2020b). Os caracteres abrangeram morfologia externa e visceral, osteologia e biologia reprodutiva. Ao se encontrar polimorfismos, todas variantes de estados de caráter para uma espécie foram computadas na célula matricial separadas pelo símbolo “&”. Dados Inaplicáveis e faltantes foram computados como “-“ e “?” respectivamente. Também foram incluídos comentários nos caracteres quando necessários para melhor compreensão dos mesmos. A matriz foi confeccionada a partir do software Mesquite versão 3.2 (Maddison & Maddison 2018).

Para observação da morfologia externa foi utilizado microscópio estereoscópico Motic K Series com os exemplares submersos em álcool 70%. A pele de alguns exemplares foi retirada para realização do procedimento de diafanização. A partir da pele, foi observada por

transparência e dissecação a distribuição glandular pelo corpo. Nesses mesmos indivíduos os órgãos foram retirados e analisados individualmente. Para diafanização seguiu-se o procedimento de Dingerkus & Uhler (1977). As peles e órgãos foram armazenados em álcool 70%, os indivíduos diafanizados em glicerina e depositados na Coleção anexa de anfíbios do CCT-UFMG.

A aquisição de imagens ilustrativas foi realizada a partir de fotografias em microscópio estereoscópico Leica M205A, software LAS4.

A nomenclatura utilizada seguiu Lynch (1971), Duellman & Trueb (1994), Ponssa et al. (2010) e Keeffe & Blackburn (2020) para osteologia; Duellman (1970, 2001), Rodrigues (2016), Luna et al. (2018) para morfologia externa; Duellman & Trueb (1994) para vísceras; e Haddad & Prado (1999) para modos reprodutivos.

Dados moleculares

Foram utilizados três marcadores moleculares mitocondriais e quatro nucleares obtidos a partir do GenBank (Clark et al. 2016), totalizando aproximadamente 6221 pares de bases. As sequências mitocondriais compreenderam os genes 12s ribossomal, tRNA valina e 16s ribossomal, citocromo c oxidase subunidade I (COI) e citocromo b (cyt-b). Os marcadores nucleares utilizados foram: fragmentos de proopiomelanocortina (POMC), proteína ativadora de recombinação 1 (RAG-1), rodopsina (rhod) e tirosinase (tyr) (número de acesso das sequências no GenBank no Apêndice 2).

As sequências foram alinhadas online com MAFFT v.7.427 nos parâmetros padrão (Kuruku et al. 2013, Katoh et al. 2019) e posteriormente concatenadas com o software SequenceMatrix v.1.6.7 (Vaidya et al. 2011).

As únicas espécies que não apresentaram nenhuma informação molecular foram os grupos internos, *C. pintoi*, *P. lutzii* e *P. mantiqueira* já que não há exemplares disponíveis para tanto. Para fins de se evitar dados faltantes, algumas quimeras foram feitas para algumas espécies do grupo externo. Portanto, os dados moleculares de *Engystomops petersi*, *Pleurodema diplolister*, *Hydrolaetare schmidti* e *Leptodactylus fuscus*, na verdade correspondem a *Engystomops sp.*, *P. brachyops*, *H. cf. caparu* e *L. mystaceus* de Santos et al. (2020a).

2.3 Análise filogenética

A análise filogenética de evidência total foi feita a partir do programa TNT v.1.1 (Goloboff et al. 2008), sem pesagem nem ordenação de caracteres num primeiro momento e os gaps moleculares foram tratados como um quinto estado de caráter. A memória de armazenamento foi ajustada para 10000 árvores, e o método heurístico de TBR em duas rodadas. Os parâmetros de busca das árvores iniciais foram 100 random seeds e 100 replicações; e 100 árvores salvas por replicação. Para os valores de suporte foram utilizados os métodos de Bremer (árvores subótimas de até 30 passos) e Jackknife (1000 réplicas).

Análises exploratórias

Para se explorar os dados foi realizada também uma busca a partir de novas tecnologias na matriz de evidência total com a combinação das metodologias Ratchet (Nixon 1999), Tree Drifting (Goloboff 1999), Sectorial Searches (Goloboff 1999) e Tree Fusing (Goloboff 1999) nas configurações padrão. Essa abordagem permite que ilhas de árvores não exploradas pelas metodologias heurísticas tradicionais sejam contempladas na análise (Goloboff et al. 2003).

Também foi realizado um processo de pesagem implícita associado ao método de TBR descrito anteriormente, para observação de como se comportariam os dados da matriz de evidência total. Os pesos foram ajustados para 1000, 500, 100, 50, 10 e 5.

Foi realizada uma análise apenas dos dados morfológicos com a memória de armazenamento ajustada para 10000 árvores, e o método heurístico de TBR em duas rodadas. Os parâmetros de busca das árvores iniciais foram 100 random seeds e 100 replicações; e 100 árvores salvas por replicação. Os caracteres não foram pesados nem ordenados e as medidas de suporte obtidas a partir dos métodos de Jackknife com 10000 réplicas e Bremer com árvores subótimas de até 30 passos.

Por fim uma análise apenas com os dados moleculares com a memória de armazenamento ajustada para 10000 árvores, e o método heurístico de TBR em duas rodadas. Os parâmetros de busca das árvores iniciais foram 100 random seeds e 100 replicações; e 100 árvores salvas por replicação. Os caracteres não foram pesados nem ordenados e as medidas de suporte obtidas a partir dos métodos de Jackknife com 1000 réplicas e Bremer com árvores subótimas de até 30 passos.

3. Resultados

3.1 Caracteres

Foram levantados 224 caracteres morfológicos (Apêndice 3). Dentre eles, 76 correspondentes à morfologia externa, 16 aos órgãos internos, 124 à osteologia e oito à história natural. Os caracteres serão apresentados de acordo com a sequência acima.

Morfologia externa 1-76

Saco vocal 1-3

O saco vocal é uma estrutura exclusiva dos machos e que possui múltiplas funções (Starnberger et al. 2014). Essas funcionalidades abrangem: melhoramento das efetividades energética (manutenção respiratória) e acústica; reconhecimento e estímulo visual das fêmeas; e sinalização química (Starnberger et al. 2014). É formada por um divertículo que repousa entre a musculatura mandibular superficial (*intermandibularis* e *interhyoideus*) e a musculatura geniohyoide mais profunda (Duellman & Trueb 1994). Além da classificação de posicionamento, os sacos podem ser também externos ou internos (Liu 1935& Tyler 1971).

1. Saco vocal (Figura 1):

0 ausente

1 presente

Caráter 1 de Zaidan (2019). Para a determinação de presença dessa estrutura, observamos as fendas vocais e para sua condição externa ou interna, a dobra irregular tegumentar sobre a região submandibular ou a presença de dobras pré ou pós-axilares (Duellman & Trueb 1994). Em Paratelmatoibiinae existem espécies com ou sem saco vocal. Em *Crossodactylodes* a estrutura está presente apenas em *C. bokermanni*. Entretanto, isso não impede que as espécies vocalizem como demonstrado por Santos et al. (2021). Dentre *Paratelmatobius*, *P. gaigae*, *P. poecilogaster* e *P. lutzii* também não possuem saco vocal. Todas as demais espécies da subfamília apresentam a característica.

2. Saco vocal, visibilidade externa (Figura 1):

0 presente

1 ausente

Caráter 2 de Zaidan (2019). Ver comentário do caráter 1.

3. Saco vocal externo, grau de visibilidade (Figura 1):

0 distinto

1 discreto, pouco distinto

Caráter 3 de Zaidan (2019). As dobras tegumentares podem ser distintas (claramente evidentes com grandes enrugamentos) ou discretas (dobramentos menores). Desde já, aponta-se certo grau de subjetividade presente dessa última proposição. Afinal, a determinação de distintas e discretas, dentro de todas as possibilidades observadas em anuros parece impossível, dada a sua muito provável continuidade. Entretanto, os extremos que encontramos nos animais analisados, foram facilmente codificados.

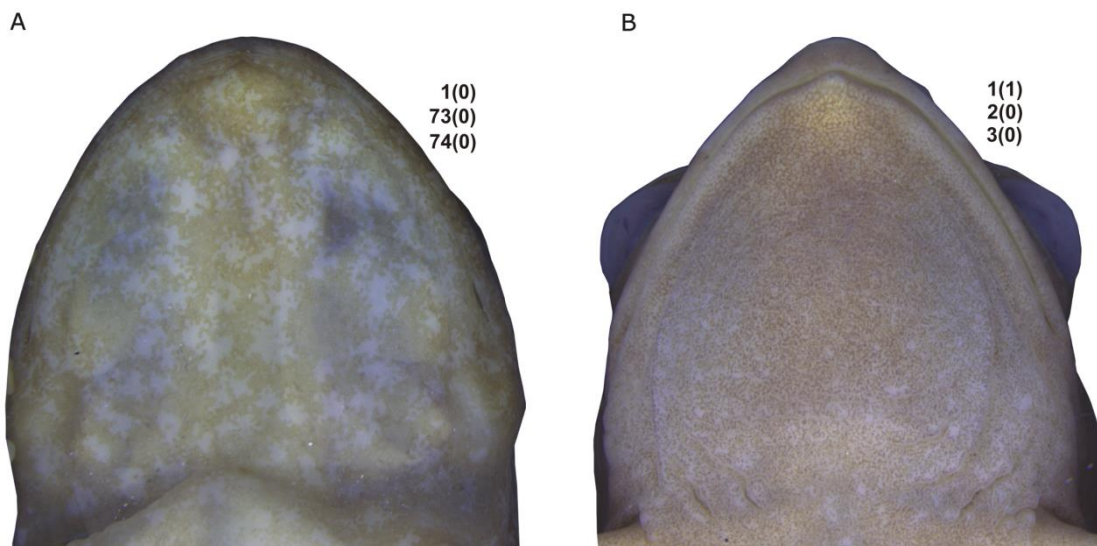


Figura 1. Saco vocal em machos de (A) *C. izecksohni* (UFMG 14181) e (B) *S. sawayae* (CFBH 69090).

4. Íris superior, menisco (Figura 2):

0 ausente

1 presente

Caráter 11 de Santos et al. (2020b). No que diz respeito ao menisco, considerou-se qualquer projeção ou evaginação discoide proveniente da região da íris. Isso porque há uma distinção de definições entre menisco e nódulo pupilar, que se apresentam de maneira semelhante à vista (como esse tipo de evaginação descrita anteriormente). O nódulo é uma evaginação da íris, enquanto o menisco uma projeção da coroide (camada pigmentada entre a esclera e a retina) que invade a região pupilar (Colaço et al. 2020). Como são estruturas de origens distintas e que podem inclusive coocorrer, são consideradas não homólogas. Entretanto, não foi possível discernir de qual estrutura se tratava na análise dos indivíduos (inclusive no próprio artigo de Colaço e colaboradores, se deixa em aberto qual seria a estrutura de *Scythrophrys*, embora sugerido nódulo papilar).

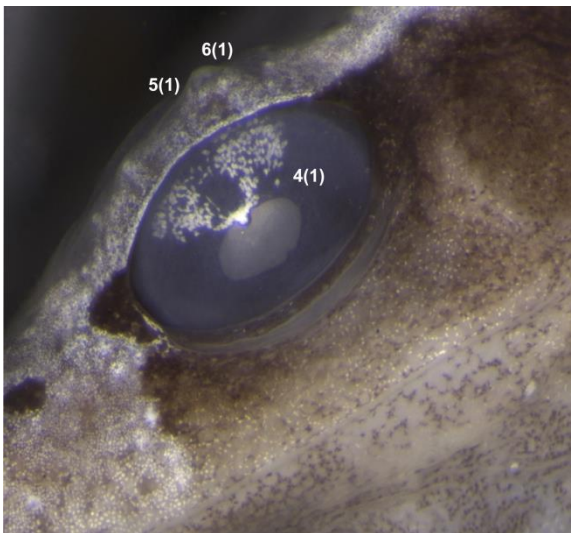


Figura 2. Vista lateral da região ocular de *S. sawayae* (UFMG 3242).

Tubérculo na pálpebra superior 5-6.

5. Tubérculo na pálpebra superior (Figura 2):

0 ausente

1 presente

Caráter 9 de Santos et al. (2020b). Essa característica varia entre as espécies de Paratelmatoibiinae e tem variação intraespecífica em *Crossodactylodes*.

6. Tubérculo na pálpebra superior, formato (Figura 2):

0 arredondado

1 acuminado

Caráter 10 de Santos et al. (2020b).

Assim como verificado no trabalho proponente do caráter, foram encontrados polimorfismos, principalmente nas espécies de *Crossodactylodes* (ver Santos et al. [2020b] para verificação das frequências aproximadas). Quanto à forma, cabe ainda salientar que determinados métodos de fixação dos animais podem alterar sua apresentação. O uso de papel higiênico na cobertura dos indivíduos pode gerar impressões, passadas do papel para a pele e também modificar formas (achatamentos).

Ouvido externo 7-8

7. Membrana timpânica (Figura 3 e 12):

0 ausente

1 presente

Caráter 24 de Zaidan (2019).

A membrana timpânica tem uma definição específica segundo Pereyra et al. (2016). É um disco altamente diferenciado de pele fina, desprovida de glândulas. Essa definição é em si problemática. O que seria altamente diferenciado? Em que sentido é diferenciado? Além disso, quão fina deve ser a pele para ser considerada membrana timpânica? A ausência de glândulas não contribui exatamente para essa pouca espessura? Aparentemente, o único critério objetivo da definição é ausência glandular. E por essa definição é muito improvável que os trabalhos que codificam esse caráter realmente o analisem da forma adequada, isto é, conferindo se a pele em questão é glandular ou não. Por esse motivo, consideramos membrana timpânica àquilo que destoava em coloração e textura da pele circunvizinha. Como a ausência de columela implica a ausência de membrana timpânica (Pereyra et al. 2016), o caráter foi codificado não aplicável naquelas espécies que não apresentaram essa estrutura óssea e foi considerado ausente nas que embora apresentem columela, a membrana não é visível.

8. Ânulo timpânico, visibilidade através da pele (Figura 3):

0 ausente

1 presente

Caráter 4 de Santos et al. (2020b).

O ânulo timpânico é um anel cartilaginoso conectado à membrana timpânica (Pereyra et al. 2016). Esse anel pode ou não ser visto externamente como uma elevação sob o

tegumento. Para que o caráter seja válido, o ânulo precisa estar presente (o que não ocorre em todas as espécies de anuros). A presença de ânulo foi verificada com a diafanização dos espécimes (sessão de osteologia).

9. Prega supra timpânica (Figura 3):

0 ausente

1 presente

Caráter 26 de Zaidan (2019).

10. Prega supra timpânica, margens, visibilidade (Figura 12):

0 sem contornos definidos (um inchaço da região)

1 com contornos definidos (delimitando uma prega)

Caráter 27 de Zaidan (2019) modificado. Em Zaidan: Prega supra timpânica, grau de desenvolvimento: 0 fracamente desenvolvida, 1 moderadamente desenvolvida, sem fim bem definido, 2 bem desenvolvida, alcançando a região axilar. O caráter foi dividido em dois, buscando isolar suas variáveis, a visibilidade de suas margens da prega (“desenvolvimento”) e sua extensão (alcançando ou não a região axilar). Dessa forma a subjetividade dos estados também foi evitada.

11. Prega supra timpânica, extensão até a região axilar (Figura 12):

0 ausente

1 presente

Caráter 27 de Zaidan (2019) modificado. Ver comentário caráter 10.

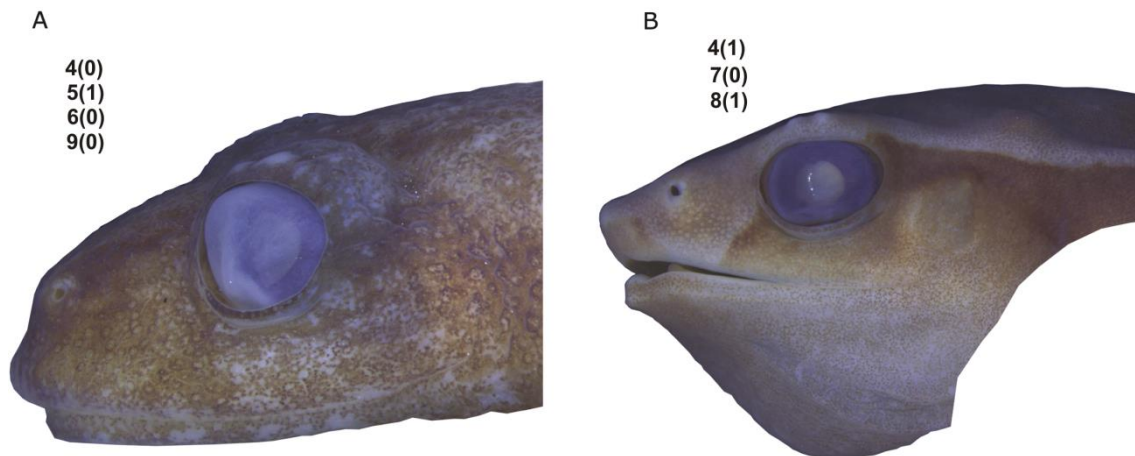


Figura 3. Vista lateral da cabeça de machos de (A) *C. izecksohni* (UFMG 14181) e (B) *S. sawayae* (CFBH 69090).

Membro anterior 12-30 (Figura 4)

Foram utilizados diversos caracteres relativos às mãos dos indivíduos. Eles envolvem proporções de dígitos e diferenças tegumentares. Aqui, seguimos Zaidan (2019) para nomenclatura digital (dedos são numerados de II a V) e fímbrias, e Santos et al. (2020b) para as proporções a serem observadas. Os caracteres de calosidade nupcial foram retirados de um artigo em preparação realizado pelo autor dessa tese.

12. Mão, dedo II, falange distal, forma (Figura 4):

0 acuminada

1 arredondada (disco)

Caráter 17 (modificado) de Santos et al. (2020b).

Disco do dedo I: 0) agudo (sem disco aparente). 1) arredondado

Em Santos et al., o caráter não apresenta variável. Isso torna os estados que teriam como variável a forma das falanges distais, inaplicáveis. A variável foi incluída ao caráter. Embora não seja muito variável nas espécies observadas, repetindo o observado por Santos et al. (2020b) que o propõe como autapomorfia de *C. septentrionalis* o caráter foi incluído para teste.

13. Mão, dedos III a V, falange distal, disco (Figura 4):

0 ausente

1 presente

Caráter 18 (modificado) de Santos et al. (2020b).

Disco dos dedos II a IV: 0) estreito (mesma espessura ou espessura menor que a base do dedo), 1) expandido (espessura maior que a base do dedo).

Em Santos há certa confusão da variável proposta para o caráter, segundo Sereno (2007). Nesse caso, a variável seria a espessura do disco, que deveria estar presente na proposição do caráter e não nos seus estados. Ou poderia apenas mudar os estados para se adequar a proposição do caráter, que sem a variável, transforma o próprio localizador (Disco) em variável. Dessa forma os estados seriam 0 ausente, e 1 presente. A segunda proposta foi aplicada ao caráter.

14. Mão, dedo III, comprimento em relação ao dedo II (Figura):

0 aproximadamente igual

1 mais curto

2 mais longo

Caráter 16 (modificado) de Santos et al. (2020b).

Comprimento relativo dos dedos I e II: 0) dedo I com o mesmo comprimento ou menor que o dedo II, 1) dedo I maior que o dedo II.

A reformulação do caráter foi feita separando os estados 0 e 1, agrupados na proposta de Santos et al., e retirando-se dos estados a repetição das relações de comprimento (que foram passadas para a proposição).

15. Mão, dedo III, fímbria (Figura 4):

0 ausente

1 presente

Caráter 5 de Zaidan (2019).

16. Mão, dedo III, fímbria, margens, visibilidade:

0 indistinta

1 distinta

Caráter 6 de Zaidan (2019) modificado. Em Zaidan: Mão, dedo III, margem pré-axial, fímbria, grau de desenvolvimento: 0 reduzida, 1 desenvolvida. Nesse caráter foi realizada uma tentativa de melhorar a subjetividade dos estados do caráter de Zaidan. Embora pareça óbvio do que se trata o caráter, sua codificação é complexa, pois se trata de uma estrutura diminuta e de difícil correlação com outras. Os termos “reduzida” e “desenvolvida” foram alterados e a variável visibilidade adicionada. Dessa forma o que observamos é que as margens podem ser distintas e bem definidas (formando uma prega) ou apenas uma elevação sem demarcações de limites definidos.

17. Mão, dedo IV, fímbria (Figura 4):

0 ausente

1 presente

Caráter 7 de Zaidan (2019).

18. Mão, dedo IV, fímbria, margens, visibilidade:

0 indistinta

1 distinta

Caráter 8 de Zaidan (2019) modificado. Ver comentário do caráter 15.

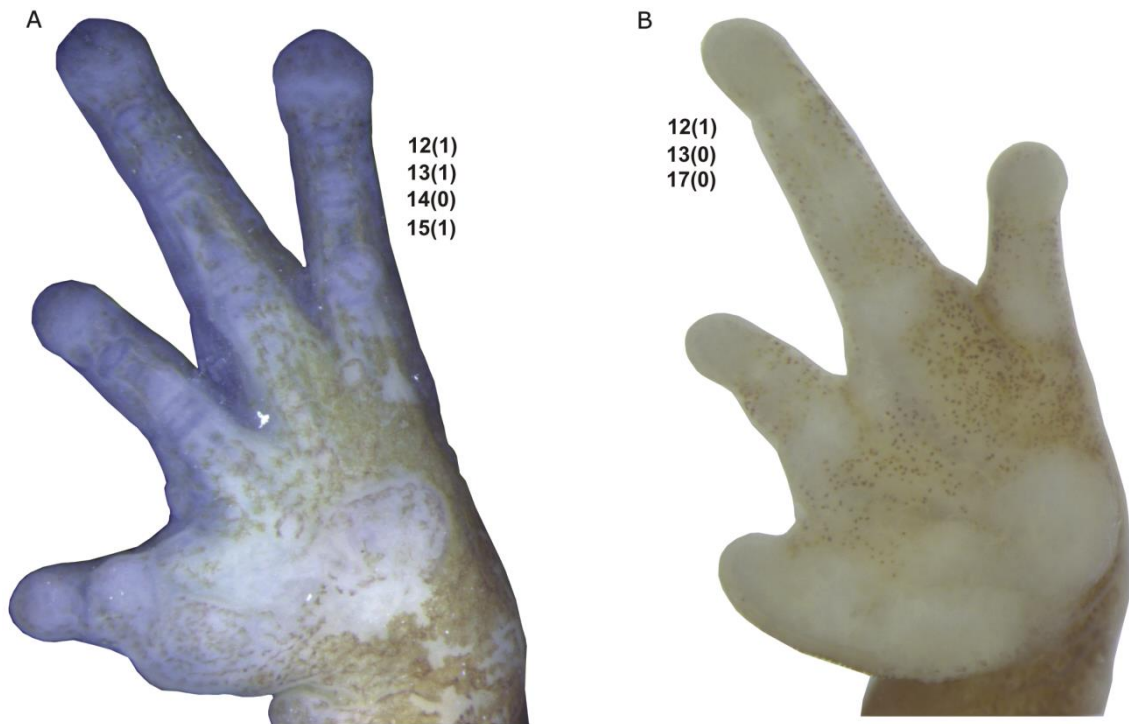


Figura 4. Superfície palmar de machos de (A) *C. izecksohni* (UFMG 14181) e (B) *S. sawayae* (CFBH 69090).

Calosidades nupciais 19-29 (Figura 5)

As calosidades nupciais (CN) são estruturas relacionadas aos níveis hormonais sexuais dos anfíbios anuros. A partir da elevação desses hormônios em períodos de acasalamento mudanças ocorrem na pele do II dedo dos machos (Duelman e Trueb 1994), embora em algumas fêmeas também possam ocorrer leves alterações (Jeckel et al. 2019). Apesar de seu papel não estar muito bem definido, se relaciona à aspectos reprodutivos como a otimização do amplexo (Wells 2007) e aceitação da fêmea (Willaert et al. 2003). As CNs foram definidas e delimitadas por Luna et al. (2018) como àquelas alterações epiteliais onde necessariamente há a presença de glândulas sexualmente dimórficas (GSD). Apesar de diversas outras características apontadas pela autora, essa seria a condição necessária e suficiente para a determinação da estrutura. Entretanto, apesar do excelente trabalho, não usamos essa definição aqui. Dessa forma, *Crossodactylodes*, mesmo com ausência de glândulas foi

avaliado como possuidor de CNs por outras características compartilhadas (uma única camada de células no estrato córneo e espessamento da derme). Em *Leptodactylus*, por sua vez, não há nenhuma das características compartilhadas e foi considerado como não possuidor de CN (assim como em Luna et al. 2018).

19. Calosidade nupcial:

0 ausente

1 presente

20. Calosidade nupcial, divisão (ou indício de divisão) (Figura 5):

0 ausente

1 presente

Esse caráter apresenta certa variação. Em algumas espécies que apresentam calosidade dividida em duas partes, pode haver união das margens entre essas partes. Apesar dessa união, ainda pode-se observar indícios de que a separação existiu. Nas espécies onde não há divisão, a calosidade possui um contorno regular com margens coesas que terminam de forma abrupta. Nas espécies onde há divisão, geralmente há irregularidade no contorno da calosidade onde ficariam as margens separadas. Isso ocorre principalmente em *Physalaemus*.

21. CN, cobertura carpal (Figura 5):

0 ausente

1 presente

A cobertura carpal pode variar dentro das espécies. Entretanto suas variações estão mais relacionadas às extensões da calosidade sobre o carpo. Alguns gêneros como *Crossodactylodes* tem CN completamente restrita à região metacarpal.

22. CN, cobertura do calo metacarpal interno (Figura 5):

0 ausente

1 presente

Com relação à cobertura do calo metacarpal interno (tenar), também foram encontradas algumas variações dentro das espécies, entretanto novamente com relação às extensões de cobertura. Por isso consideramos como cobertura qualquer contato das CNs com o calo metacarpal interno (seja na superfície palmar ou lateral). É importante ressaltar também que a fixação dos animais pode trazer confusão quanto às posições anatômicas e, conseqüentemente, áreas de cobertura.

23. CN, cobertura da falange (Figura 5):

0 ausente

1 presente

24. CN, cobertura da falange, extensão (Figura 5):

0 parte da falange proximal

1 toda falange proximal

2 falange distal

25. CN, queratinização escura (Figura 5):

0 ausente

1 presente

As calosidades nupciais podem ter texturas distintas, algumas são macias e outras duras (com aspecto de lixa ou espinhos). Embora não se saiba a função exata dessa variação, as CNs duras estão relacionadas a firmeza do amplexo e abrasão da pele da fêmea para possível potencialização da entrega de feromônios pelo macho (Willaert et al. 2003). A utilização do termo escuro se deu pela sua relação com a dureza, calosidades escurecidas (marrons ou pretas) sempre são duras e pela facilidade de codificação. Não utilizamos a proposição “CN, queratinização: ausente, presente” (Rodrigues 2016, Zaidan 2019), pois há um equívoco elementar nessa proposta. Toda a pele dos anuros é queratinizada, ou seja, apresenta um estrato córneo com células mortas, inclusive as calosidades nupciais.

26. CN, glândulas sexualmente dimórficas:

0 ausentes

1 presentes

As GSDs das CNs aparecem como resultado dos aumentos dos níveis de testosterona sanguíneo (Epstein & Blackburn 1997). Elas têm aparência de glândulas mucosas, mas são

significativamente maiores. Apesar de nunca demonstrada sua função, as secreções das glândulas sexualmente dimórficas se assemelham aos feromônios de salamandras (Willaert et al. 2013). Por isso, são relacionadas a maior aceitação dos machos pelas fêmeas. Estudos ainda são necessários para verificação do seu mecanismo de ação e como ele é utilizado pelos machos.

27. CN, papilas:

0 ausentes

1 presentes

Caráter de Luna et al. (2018). As papilas são formadas por espessamento da derme subjacente a epiderme que se evagina e forma projeções digitiformes. Segundo Luna et al. (2018) e Rodrigues (2016), as projeções epidérmicas das CNs podem ou não conter um núcleo papilar.

28. CN, papilas, classe do tamanho (Figura 5):

0 pequenas

1 grandes (papila em forma de espinho)

Caráter de Luna et al. (2018). Os autores separam as papilas por tamanho em dois grandes grupos: pequenas (15-170 μm de diâmetro e 16-150 μm de altura) e papilas em forma de espinho (165-800 μm de diâmetro e 120-700 μm de altura). Como essa divisão de estados envolve forma (espinho), foi modificada para “grande” como aposição a “pequeno”.

29. CN, papilas pequenas, forma:

0 cônicas

1 arredondadas

2 truncadas

Caráter de Luna et al. (2018).

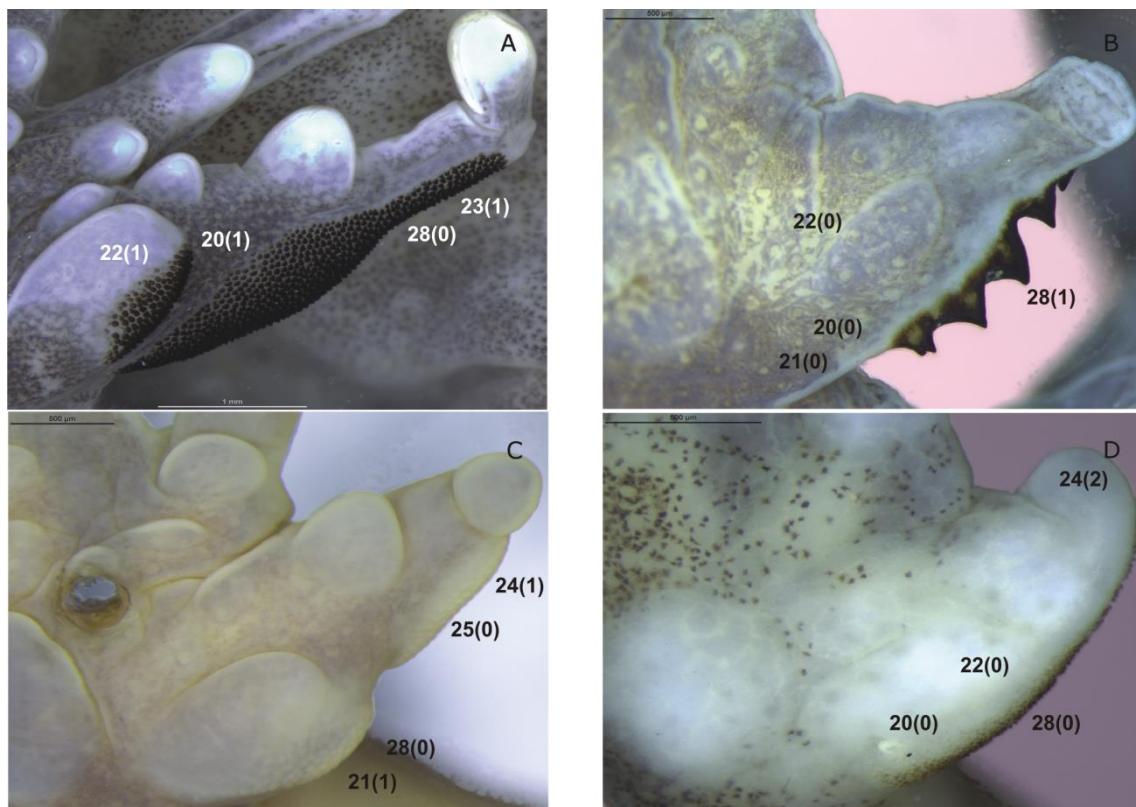


Figura 5. Calosidades nupciais em (A) *R. cardosoi* (UFMG 7919), (B) *C. itambe* (UFMG 14031), (C) *P. lutzii* (MZUSP 94636) e (D) *S. sawayae* (CFBH 6067).

30. Tubérculo antebraquial:

0 ausente

1 presente

Caráter 28 de Zaidan (2019). Esse caráter foi utilizado por Lobo (1995) e descoberto como sinapomorfia de *Pseudopaludicola* em sua análise filogenética. Em nossa codificação, apenas esse gênero possui essa característica.

Membro posterior 31-45 (Figura 6)

31. Pé, artelhos II-V, pele, expansões laterais (Figura 6):

0 ausente

1 presente

Caráter 21 de Santos et al. (2020b).

32. Pé, artelhos II-V, pele, expansões laterais, grau de desenvolvimento:

0 pequenas cristas laterais

1 fímbria

2 membrana (dobrando sobre o dedo)

Caráter 22 (modificado) de Santos et al. (2020b).

33. Pé, extremidade distal do artelho III, dilatação (Figura 8):

0 ausente

1 presente

Caráter 13 de Zaidan (2019). A dilatação ocorre quando a largura é maior que o comprimento.

34. Tíbia, prega transversal (Figura 6 e 10):

0 ausente

1 presente

Caráter 29 de Zaidan (2019). Dentre os Paratelmatoibiinae, apenas em *Scythrophrys* (todas as espécies) e *Paratelmatoibius* (exceto *Pa. lutzii* e *Pa. gaigeae*) foram encontradas essas pregas.

35. Tubérculo metatarsal interno, queratinização escura (Figura 6):

0 ausente

1 presente

Caráter 30 de Zaidan (2019) modificado. Ver comentário caráter 24 sobre queratinização.

36. Tubérculo metatarsal interno, formato (Figura 6):

0 elíptico (altura > largura)

1 arredondado (altura = largura)

Caráter 31 de Zaidan (2019). No estado elíptico, a altura é maior que a largura e no arredondado a altura é igual a largura. Altura se refere ao eixo próximo-distal e largura ao eixo látero-lateral ou pré-pós axial.

37. Prega metatarsal externa:

0 ausente

1 presente

Caráter 32 de Zaidan (2019).

38. Prega tarsal (Figura 8):

0 ausente

1 presente

Caráter 33 de Zaidan (2019). Em Paratelmatoibiinae, apenas *Scythrophrys* e *Rupirana* apresentaram essa prega.

39. Prega tarsal, margens laterais, visibilidade:

0 indistinta

1 distinta

Caráter 34 de Zaidan (2019) modificado. Ver comentário do caráter 15.

40. Prega tarsal, extensão em relação ao comprimento do tarso:

0 < ou = 1/2

1 > 1/2

Caráter 35 de Zaidan (2019) modificado. Na proposição de Zaidan, o elemento comparativo “tarso” estava presente de forma redundante nos estados. Para evitar a repetição, o comparativo foi integrado à proposição do caráter.

41. Tubérculo tarsal (Figura 9):

0 ausente

1 presente

Caráter 36 de Zaidan (2019).

42. Segundo tubérculo tarsal (Figura 9):

0 ausente

1 presente

Caráter 37 de Zaidan (2019).

43. Calcânhar, margem lateral (externa), tubérculo (Figura 10):

0 ausente

1 presente

Caráter 19 de Santos et al. (2020b). Esse caráter aparece como exclusivo de *Scythrophrys* no trabalho de Santos e colaboradores. Aqui o mesmo foi encontrado com o acréscimo de uma possível espécie nova, reforçando o caráter como importante para o gênero.

44. Pele plantar, textura (Figura 6):

0 lisa

1 irregular (com tubérculos)

Caráter 38 de Zaidan (2019). Além dos calos subarticulares, tubérculos podem estar presentes na superfície plantar. Algumas espécies de *C. izecksohni*, *C. itambe*, *C. septentrionalis* e *Rupirana* possuem esses elementos supranumerários.

45. Tarso, superfície dorsal, pele, textura (Figura 8):

0 lisa

1 irregular (com tubérculos)

Caráter 39 de Zaidan (2019).

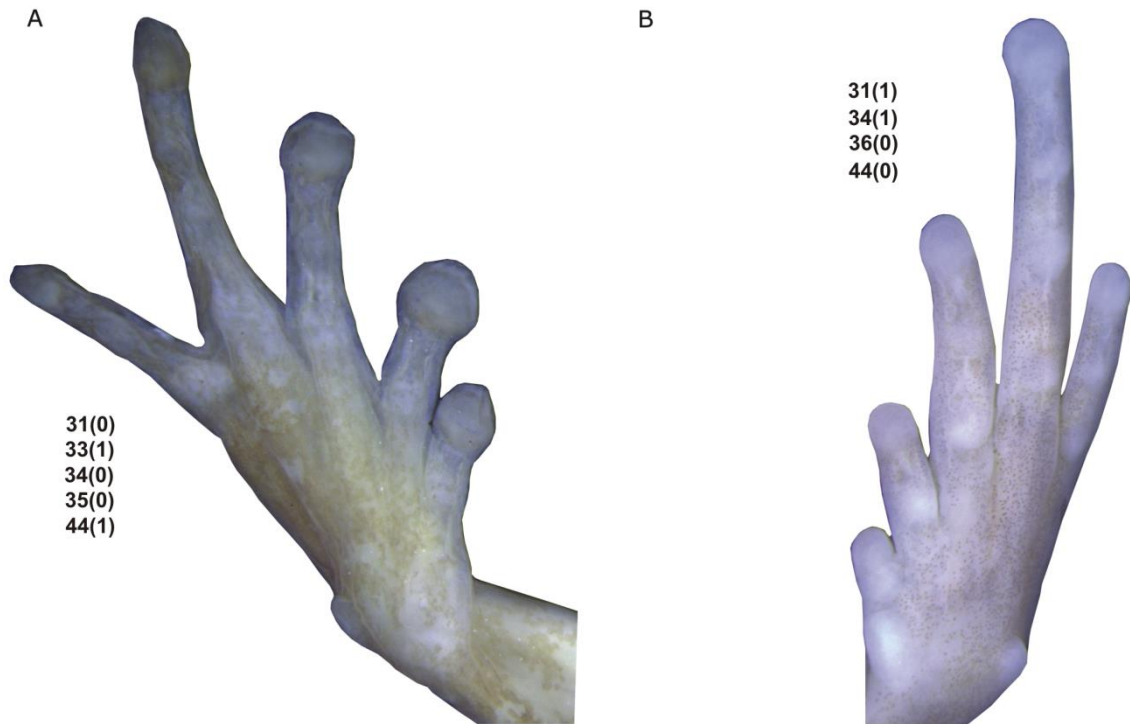


Figura 6. Superfície plantar de machos de (A) *C. izecksohni* (UFMG 14181) e (B) *S. sawayae* (CFBH 69090).

Tronco, tegumento, projeções e texturas 46-57

46. Flap cloacal (Figura 7):

0 ausente

1 presente

Todas as espécies de Paratelmatoibiinae apresentam flap cloacal o que também ocorre em outros gêneros de Leptodactylidae.

47. Flap cloacal, comprimento em relação à largura (Figura 7):

$$0 < 1/2$$

$$1 \geq 1/2$$

Caráter 23 de Santos et al. (2020b) modificado. O caráter de Santos: Flap cloacal, 0 inconspícuo (porção distal curta), 1 conspícuo (porção distal livre longa), apresenta dois problemas. O primeiro diz respeito à ausência de variável no caráter, já que pelos estados se presume que não se trata do estado de existência do flap. O segundo se refere à subjetividade quanto aos estados “longo” e “curto”.

Dentre os Leptodactylidae examinados, apenas *Crossodactylodes* apresentou flap de comprimento maior que a largura.

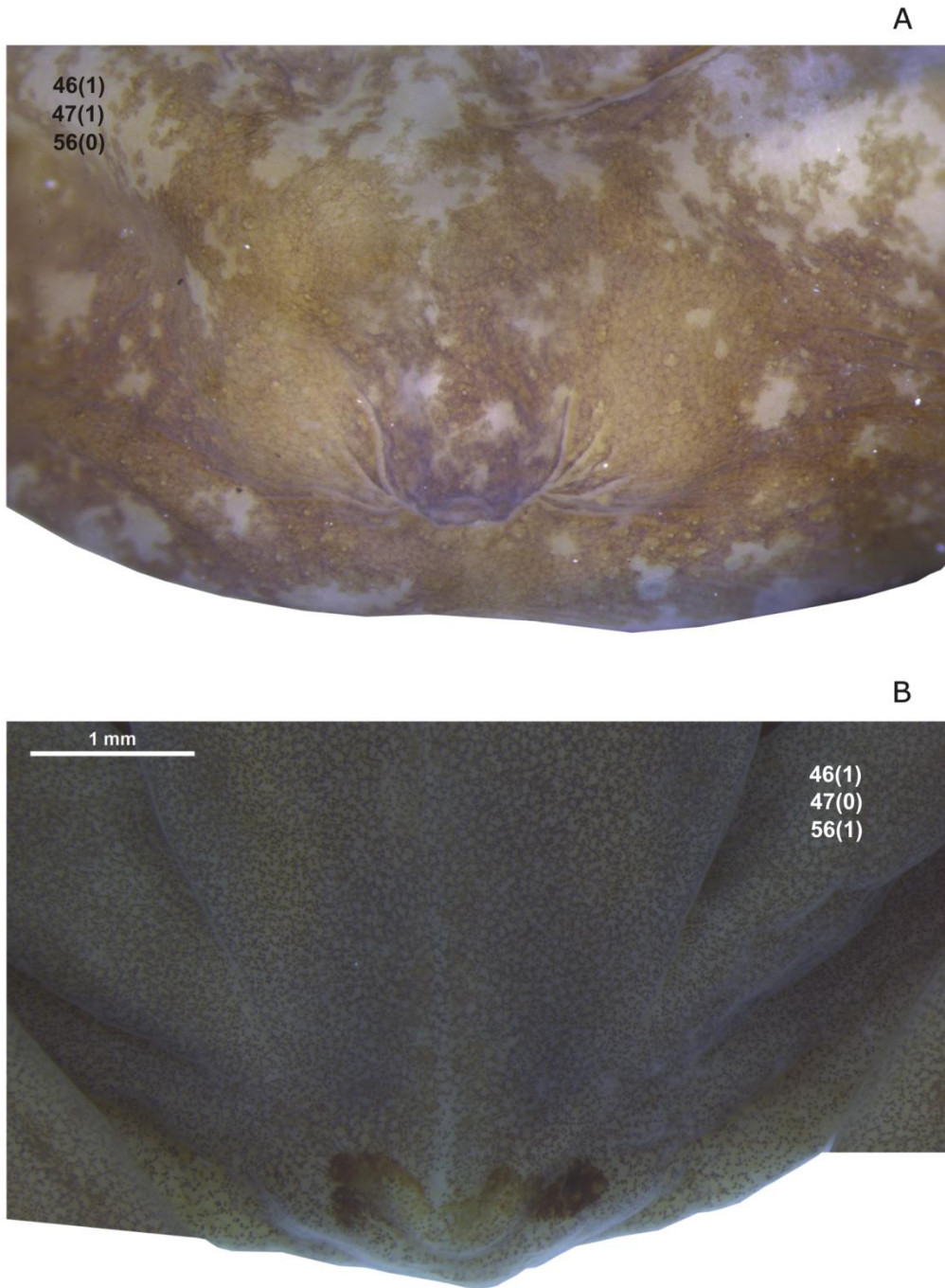


Figura 7. Região cloacal de machos de (A) *C. izecksohni* (UFMG 14181) e (B) *S. sawayae* (CFBH 69090).

48. Pele dorsal, textura (Figura 8):

0 lisa ou levemente granulosa

1 predominantemente granulosa

Caráter 40 de Zaidan (2019). Em Paratelmatoibiinae a textura predominantemente granulosa da pele dorsal foi encontrada apenas em *Crossodactylodes* (exceto *C. bokermanni*) e *Rupirana*.

49. Pele dorsal, grânulos, densidade (Figura 8):

0 baixa (grânulos espaçados)

1 alta (cobertura completa ou quase completa)

Caráter 41 de Zaidan (2019).

50. Pele dorsal, queratinização escura:

0 ausente

1 presente

Caráter 42 de Zaidan (2019) modificado. Ver explicação sobre queratinização do caráter 24. Dentre os Paratelmatoibiinae, apenas *Rupirana* apresentou essa característica.

51. Pele dorsal, pregas longitudinais (Figura 10):

0 ausentes

1 presentes

Caráter 43 de Zaidan (2019). As pregas longitudinais geralmente estão associadas a regiões de acúmulos glandulares nos *Leptodactylus*. Dentre os animais analisados, apenas em Leptodactylinae essas pregas foram encontradas.

52. Pele ventral, abdome, textura (Figura 9):

0 lisa

1 granulosa

Caráter 44 de Zaidan (2019). A pele ventral dos anuros tende a ser distinta da dorsal, morfológica e fisiologicamente (Toledo & Jared 1993). Por se tratar de uma região que pode ser protegida facilmente da exposição ao vento, por aposição ao solo, o ventre é geralmente mais permeável (Toledo & Jared 1993). Uma otimização a essa permeabilidade está relacionada a textura dessa pele, que apresenta reentrâncias para aumento da área de contato. Entretanto, esse tipo de especialização da pele ventral pode estar restrito a determinadas regiões (mancha pelvina, por exemplo). No presente estudo, não foram encontrados, pelo menos macroscopicamente, diferenças significativas de relevo, reentrâncias e granulosidade, que se encaixassem nessa hipótese esperada. Apenas *Engystomops* apresentou ventre marcadamente granular em relação às outras espécies.

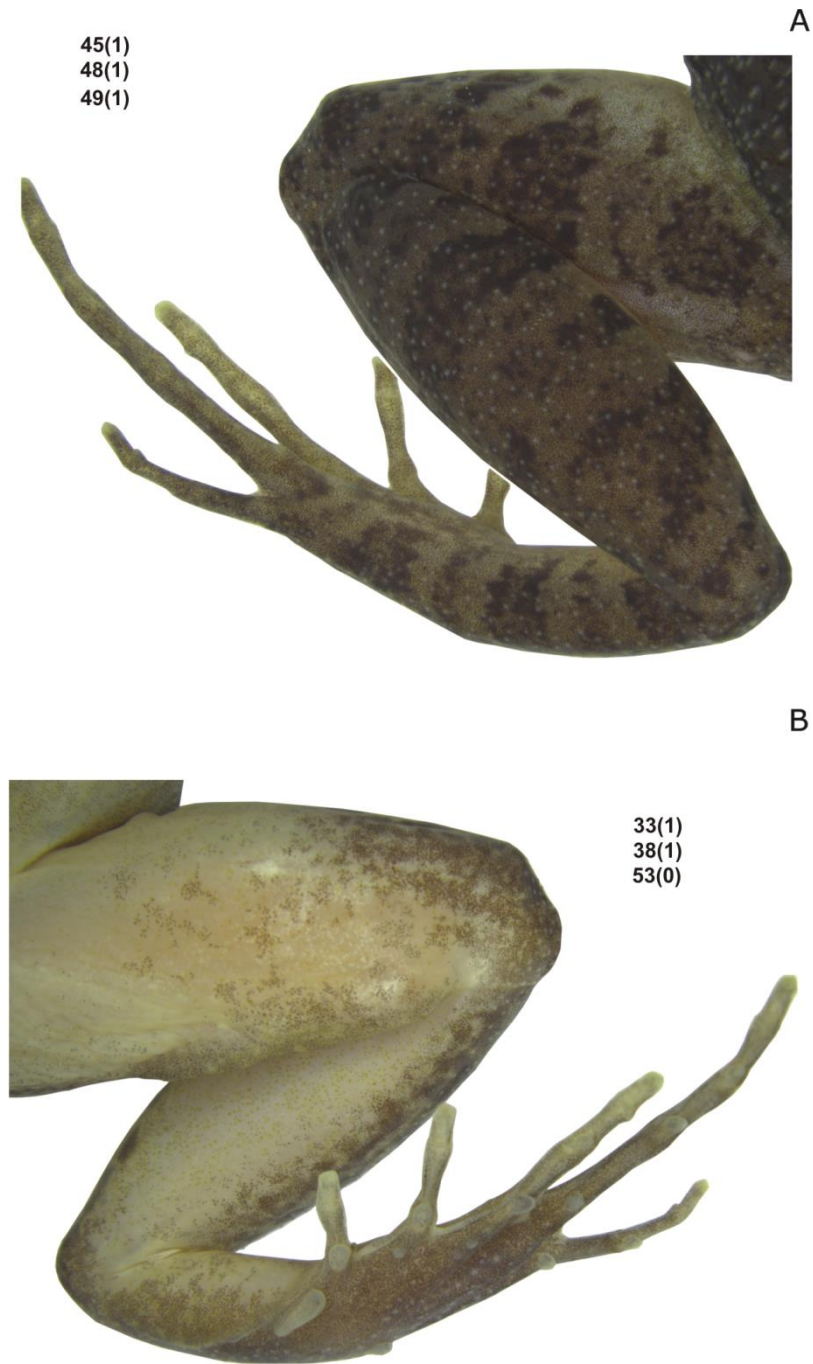


Figura 8. Membro posterior de macho de *R. cardosoi* (UFMG 7916) em (A) vista dorsal e (B) vista ventral.

53. Pele ventral, coxa, textura (Figura 8):

0 lisa

1 granulosa

Caráter 45 de Zaidan (2019). Ver comentário do caráter 51. Neste caráter é mais frequente o encontro de peles visivelmente (por estereoscopia) com reentrâncias e granulosidade. Essa região corresponde parte do que se nomeia mancha pelvina, responsável pela absorção de água. Essa modificação tegumentar se apresenta em animais que vivem em ambientes com sazonalidade evidente. O que pode justificar a sua ausência em algumas espécies analisadas. Ou ainda, as modificações podem existir de maneira mais moderada, não visível pela técnica de análise utilizada.

54. Prega peitoral (Figura 9):

0 ausente

1 presente

Caráter 46 de Zaidan (2019).

55. Prega abdominal (Figura 9):

0 ausente

1 presente

Caráter 47 de Zaidan (2019).

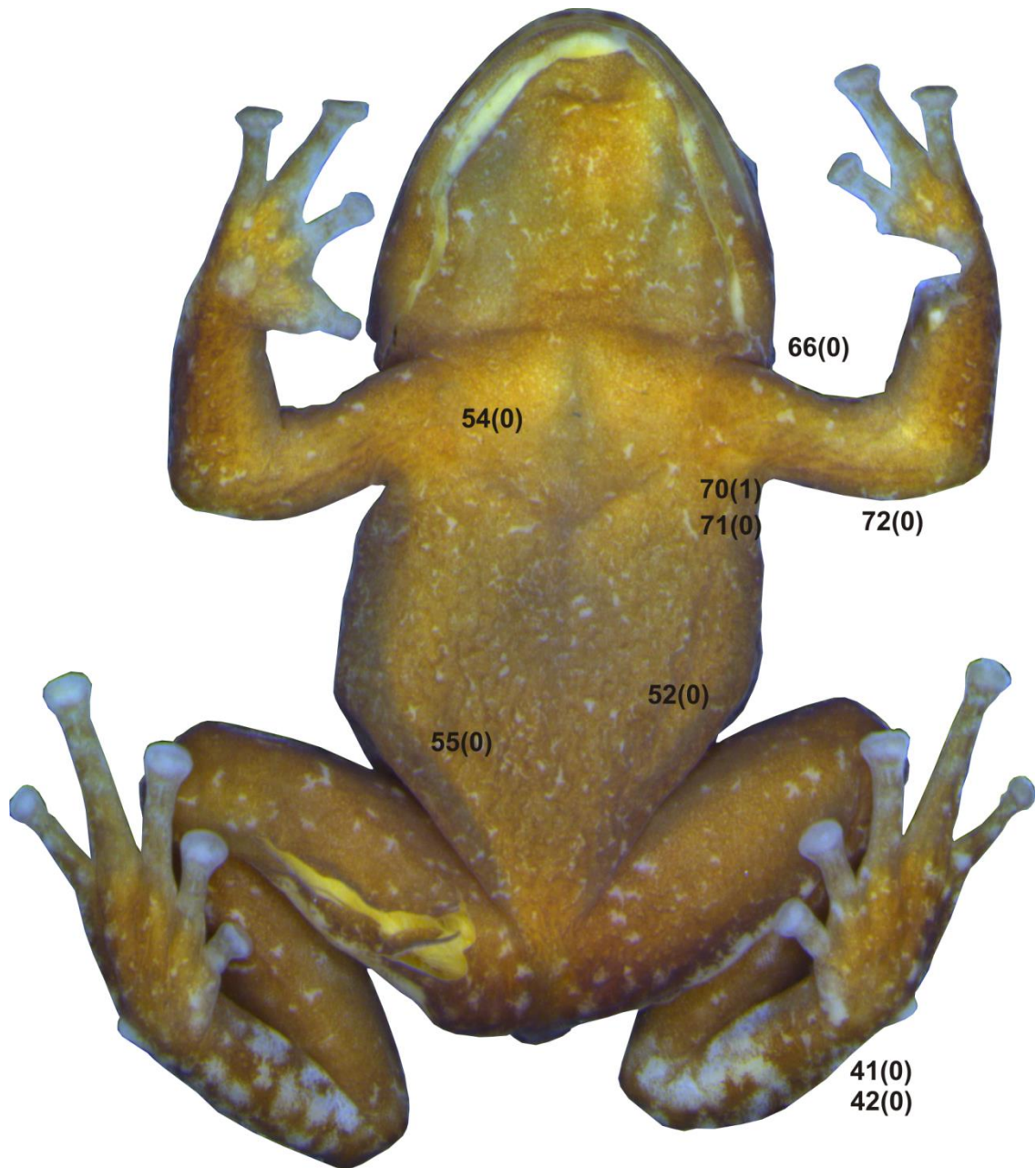


Figura 9. Vista ventral de macho de *C. itambe* (UFMG 14188).

56. Região cloacal, ocelos (Figura 7):

0 ausentes

1 presente

Caráter 48 de Zaidan (2019).

57. Ocelos inguinais (Figura 10):

0 ausentes

1 presentes

Caráter 49 de Zaidan (2019). Existem 3 hipóteses que explicam a ocorrência de ocelos inguinais: a de intimidação, por se assemelharem a olhos de predadores; a de sinal conspícuo evidenciando uma estrutura, no caso as glândulas de veneno; e a de deflecção, retirando a atenção do predador de regiões corporais importantes (como a cabeça por exemplo) (Ferraro et al. 2020). Além disso, as hipóteses não são mutuamente exclusivas. Os ocelos inguinais possuem alguma variação intraespecífica nos *Physalaemus* (Zaidan 2019) e são encontrados principalmente em Leiuperinae associados ou não a macroglândula. São encontrados também em *Pa. gaigeae* como característica distintiva desta espécie dentre os Paratelmatoibiinae.

Glândulas 58-67

As glândulas tegumentares dos anuros servem a propósitos diversos, da umidade e manutenção da homeostase de gases e absorção de água até a defesa contra predadores e microrganismos (Duellman & Trueb 1994). As macroglândulas são acúmulos de glândulas serosas ou mucosas, com limitações definidas (Duellman & Trueb 1994). Os Leptodactylidae possuem grande variedade de macroglândulas que serão contempladas nos caracteres a seguir. Embora muitas delas sejam histologicamente desconhecidas, sua maioria é serosa pelo reconhecimento do seu perfil à esteroscopia, retirando-se as calosidades nupciais que são mucosas (Rodrigues 2016). Embora não se saibam suas funcionalidades exatas, acredita-se que sirvam basicamente como proteção contra predadores (Duellman & Trueb 1994).

Macroglândulas inguinais: 58-60

As macroglândulas inguinais provavelmente são as mais conhecidas e de maior destaque entre os Leiuperinae. São glândulas serosas agrupadas e aumentadas que estão relacionadas a função de defesa e ao comportamento deimático difundido entre muitas espécies do grupo. Embora nem todas suas espécies constituintes as possuam (todo gênero *Pseudopaludicola*, por exemplo), são extremamente desenvolvidas em alguns *Physalaemus* e *Pleurodema* (Zaidan 2019, Ferraro et al. 2020). Em estudo recente de Ferraro et al. (2020), há uma análise detalhada dessas e outras macroglândulas em Leiuperinae, mas que utiliza uma grande quantidade de grupos externos com espécies também utilizadas na presente tese. Algumas observações encontradas nesta tese diferem das encontradas no trabalho citado, principalmente com relação ao encontro de macroglândulas ou acúmulos glandulares na região inguinal de *Paratelmatoebius*. Essa característica foi encontrada em *Pa. gaigeae*, *Pa. poecilogaster* e *Pa. cardosoi* em nossa análise. No que diz respeito ao seu posicionamento, como lombares ou inguinais como sugerido pelo caráter 1 de Ferraro et al. (2020), não foi possível fazer a verificação nos espécimes já fixados, pois a determinação do caráter depende da posição da glândula no estado de repouso do animal.

58. Macroglândulas inguinais (Figura 10):

0 ausentes

1 presentes

Caráter 50 de Zaidan (2019).

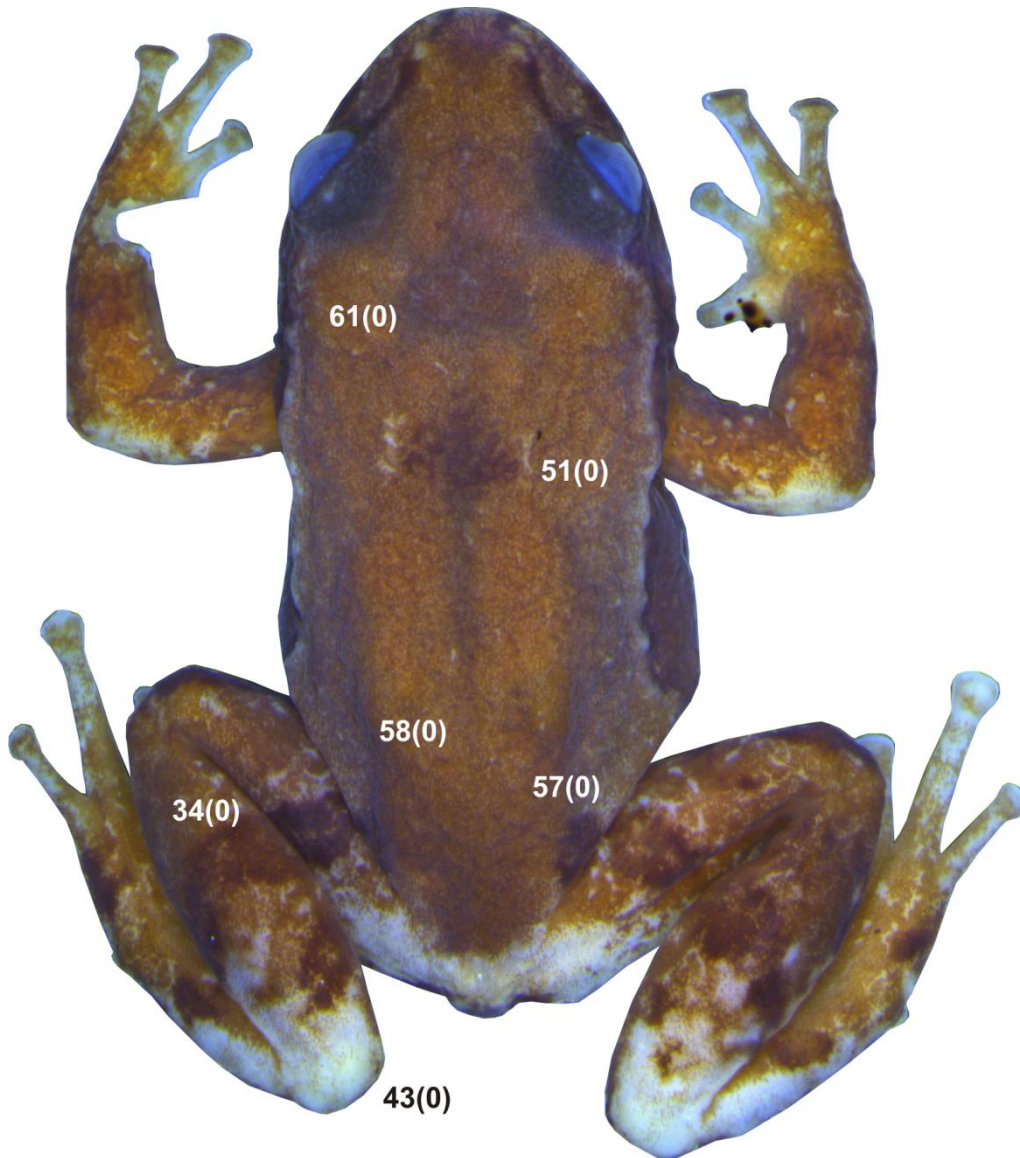


Figura 10. Vista ventral de macho de *C. itambe* (UFMG 14188).

59. Macroglândulas inguinais, visibilidade externa:

0 indistinguíveis

1 evidentes

Caráter 51 de Zaidan (2019).

60. Macroglândulas inguinais, formato sob a pele:

0 redondas (protuberância discreta)

1 globulares (grande protuberância)

2 discoides (achatadas)

Caráter 52 de Zaidan (2019).

61. Macroglândulas parotóides (Figura 10, 11 e 12):

0 ausentes

1 presentes

Caráter 53 de Zaidan (2019). As macroglândulas parotóides são serosas e notadamente mais conhecidas dos bufonídeos (Jared et al. 2009) pelo seu grande desenvolvimento em algumas espécies, embora sejam encontradas em diversas espécies como *Phyllomedusa* (Antoniazzi et al. 2013), *Odontophrynus* (Mailho-Fontana et al. 2017), entre outras. Estão relacionadas, à maneira das inguinais, com defesa contra predadores. Estão ausentes em Paratelmatoibiinae, mas em *Engystomops* e *Edalorhina* são notadamente desenvolvidas. Em *Edalorhina*, apesar de haver uma faixa glandular dorsolateral contínua da região ocular até a inguinal, há proeminências (inchaços evidenciando maior desenvolvimento) no que seriam as localizações das magroglândulas parotóide e inguinal.

Faixa Glandular dorsolateral 62-64

Praticamente todas as espécies analisadas apresentaram esse tipo de aglomeração glandular assim como encontrado por Zaidan (2019), exceto *Leptodactylus* e *Pleurodema*.

Esse acúmulo glandular seria equivalente ao que Ferraro et al. (2020) denominam glândula do flanco. Entretanto, no trabalho citado a característica é proposta como exclusiva de *Edalorhina* e *Engystomops*. Como as formas encontradas dessa característica foram extremamente variáveis em desenvolvimento, buscamos contemplar essa diversidade nos caracteres propostos.

62. Faixa glandular dorsolateral (Figura 11):

0 ausente

1 presente

Caráter 54 de Zaidan (2019).

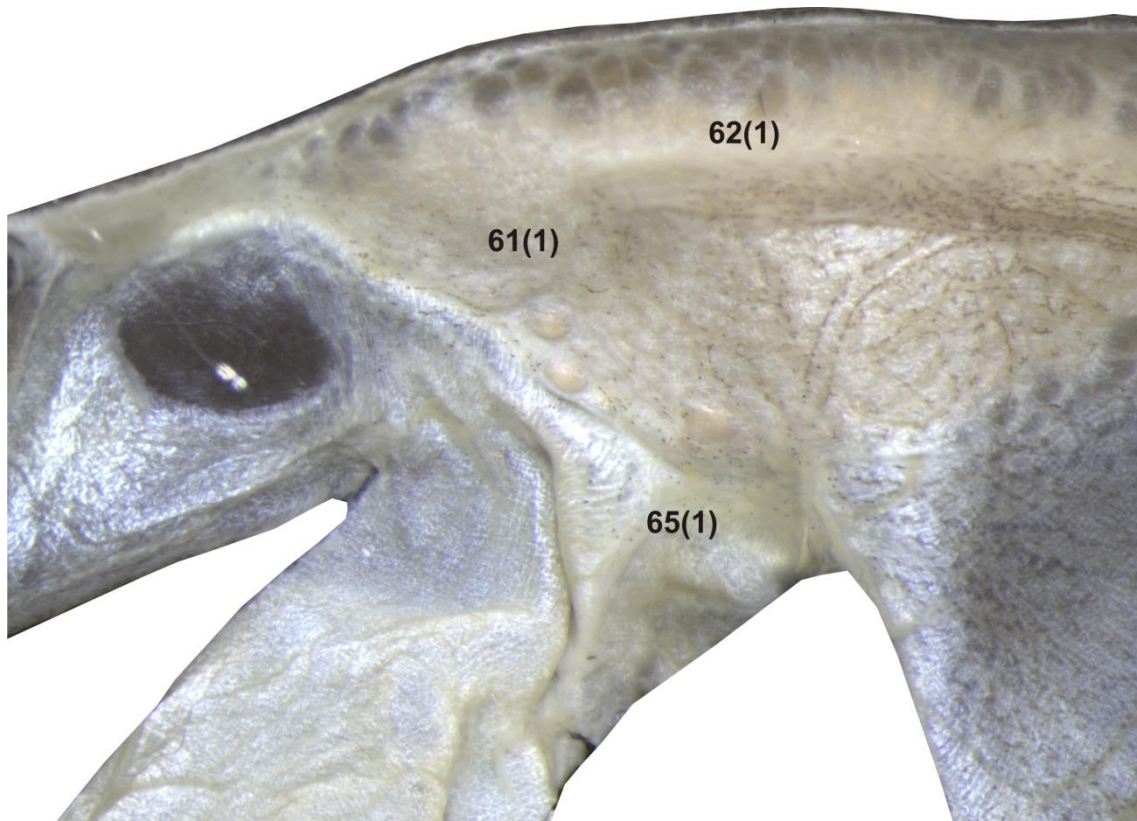


Figura 11. Corte de tegumento de *E. petersi* (MZUSP 62051) evidenciando macroglândulas.

63. Faixa glandular dorsolateral, formação de prega (Figura 12):

0 ausente

1 presente

Caráter 55 de Zaidan (2019).

64. Prega dorsolateral, nível de continuidade ao longo de sua extensão (Figura 12):

0 fragmentada

1 contínua (até a região inguinal)

Caráter 55 de Zaidan (2019).

65. Glândula da comissura oral (Figura 11 e 12):

0 ausente

1 presente

Caráter 56 de Zaidan (2019).

66. Glândula inframandibular (Figura 9):

0 ausente

1 presente

Caráter 57 de Zaidan (2019). Essa glândula coincide com uma estrutura apontada na literatura de Paratelmatoibiinae como tubérculo mandibular (Pombal & Haddad 1999). Na retirada das peles de *Paratelmatoibius* nota-se por transparência que se trata de aglomerações glandulares. Foi observado que, excetuando *Pa. gaigeae*, todas as espécies de *Paratelmatoibius* as possuem. Dessa maneira, o tubérculo mandibular seria resultado de um maior desenvolvimento das glândulas. A presença de tais glândulas é quase exclusiva do gênero (convergência com *E. petersi*).

67. Glândula inframandibular, visibilidade externa (tubérculo mandibular):

0 ausente

1 presente

Ver comentário do caráter 65.

Coloração 68-76

Características de coloração são frequentemente usadas na diferenciação das espécies ou grupos de espécie em Leptodactylidae (Heyer 1979, Pombal & Haddad 1999, Nascimento et al. 2005, Magalhães et al. 2014). Determinados tipos de pigmentos tegumentares são perdidos no processo de armazenagem dos espécimes em álcool dependendo de fotografias, aquisição do animal vivo, ou dados da literatura para serem avaliados.

68. Pele, faixa escura dorsolateral (Figura 12):

0 ausente

1 presente

Caráter 58 de Zaidan (2019). A faixa pigmentada é frequente em *Physalaemus* e apresenta pequena variação intraespecífica (Zaidan 2019). Em nossa pequena amostra para esse gênero, duas espécies, apenas uma apresentou a faixa. Em Leiuperinae, *Edalorhina* também possui essa característica além do gênero citado anteriormente. Dentre os Paratelmatoibiinae analisados, a faixa não está presente em *Crossodactylodes* e *Pa. segallai*.

69. Pele, faixa escura dorsolateral, comprimento entre a região ocular e inguinal:

0 1/2

1 total

Caráter 59 de Zaidan (2019). Esse caráter não apresentou variação nas espécies analisadas. Em todas a cobertura da faixa se estendeu por todo comprimento ocular-inguinal.

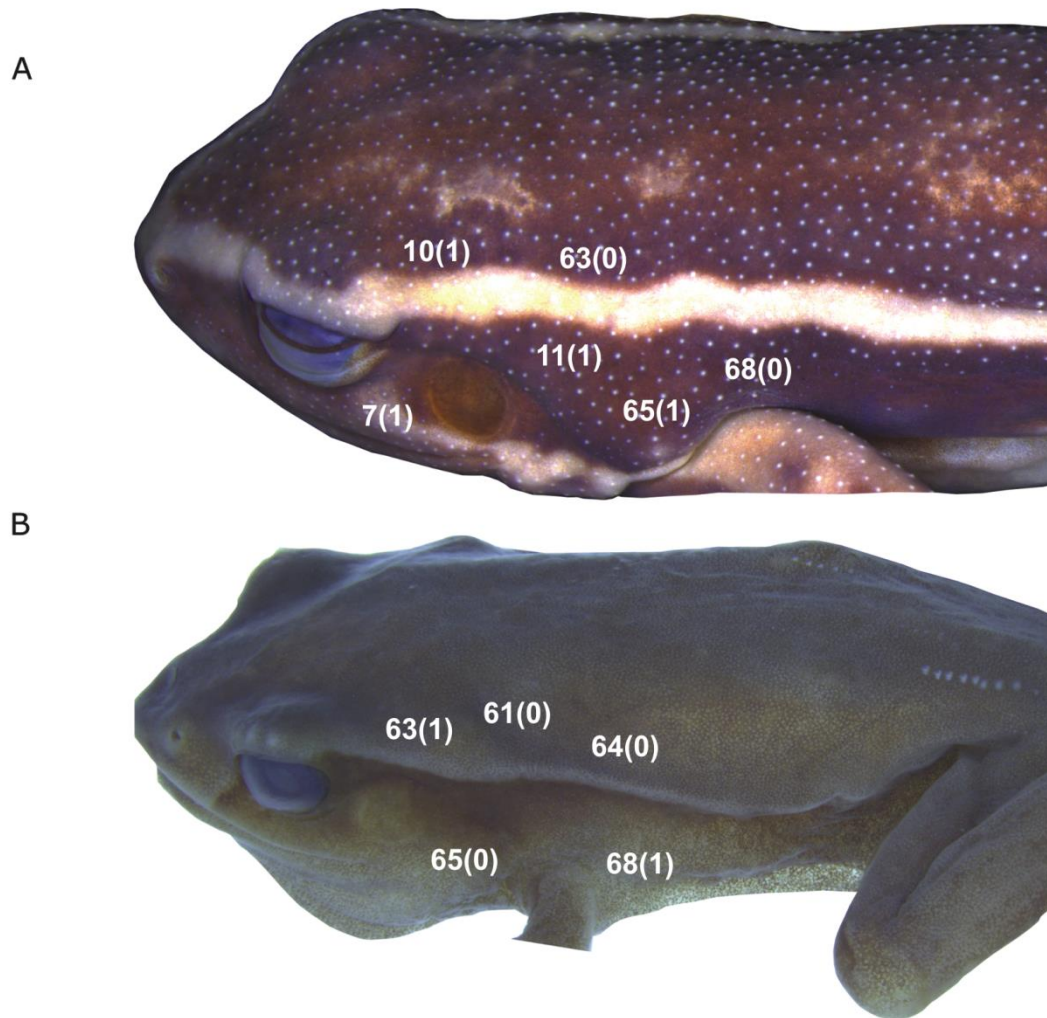


Figura 12. Vista lateral de machos de (A) *L. lineatus* (MZUSP 95557) e (B) *S. sawayae* (CFBH 69090).

70. Abdome, pigmentação (Figura 9):

0 ausente

1 presente

Caráter 60 de Zaidan (2019).

71. Abdome, pigmentação de contraste *in vivo* (Figura 9):

0 ausente

1 presente

Caráter 26 de Santos et al. (2020b). Esse caráter foi usado por Santos et al. (2020b) para evidenciar a coloração viva contrastante entre preto e vermelho ou laranja do ventre em *Paratelmatoobius*. Pombal & Haddad (1999) também chamam atenção para essa característica e sugerem uma função de advertência. Dentre os Paratelmatoobiinae, apenas *Paratelmatoobius* apresenta esse tipo de coloração. Como a coloração é perdida em espécimes fixados e armazenados em álcool, foram utilizados dados da literatura e fotografias para preenchimento da matriz.

72. Braços, superfície ventral, coloração de contraste *in vivo* (Figura 9):

0 ausente

1 presente

Caráter 27 de Santos et al. (2020b). A coloração ventral dos braços em vermelho/laranja e preto segue o mesmo raciocínio da coloração ventral do abdome (caráter 69). A diferença é que neste caráter, além de *Paratelmatoobius*, *Scythrophrys* também apresenta esse contraste. A avaliação da potencial espécie nova de *Scythrophrys* foi comprometida por se tratar de espécimes armazenados em coleção.

73. Gula, pigmentação em machos (Figura):

0 ausente

1 presente

Caráter 61 de Zaidan (2019). Todos Paratelmatoibiinae apresentaram coloração na gula. A ausência ocorreu em algumas espécies de Leptodactylinae e Paratelmatoibiinae.

74. Gula, linha despigmentada medial (Figura):

0 ausente

1 presente

Caráter 62 de Zaidan (2019). Essa despigmentação foi exclusiva de *Engystomops* dentre as espécies analisadas.

75. Linha vertebral urostilar:

0 ausente

1 presente

Caráter 63 de Zaidan (2019). Entre os Paratelmatoibiinae, essa linha foi encontrada apenas em *Paratelmatoibius* (exceto *Pa. lutzii* e *Pa. mantiqueira*). Percebe-se polimorfismo em *A. andreae*, *P. falcipes* e *C. boraceiensis* e presença em *P. cuvieri*.

76. Colorido inguinal contrastante *in vivo*:

0 ausente

1 presente

Caráter 64 de Zaidan (2019).

Vísceras 77-92

Com relação à pigmentação seguimos as propostas de caracteres de Zaidan (2019) com relação às modificações das categorias criadas de Franco-Belussi et al. (2009) e na escolha do sexo do animal observado.

Em termos gerais, a pigmentação visceral pode ser dada por dois tipos celulares: os melanócitos e os melanomacrófagos (Zieri et al. 2015). Os melanomacrófagos, como o nome sugere, são macrófagos que possuem melanina e estão presentes apenas em órgãos hematopoiéticos (fígado e baço) (Franco-Belussi et al. 2013). Os melanócitos são células de morfologia e origem embrionária semelhantes às dérmicas que estão presentes nas demais vísceras (Franco-Belussi et al. 2013). Ambas são responsivas a proteínas bacterianas, hormônios testiculares e temperatura (Zieri et al. 2015, Franco-Belussi et al. 2013). Entretanto, apenas os melanócitos respondem a melanocortina (Franco-Belussi et al. 2013).

Essa variação na pigmentação visceral devido a diferentes estímulos pode ser um problema no que diz respeito à formulação de caracteres principalmente quando a amostragem é baixa. Optamos por manter os caracteres enquanto outros estudos comparativos não trazem elucidação sobre a variação e percepção macroscópica dessas diferenças pigmentares.

77. Peritônio abdominal, coloração:

0 ausente

1 presente

Caráter 89 de Zaidan (2019) modificado. O caráter proposto por Zaidan (2019): Peritônio abdominal: 0 transparente; 1 iridescente; 2 escuro; foi reformulado e separado em dois, pois considerado inadequado. Nessa proposição, a condição de existência (ausência ou presença) de um peritônio abdominal é que estaria em questão pela falta de variável. Dessa forma os estados ficam inaplicáveis à proposição. Pelos estados propostos, é provável que a variável seja a cor do peritônio abdominal. Ainda assim, o estado transparente não denota uma coloração, mas sua ausência. Foi elaborado, portanto, um caráter que contempla a presença e ausência de cor e outro que diz respeito a qual cor é observada no peritônio.

78. Peritônio abdominal, pigmentação, cor:

0 branco (iridescente)

1 preto

Caráter 89 de Zaidan (2019) modificado. Ver comentário caráter 77.

79. Pulmão, pigmentação (Figura 13):

0 ausente

1 presente

Caráter 90 de Zaidan (2019) modificado. Em Zaidan (2019) o caráter é: Pulmão: pigmentação, 0 despigmentado; 1 parcialmente pigmentado; 2 completamente pigmentado.

Como a variável é pigmentação, se presume que seu estado de existência é que esteja sendo avaliado (ou poderia ser qual cor é apresentada pelo órgão, branco, preto, etc.). Pelos estados propostos, além do estado de existência, a quantidade de pigmentação também é avaliada misturando-se um caráter neomórfico com um transformacional. Para sanar esse problema lógico, foram propostos dois caracteres que contemplam a existência de pigmentação e sua quantidade relativa. Todos os caracteres de pigmentação visceral de Zaidan (2019) apresentam esse problema e foram adequados com a separação de variáveis.

80. Pulmão, pigmentação, quantidade relativa de células pigmentares:

0 esparsa

1 média

2 abundante

Caráter 90 de Zaidan (2019) modificado. Ver comentário do caráter 79.

Fígado 81-85

Como observado por Zaidan (2019) e Fanali et al. (2021), o fígado dos anuros pode ter mais de dois lobos como anteriormente sugerido por Duellman & Trueb (1994). Foram encontrados 3 lobos em todas as espécies analisadas, assim como nos autores citados. Existe pequena variação intraespecífica e interespecífica em relação ao tamanho das reentrâncias (fissuras) que separam o órgão em lobos. Em alguns indivíduos as reentrâncias são mais profundas que em outros. Essa diferença não chega a atrapalhar a contagem de lobos e a

mensuração do seu tamanho, mas pode confundir sua identificação. É importante o manuseamento e análise do órgão tanto em sua superfície ventral quanto dorsal.

81. Fígado, pigmentação (Figura 13):

0 ausente

1 presente

Caráter 91 de Zaidan (2019) modificado.

82. Fígado, pigmentação, quantidade relativa de células pigmentares (Figura 13):

0 esparsa

1 média

2 abundante

Caráter 91 de Zaidan (2019) modificado.

83. Fígado, número de lobos:

0 dois

1 três

Caráter 92 de Zaidan (2019).

84. Fígado, tamanho do lobo direito em relação ao esquerdo:

0 maior

1 menor

2 aproximadamente do mesmo tamanho

Caráter 93 de Zaidan (2019).

85. Fígado, tamanho do lobo medial em relação ao lobo direito:

0 maior

1 menor

2 aproximadamente do mesmo tamanho

Caráter 94 de Zaidan (2019).

Testículos 86-88 (Figura 13)

A pigmentação dos testículos foi avaliada por Franco-Belussi et al. (2009) e Zaidan (2019) e foram adotados parte dos achados desses trabalhos para codificação de *Physalaemus* e *Leptodactylus*. Assim como em Zaidan (2019) para *Physalaemus*, não foram encontradas grandes variações intraespecíficas em Paratelmatobiinae embora o número de espécimes analisados não tenha sido tão grande.

86. Testículo maduro, pigmentação (Figura 13):

0 ausente

1 presente

Caráter 95 de Zaidan (2019) modificado.

87. Testículo maduro, pigmentação, quantidade relativa de células pigmentares (Figura 13):

0 esparsa

1 média

2 abundante

Caráter 95 de Zaidan (2019) modificado.

88. Testículo maduro, comprimento em relação aos rins (Figura 13):

0 pequeno (aproximadamente 1/3)

1 médio (aproximadamente 1/2)

2 grande (>2/3)

Caráter 96 de Zaidan (2019).

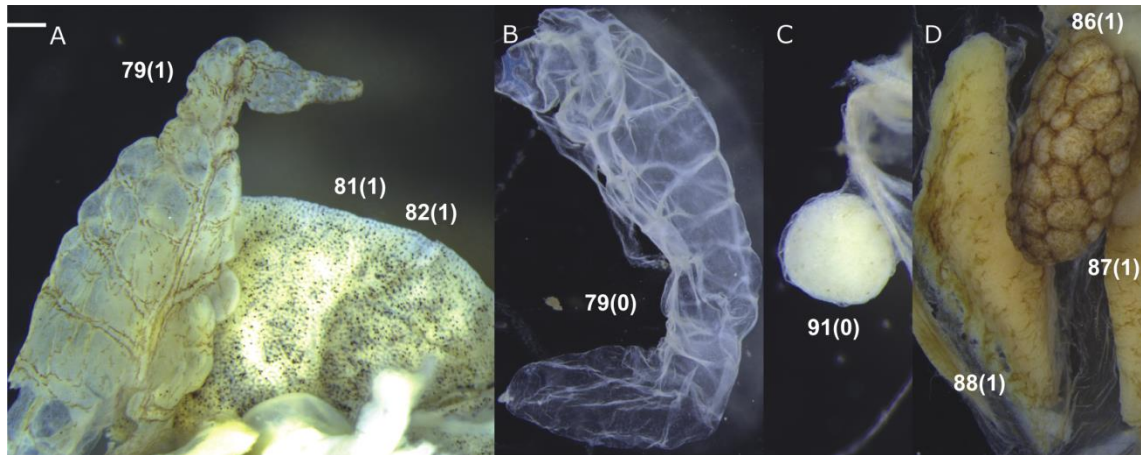


Figura 13. Vísceras. (A) pulmão e fígado de *P. gaigeae* (MZUSP 138661); (B) pulmão de *P. poecilogaster* (UFMG 3240); (C) baço *S. sawayae* (UFMG 20659); e (D) rim e testículo de *P. lutzii* (MZUSP 94624).

89. Átrio, pigmentação (Figura 14):

0 ausente

1 presente

Caráter 99 de Zaidan (2019). Aparentemente a pigmentação cardíaca observada por Zaidan (2019) não se refere exatamente à presença de células pigmentares no tecido muscular atrial, mas sim do pericárdio restrito à sua cobertura. O pericárdio atrial é significativamente mais escurecido quando comparado ao ventricular em determinadas espécies. O miocárdio também apresenta uma diferenciação de cor entre essas câmaras, provavelmente pelas paredes dos átrios serem translúcidas evidenciando os resquícios de sangue dando aspecto escurecido. Para esta tese, por não se observarem melanóforos no miocárdio, foi considerada a presença dessas células no pericárdio.

90. Átrio, pigmentação, quantidade relativa de células pigmentares (Figura 14):

0 esparsa

1 média

2 abundante

Caráter 99 de Zaidan (2019).

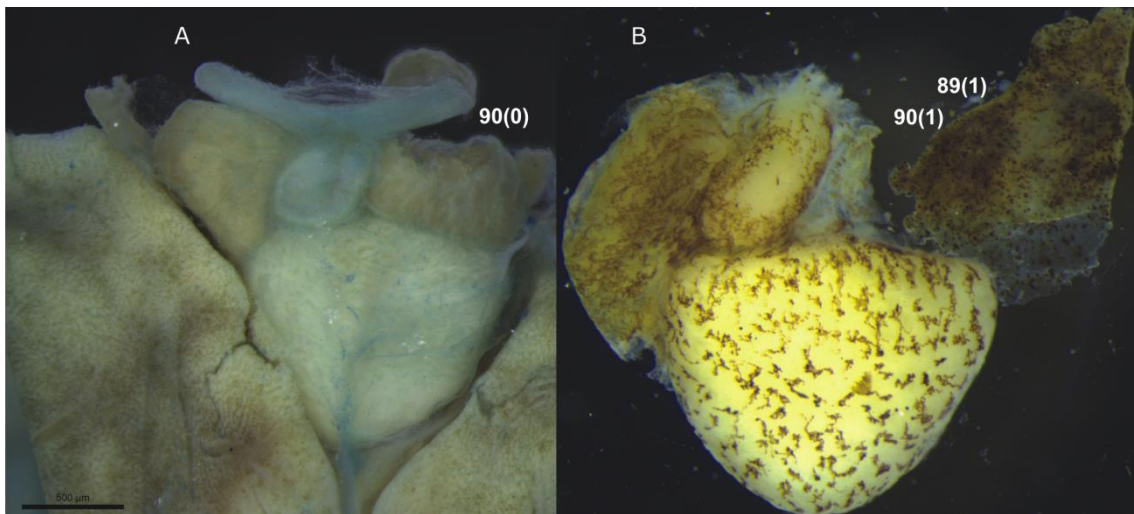


Figura 14. Coração de (A) *S. sawayae* (UFMG 20659) e (B) *P. gaigae* (MZUSP 138661) evidenciando células pigmentares.

91. Baço, pigmentação (Figura 13):

0 ausente

1 presente

Caráter 100 de Zaidan (2019) modificado.

92. Baço, pigmentação, quantidade relativa de células pigmentares:

0 esparsa

1 média

2 abundante

Caráter 100 de Zaidan (2019) modificado.

Osteologia 93-216

O trabalho de Lynch (1971) representa o grande marco em termos do uso de caracteres osteológicos para os Leptodactylidae. Embora as visões filogenéticas tenham mudado desde então, grande parte dos caracteres hoje usados, inclusive em Zaidan (2019) e no presente estudo, são baseados ou são literalmente os mesmos dos propostos originalmente, além das descrições bem feitas serem usadas quando espécies não estão disponíveis e comparações com agrupamentos feitos por similaridade à época e que têm sido em parte corroborados pelos métodos filogenéticos atuais.

Crânio 93-154

O crânio dos anfíbios, como os demais vertebrados, é composto por três elementos provenientes de diversificadas origens embrionárias: o neurocrânio, esplâncocrânio e o dermatocrânio (Kardong 2016). O neurocrânio dá suporte ao cérebro (região esfenotmoidal e occipital) e órgãos dos sentidos (cápsulas nasais, ótica e óptica). O esplâncocrânio é derivado dos arcos branquiais e corresponde a maxilas superiores e inferiores. Esses dois constituintes apresentam um tipo de ossificação denominada endocondral (com molde de cartilagem e posterior substituição óssea). O dermatocrânio, de ossificação intramembranosa (ou dérmica), representa elementos que se dispõem sobre o neurocrânio e esplâncocrânio, reforçando ou substituindo, e também os complementando, principalmente no teto craniano, para a formação

de uma estrutura coesa (Kardong 2016). As diferenciações nesses elementos respondem a pressões e demandas dos hábitos específicos de cada espécie.

93. Crânio, largura em relação ao comprimento (Figura 15):

0 maior

1 menor

2 aproximadamente igual

Caráter 101 de Zaidan (2019). Assim como notado por Verdade (2005), os crânios de *Paratelmatobius cardosoi* e *Scythrophrys sp.* analisados têm largura e comprimento aproximados. Esse tipo de relação de dimensões praticamente só foi encontrado em Paratelmatobiinae entre as espécies analisadas (e também *Engystomops petersi*). Os Paratelmatobiinae que apresentaram largura maior que o comprimento, como os demais Leptodactylidae, foram *Crossodactylodes izecksohni*, *C. septentrionalis*, *Pa. poecilogaster*, *Pa. Mantiqueira* e *Rupirana cardosoi*.

Frontoparietais 94-100 (Figura 15)

Os frontoparietais são ossos dérmicos que compõem o revestimento dorsal de grande parte do crânio entre os nasais e occipitais (Duellman & Trueb 1994). Constituem um par que pode ou não estar fusionado medialmente. A distância entre ossos cranianos está relacionada à

sua coesão, rigidez e cinese (Kardong 2016). Esse distanciamento pode estar relacionado aos hábitos animais, como escavação e proteção de tocas em crânios com ossificação robusta ou a idade do indivíduo (Verdade 2005, Zaidan 2019). Em Leptodactylidae, a região rostral do frontal é mais esguia que a caudal. A região caudal se expande lateralmente e se sobrepõe aos proóticos. Embora não se saiba qual a motivação das diversas formas das extremidades rostral e caudal desse osso, diferenças foram notadas a esse respeito.

94. Frontoparietais, separação medial (Figura 15):

0 ausente

1 presente

Caráter 102 de Zaidan (2019). Zaidan (2019) aponta diferenças intraespecíficas no tamanho dos espaçamentos entre frontoparietais, provavelmente relacionadas a idade, indivíduos mais jovens tendem a ter crânios menos ossificados que indivíduos com mais idade. Isso é verdade inclusive para humanos onde as suturas entre os ossos acabam desaparecendo com a idade (Dangelo e Fattini 2007).

95. Alargamento das juntas inter-frontoparietais (Figura 15):

0 ausente

1 presente

Caráter 103 de Zaidan (2019). Não foi encontrado alargamento das juntas entre a maior parte dos Paratelmatoibiinae. Apenas em *Pa. lutzii* (3 espécimes analisados), referendando a descrição de Lynch (1971). Essa característica se apresenta como

autapomorfia da espécie dentro do grupo, porém com surgimento independente em Leptodactylinae e Leiuperinae. Devido ao baixo número de espécimes, não houve evidência para considerar o alargamento das juntas como relacionado à idade dos indivíduos.

96. Alargamento das juntas inter-frontoparietais, início (Figura 15):

0 $\frac{1}{3}$ anterior

1 $\frac{1}{4}$ anterior

2 $\frac{1}{5}$ anterior

3 apenas margem anterior

Caráter 104 de Zaidan (2019). Além de ser a única espécie de Paratelmatoibiinae analisada que possui alargamento entre frontoparietais, *Pa. lutzii* também apresenta o maior espaçamento entre os ossos comparativamente às outras subfamílias.

97. Frontoparietais, formato da margem caudal (Figura 15):

0 côncavo

1 reto

2 convexo

Caráter 105 de Zaidan (2019). O formato da margem caudal dos frontoparietais é retilíneo em *Scythrophrys*, nos outros Paratelmatoibiinae é convexo. Dentre todos os Leptodactylidae analisados, os formatos variam entre retilíneo e convexo, sendo a grande maioria convexo. O formato côncavo foi encontrado apenas em *C. boraceiensis* e *Z. parvulus*.

98. Frontoparietais, processo posterolateral (Figura 15):

0 ausente

1 presente

Caráter 106 de Zaidan (2019).

99. Frontoparietais, terço anterior, processo lateral (Figura 15):

0 ausente

1 presente

Dentre as espécies analisadas apenas *C. izecksohni* e *C. septentrionalis* apresentam essa projeção.

100. Frontoparietais, contato com nasais (Figura 15):

0 ausente

1 presente

Caráter 107 de Zaidan (2019). Lynch (1971) usa o contato entre frontoparietais e nasais como uma das características distintivas do grupo Grypiscini (que continha *Crossodactylodes*). Entretanto, aqui não foi observada essa característica assim como nas ilustrações do próprio trabalho de Lynch (1971) para o gênero e também nos *CTscans* de Teixeira et al. (2013). Nenhum Paratelmatoibiinae apresentou esse contato corroborando a

literatura para *Paratelmatobius* (Lynch 1971) e *Rupirana* (Heyer 1999). A descrição de *Scythrophrys* de Lynch (1971) não traz imagens ou faz menção a essa característica.

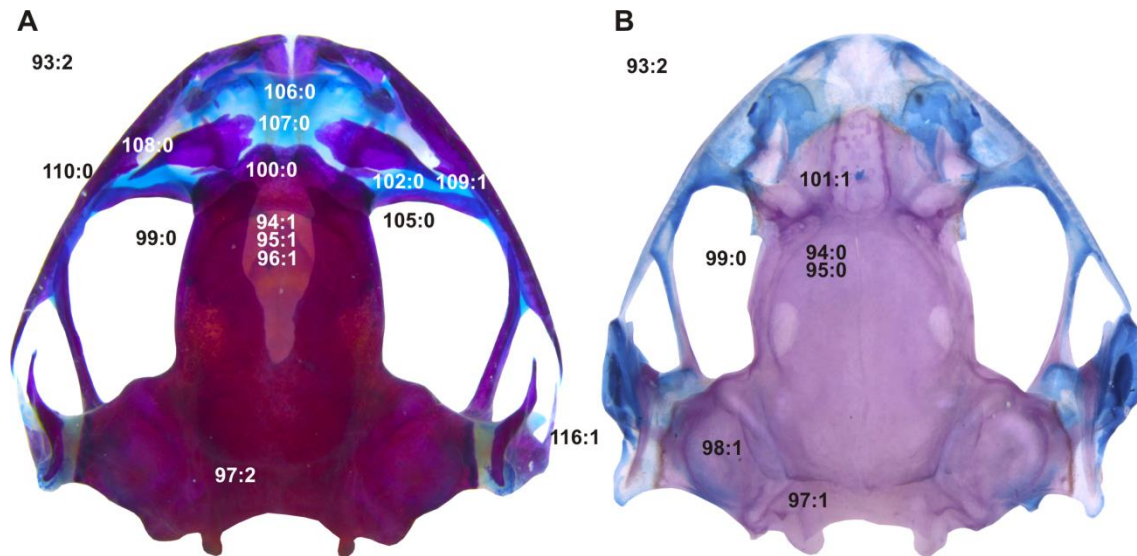


Figura 15. Crânio em vista dorsal de (A) *Paratelmatobius lutzii* (MZUSP 94624) e (B) *Scythrophrys sawayae* (UFMG 20658).

Esfenetmóide 101-104 (Figura 15)

O esfenetmóide é um osso que serve de base e paredes laterais para o cérebro e nervo olfatório (Duellman & Trueb 1994). Possui uma série de fenestrações por onde passam nervos cranianos, uma grande fontanela dorsal coberta pelos frontoparietais e uma ventral coberta pelo parasfenóide (Duellman & Trueb 1994). Entre os anuros, observamos variação no grau de ossificação desse osso (Duellman & Trueb), inclusive entre os *Physalaemus* (Zaidan 2019), e em sua associação (contato) com outros ossos (Zaidan 2019).

101. Esfenetmóide, visibilidade em vista dorsal (Figura 15):

0 ausente

1 presente

Caráter 108 de Zaidan (2019).

102. Esfenetmoide, contato com nasais (Figura 15):

0 ausente

1 presente

Caráter 109 de Zaidan (2019). De todas as espécies analisadas, apenas *Pa. cardosoi* e *Pa. gaigeae* não apresentaram contato entre esses ossos.

103. Esfenetmoide, extensão do contato com nasais:

0 apenas ventromedialmente

1 medial e posteriormente

2 apenas posteromedialmente

Caráter 110 de Zaidan (2019).

104. Esfenetmóide, contato com a fenestra óptica:

0 ausente

1 presente

Caráter 111 de Zaidan (2019). Esse caráter foi de difícil codificação nas espécies analisadas, principalmente Paratelmatoibiinae. A fenestra óptica pode ser formada pela cartilagem orbital (mineralizada ou não), ou essa cartilagem pode estar reduzida e a fenestra

formada pelos ossos circunvizinhos (Zaidan 2019). Em Paratelmatoibiinae (exceto *Rupirana cardosoi* e *C. septentrionalis*), a fenestra é completamente mineralizada. Como não há nenhuma sutura que poderia demarcar a distinção da cartilagem orbital e do esfenetmóide, essa distinção é problemática. Foi considerado como contato quando havia mineralização total da região correspondente da fenestra. O caráter 133 contempla a presença de cartilagem orbital (cartilaginosa e sua limitação às regiões caudal e medial) e o 134 se essa cartilagem possui regiões calcificadas. Para *C. septentrionalis*, foram usadas as imagens de Teixeira et al. (2013), que apontam duas mineralizações distintas, uma rostral representando o esfenetmóide e outra caudal encerrando o forâmen. Entre elas há um espaço negativo que provavelmente representa a cartilagem orbital.

105. Órbita, margem anterior, alcance em relação à margem anterior do esfenetmoide (Figura 15):

0 menor

1 alinhada

2 maior

Apenas em *Crossodactylodes* a margem orbital pode ser alinhada ou ultrapassar a esfenetmoidal. As margens são alinhadas em *C. bokermanni* e *C. izecksohni*, em contrapartida, a margem orbital ultrapassa a margem esfenetmoidal em *C. itambe*.

106. Placa nasal anterior, extremidade, formato (Figura 15):

0 retilíneo

1 côncavo

2 convexo

Nasais 107 (Figura 15)

Os ossos nasais são dérmicos e ficam localizados rostralmente ao esfenetmóide (Duellman & Trueb 1994). Formam o teto da cápsula nasal e variam em tamanho entre os anuros (Duellman & Trueb 1994). Póstero-lateralmente possuem um processo maxilar que se articula com a maxila superior (através de ligamento ou contato direto) (Duellman & Trueb 1994).

107. Nasais, proximidade (em relação à largura, do nasal) (Figura 15):

0 amplamente separados ($>$ ou $= 1/3$)

1 em contato ou estreitamente separados ($< 1/3$)

Caráter 112 de Zaidan (2019) modificado. O caráter foi modificado para dar objetividade à variável. Dessa forma foi estabelecido que amplo seria qualquer separação maior que $1/3$ da largura (látero-lateral) do nasal. Os Paratelmatobiinae apresentam nasais amplamente separados entre si, exceto *Crossodactylodes*. Essa característica também foi encontrada nos Leiuperinae e nos representantes fora de Leptodactylidae analisados. Zaidan (2019) aponta que a característica varia entre as espécies em *Physalaemus*. Nas imagens de Teixeira et al. (2013) os nasais são próximos entre si nas espécies de *Crossodactylodes*, exceto *C. bokermanni*. Aqui, todos os *Crossodactylodes* apresentaram nasais muito próximos. Essa discordância pode estar relacionada à idade do exemplar de *C. bokermanni* analisado por Teixeira et al. (2013), ou pela técnica (tomografia computadorizada) utilizada já que a região é de grande sobreposição de estruturas ósseas, o que pode dificultar sua visualização e individualização. Em Lynch (1971), *Crossodactylodes pintoii* apresenta uma separação

pequena entre os nasais, apesar de não mencionada no texto, esta condição é visível na ilustração esquemática. Heyer (1999) também não faz menção descritiva, mas a grande separação dos nasais pode ser vista na ilustração.

Maxila superior 108-117 (Figura 15 e 17)

A maxila superior dos anuros é composta por três elementos ósseos dérmicos, o maxilar, o pré-maxilar e o quadradojugal (Duellman & Trueb 1994). O quadradojugal e o quadrado (elemento suspensório) se fusionam formando um elemento que se articula à maxila inferior (Duellman & Trueb 1994). O quadradojugal nem sempre está presente nos anuros, nem mesmo em todos Leptodactylidae estudados. O quadrado geralmente não pode ser visto em animais adultos (Duellman & Trueb 1994).

108. Maxila, contato com nasais (Figura 15):

0 ausente

1 presente

Caráter 113 de Zaidan (2019). Apenas em *Crossodactylodes* os nasais e maxila entram em contato. A pars facialis do maxilar forma uma lâmina (crista) no plano dorso-ventral, desde sua região rostral, e sua altura é crescente até o processo preorbital, a partir do qual ela decresce. Essa característica é apontada por Lynch (1971) na diagnose de *Crossodactylodes pintoii* e pode ser visualizada nas imagens de Teixeira et al. (2013).

109. Maxila, pars facialis, processo preorbital (Figura 15):

0 ausente

1 presente

Caráter 114 de Zaidan (2019).

110. Maxila, pars facialis, término da região posterior (Figura 15):

0 gradual

1 abrupto

Caráter 115 de Zaidan (2019).

111. Maxila, dentes (Figura 17):

0 ausentes

1 presentes

Caráter 116 de Zaidan (2019).

112. Maxila, dentes, extensão sobre a maxila (Figura 17):

0 1/3 rostral da órbita

1 1/2 da órbita

2 até o quadradojugal

Caráter 117 de Zaidan (2019). Dentre os Paratelmatoibiinae, apenas *Scythrophrys* apresentou dentes restritos à região rostral da órbita. Nas demais espécies, os dentes se estendem até a metade da órbita. Esse caráter é bastante variável em Leptodactylidae.

113. Maxila e pré-maxila, contato (Figura 17):

0 ausente

1 presente

Caráter 118 de Zaidan (2019). Em Zaidan (2019) o caráter é: maxila e pré-maxilas: relação em vista ventral, 0 estreitamente separadas, 1 em contato, mas sem sobreposição, 2 sobreposição da maxila sobre a pré-maxila. O caráter de Zaidan (2019) faz uma junção dos dois tipos de caráter existentes: de estado de existência (contato) e variações numa característica existente (tipo de contato). O caráter foi desmembrado para contemplar as variáveis isoladamente. Como observado por Zaidan (2019), esse caráter é melhor observado em vista ventral.

114. Maxila e pré-maxila, sobreposição (Figura 17):

0 ausente

1 presente

Caráter 118 de Zaidan (2019). Ver considerações caráter 134.

115. Pré-maxila, processo alar, orientação longitudinal:

0 dorsomedial

1 dorsal

2 dorsolateral

Caráter 119 de Zaidan (2019). Os três estados estão presentes em Paratelmatoibiinae. *Crossodactylodes* e *Rupirana* apresentam o processo alar direcionado dorsomedialmente (exceto *C. pintoii*, dorsalmente); *Paratelmatoibius* dorsalmente (sem inclinações laterais); e *Scythrophrys* dorsolateralmente. Apenas o estado de *Scythrophrys* não é compartilhado entre outros Leptodactylidae.

116. Quadradojugal:

0 ausente

1 presente

Caráter 120 de Zaidan (2019). Apenas em algumas espécies de Leiuperinae e nos representantes fora de Leptodactylidae estudados, o quadradojugal não foi observado.

117. Quadradojugal, articulação com maxila, posição em relação à órbita (Figura 17):

0 1/3 anterior

1 1/2

2 1/3 posterior

2 na margem posterior ou ultrapassando a margem

Caráter 121 de Zaidan (2019).

Esquamosal 118-124 (Figura 16)

O esquamosal é um osso dérmico da parte lateral craniana e que conecta a maxila (com fusão com o quadrado) com a crista parótica (região lateral do proótico) e por isso considerado do sistema suspensório (Duellman & Trueb 1994). É um osso em forma de “T” com três ramos distintos. O ramo caudal é o ótico, o rostral é o zigomático e o ventral é chamado também de ventral. Os caracteres abordam suas conexões e tamanhos relativos.

118. Esquamosal, ramo zigomático, comprimento em relação ao ramo ótico (Figura 16):

0 menor

1 aproximadamente igual

2 maior

Caráter 122 de Zaidan (2019). Caráter modificado de Zaidan (2019) em relação aos estados. Ao invés de porcentagens, foi feita uma relação de tamanho mais simples.

119. Esquamosal, ramo zigomático, comprimento em relação ao forame ótico (Figura 16):

0 curto, não passando a margem anterior do forame

1 longo, ultrapassando a margem anterior do forame

Caráter 5 de Santos et al. (2020b). Um ramo zigomático longo foi encontrado como autapomorfia de *C. septentrionalis*, tanto na comparação apenas entre os Paratelmatoibiinae, proposição já feita por Santos et al. (2020b), como também entre todas as espécies deste estudo.

120. Esquamosal, ramo zigomático, extensão em relação à órbita (Figura 16):

0 terço posterior

1 metade

Dentre as espécies analisadas, apenas em *C. izecksohni* e *Pa. lutzii* a extensão vai até a metade da órbita. Esse caráter quando comparado ao anterior demonstra que diferentes proporções comparativas podem resultar em diferentes agrupamentos.

121. Esquamosal, ramo ótico, comprimento em relação ao ramo ventral (Figura 16):

0 menor

1 aproximadamente igual

2 maior

Caráter 123 de Zaidan (2019). Modificação similar à do caráter 139. Em Paratelmatoibiinae, apenas *Crossodactylodes* apresentou ramo ótico maior ou igual ao ventral.

122. Esquamosal, ramo zigomático, contato com maxila (Figura 16):

0 ausente

1 presente

Caráter 124 de Zaidan (2019).

123. Esquamosal, ramo ótico, sobreposição a crista parótica (Figura 16):

0 ausente

1 presente

Caráter 125 de Zaidan (2019).

124. Esquamosal, ramo ventral, estreitamento basal em relação ao comprimento do ramo (Figura 16):

0 30%

1 < 30%

Apenas em *C. bokermanni* e *C. izecksohni* o estreitamento do ramo foi de 30%.

Pterigoide 125-126 (Figura 17)

O pterigoide é um osso trirradiado em forma de Y (Duellman & Trueb 1994). Articula-se com a maxila (braço anterior), quadrado (braço posterior) e cápsula auditiva (braço medial) (Duellman & Trueb 1994).

125. Pterigoide, ramo anterior, comprimento em relação ao ramo posterior (Figura 17):

0 aproximadamente 2x

1 aproximadamente igual

Caráter 126 de Zaidan (2019).

126. Pterigoide, ramo anterior, região de articulação com a maxila em relação à margem anterior forame óptico (Figura 17):

0 alinhada

1 ultrapassa

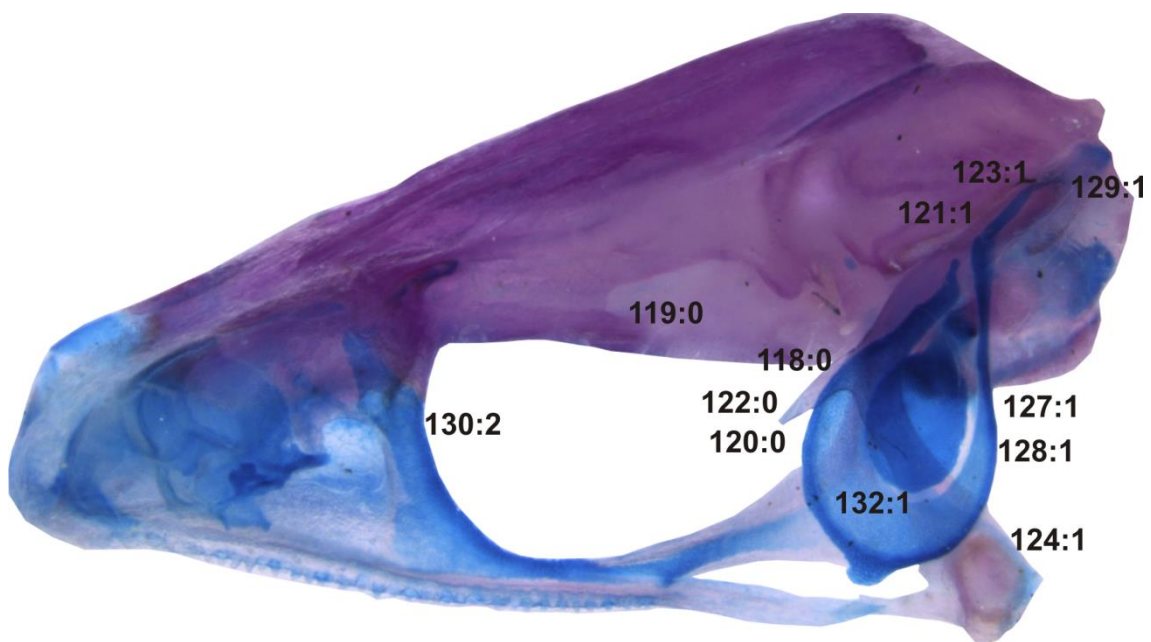


Figura 16. Crânio de *Scythrophrys sawayae* (UFMG 20658) em vista lateral.

Aparato auditivo 127-132 (Figura 16)

O aparato auditivo dos anuros é composto de opérculo (que repousa sobre a fenestra oval), columela (ou estribo) e ânulo timpânico (Duellman & Trueb 1994). A columela

formada de três partes, pars interna plectri (parte medial óssea ligada ao opérculo formando uma base), pars media plectri (parte intermédia óssea formando um bastão) e pars externa plectri (parte lateral cartilaginosa ligada ao ânulo timpânico) (Duellman & Trueb 1994).

127. Columela (Figura 16):

0 ausente

1 presente

Caráter 127 de Zaidan (2019). A ausência de columela só foi constatada em *Crossodactylodes* e *Pa. lutzii*. Por estar ausente, as demais partes laterais do aparato auditivo também se encontram obviamente ausentes como proposto por Pereyra et al. (2016). Entretanto a ausência dessa estrutura não significa que haja ausência de percepção sonora, que pode ser suprida pela via pulmonar, pelo sistema do músculo opercular, etc. (para outras formas de percepção em anuros recomenda-se Mason 2007). Em *Crossodactylodes* e *Pa. lutzii* há concomitantemente a perda de fenda e saco vocal, o que não necessariamente indica ausência de vocalização (para *Crossodactylodes* ver Santos et al. 2021 e comentário do caráter 1). Mason (2007) aponta que há certa tendência a perda de elementos do ouvido médio em animais aquáticos e de tamanho reduzido e pode ser justamente esse o caso para as espécies estudadas.

128. Ânulo timpânico (Figura 16):

0 ausente

1 presente

Caráter 128 de Zaidan (2019).

129. Ânulo timpânico, fusão com crista parótica (Figura 16):

0 ausente

1 presente

Caráter 129 de Zaidan (2019).

130. Ânulo timpânico, diâmetro máximo em relação ao comprimento da órbita (vista dorsal):

0 de 21 a 30%

1 de 31 a 40%

2 de 41 a 50%

3 de 51 a 60%

Caráter 130 de Zaidan (2019).

131. Pars externa plectri, dilatação da extremidade anterior:

0 ausente

1 presente

Caráter 131 de Zaidan (2019).

132. Pars externa plectri, dimensão da extremidade anterior em relação ao ânulo timpânico (Figura 16):

0 até 50%

1 entre 51 e 55%

2 acima de 56%

Caráter 132 de Zaidan (2019).

Cartilagem orbital 133-134 (Figura 17)

A cartilagem orbital forma junto com o proótico o espaço (forâmen óptico) por onde o nervo óptico se evagina lateralmente da caixa craniana em direção às órbitas (Duellman & Trueb 1994). Localizada entre o proótico e o esfenetmóide, essa cartilagem pode ou não ser mineralizada (Zaidan 2019). Ver também o comentário do caráter 128.

133. Cartilagem orbital (Figura 17):

0 ausente

1 presente

Caráter 133 de Zaidan (2019).

134. Cartilagem orbital, mineralização:

0 ausente

1 presente

Caráter 134 de Zaidan (2019).

Forâmens proótico e oculomotor 135-138 (Figura 17)

Ambos forâmens estão localizados no osso proótico (Duellman & Trueb 1994). O forâmen oculomotor possui localização medial em relação ao proótico e por eles passam os nervos cranianos oculomotor (III) e trigêmeo (V), respectivamente (Duellman & Trueb 1994). O presente estudo corrobora os achados de Zaidan (2019) que observou variações em termos de ossificação e confluência (junção) desses forâmens.

135. Forame oculomotor, constituição (Figura 17):

0 encerrado completamente em cartilagem

1 encerrado parcialmente por cartilagem medialmente

2 encerrado completamente pelo proótico

Caráter 135 de Zaidan (2019).

136. Forame proótico, constituição:

0 encerrado completamente por cartilagem

1 encerrado parcialmente pelo proótico

2 encerrado completamente pelo proótico

Caráter 136 de Zaidan (2019).

137. Confluência dos forames proótico e oculomotor (Figura 17):

0 ausente

1 presente

Caráter 137 de Zaidan (2019).

138. Confluência dos forames proótico e oculomotor, grau:

0 parcial

1 completa

Caráter 138 de Zaidan (2019).

Paraesfenoide 139-144 (Figura 17)

O paraesfenoide é um osso dérmico ímpar localizado no teto do crânio servindo de apoio ventral da caixa craniana (Duellman & Trueb 1994). Está localizado entre o proótico e o esfenoide cobrindo ventralmente parte desses ossos (Duellman & Trueb 1994). Tem formato de T com asas posterolaterais que cobrem as cápsulas auditivas e um ramo anterior que se estende do proótico até a região anterior das órbitas (Duellman & Trueb 1994). Os caracteres estão relacionados à forma e extensão desse osso. Dentre as espécies estudadas, *Scythrophrys* apresenta certa dificuldade na visualização do paraesfenoide. Há uma mineralização excessiva com praticamente o desaparecimento das suturas formando uma unidade em sinostose, o que dificulta a identificação de limites.

139. Paraesfenoide, processo cultriforme, estreitamento anterior:

0 ausente

1 presente

Caráter 139 de Zaidan (2019).

140. Paraesfenoide, processo cultriforme, extremidade anterior, formato (Figura 17):

0 arredondado

1 triangular

2 reto

Caráter 140 de Zaidan (2019).

141. Paraesfenoide, processo cultriforme, estreitamento posterior (Figura 17):

0 ausente

1 presente

Caráter 141 de Zaidan (2019).

142. Paraesfenoide, processo alar, constrição média dando aspecto de garra (Figura 17):

0 ausente

1 presente

Caráter 142 de Zaidan (2019).

143. Paraesfenoide, processo alar, orientação (Figura 17):

0 laterocaudal

1 látero-lateral (perpendicular ao eixo axial do crânio ou levemente inclinadas laterocaudalmente)

Caráter 143 de Zaidan (2019).

144. Paraesfenoide, processo posteromedial, extensão em relação tectum synoticum (Figura 17):

0 não alcança

1 alcança (ou estreitamente separados)

Caráter 144 de Zaidan (2019).

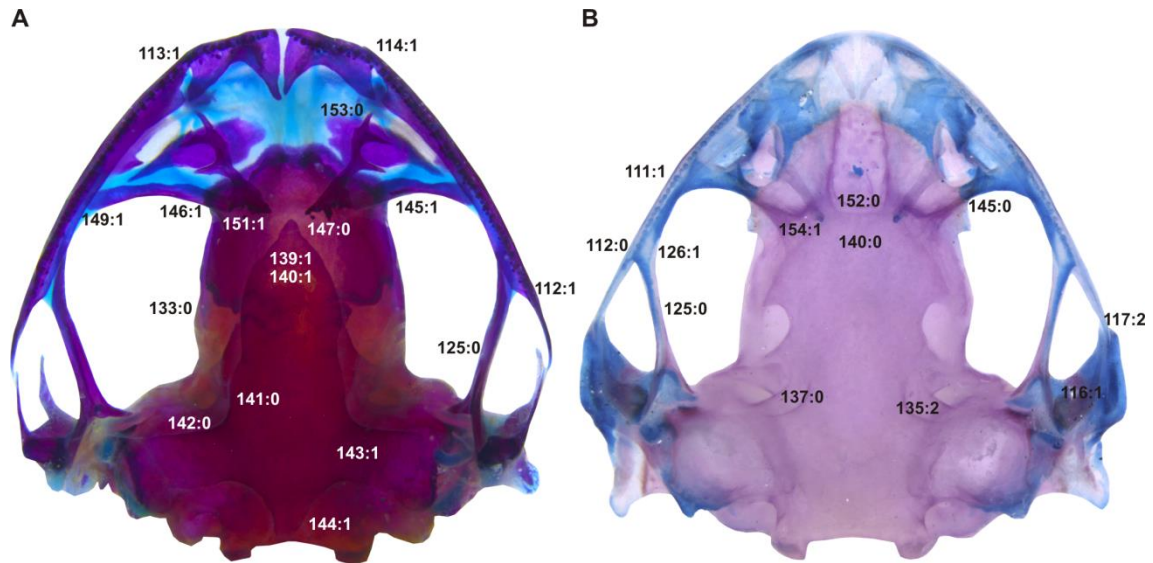


Figura 17. Crânio em vista ventral de (A) *Paratelmatobius lutzii* (MZUSP 94624) e (B) *Scythrophrys sawayae* (UFMG 20658).

Neopalatinos 145-150 (Figura 17)

Os neopalatinos são elementos dérmicos em forma de bastão que formam uma barra transversal e conectam o neurocrânio (esfenetmóide) à maxila superior (maxilar) (Duellman & Trueb 1994). Foi considerado que a proposição de Duellman & Trueb (1994): “o neopalatino sempre está associado à maxila”, se refere a contato direto ou através de ligamentos. Isso porque, apesar desses autores afirmarem que existe um sentido (de medial para lateral) na redução dessa estrutura, foi observado que algumas espécies não apresentam esse contato lateral direto (osso a osso) entre o neopalatino e o maxilar, condição também observada por Zaidan (2019).

145. Neopalatinos (Figura 17):

0 ausentes

1 presentes

Caráter 145 de Zaidan (2019). Dentre todas as espécies analisadas, apenas *Scythrophrys* não apresenta essa estrutura.

146. Neopalatinos, sobreposição ao esfenetmóide ventralmente (Figura 17):

0 ausente

1 presente

Caráter 146 de Zaidan (2019).

147. Neopalatinos, contato com o processo cultriforme do parasfenóide:

0 ausente

1 presente

Caráter 147 de Zaidan (2019).

148. Neopalatinos, contato com pterigoides:

0 ausente

1 presente

Caráter 148 de Zaidan (2019).

149. Neopalatinos, contato com maxila (Figura 17):

0 ausente

1 presente

Caráter 149 de Zaidan (2019).

150. Neopalatinos, relação de distância com a maxila:

0 próximos

1 distantes

Caráter 150 de Zaidan (2019).

Vômer 151-154 (Figura 17)

Os vômeres são ossos dérmicos pareados ventrais e localizados rostralmente no crânio, entre a pré-maxila e o esfenetmóide (Duellman & Trueb 1994). Quanto às suas articulações, geralmente estão associados à pré-maxila, maxila e esfenetmóide e podem ou não ser fusionados entre si medialmente e se fusionar aos palatinos (Duellman & Trueb 1994). Até quatro processos podem ser reconhecidos, anterior (que pode se conectar as regiões mandibulares), pré-coanal, pós-coanal e posteromedial (que pode estar ligado ao esfenetmóide). Em algumas espécies, os vômeres portam dentes ou odontóforos (Duellman & Trueb 1994). Em Leptodactylidae, podem ou não haver dentes vomerianos (Lynch 1971).

151. Vômer, contato com neopalatinos (Figura 17):

0 ausente

1 presente

Caráter 151 de Zaidan (2019).

152. Vômeres, distância entre extremidades mediais (Figura 17):

0 amplamente separados

1 muito próximos ou em contato

Caráter 152 de Zaidan (2019).

153. Vômer, processo anterior, contato com maxila (Figura 17):

0 ausente

1 presente

Caráter 153 de Zaidan (2019).

154. Vômer, odontóforos (Figura 17):

0 ausentes

1 presentes

Caráter 154 de Zaidan (2019). Os dentes vomerianos estão ausentes em duas espécies de Paratelmatoibiinae: *C. itambe* e *C. izecksohni*, além de algumas espécies de Leiuperinae.

Aparato hiobranquial 155-167 (Figura 18)

O aparato hiobranquial se localiza no assoalho da cavidade bucal e serve como inserção de uma variedade de músculos (Duellman & Trueb 1994). É composto por uma placa hioide cartilaginosa central de onde emergem quatro pares de processos principais (Duellman & Trueb 1994). O hial, ou cornua, é o processo mais rostral e se projeta dorso-caudalmente para se conectar a cápsula ótica (Duellman & Trueb 1994). O hial pode apresentar um processo anterior próximo à sua região medial, conhecido como hiale. Caudal e lateralmente ao hial há o processo antero-lateral (Duellman & Trueb 1994). Caudalmente a esse último há o processo posterolateral, nem sempre presente nos anuros e cuja forma é variável (Duellman & Trueb 1994). Finalmente há o processo póstero-medial no extremo caudal (Duellman & Trueb 1994). O seio hioglossal é uma cavidade formada na região rostral da placa hioide entre os processos hiais (Duellman & Trueb 1994) e pode alcançar ou até ultrapassar caudalmente os anterolaterais. Os caracteres estabelecem principalmente relações de comprimento e largura dessas estruturas.

155. Hial, processo anterior (Figura 18):

0 ausente

1 presente

Caráter 155 de Zaidan (2019).

156. Hial, processo anterior, comprimento em relação ao comprimento medial do corpo do hioide (Figura 18):

0 curtos, de 16 a 22%

1 medianos, de 23 a 30%

2 longos, acima de 30%

Caráter 156 de Zaidan (2019).

157. Hial, placa cartilaginosa (Figura 18):

0 ausente

1 presente

Caráter 157 de Zaidan (2019). Em algumas espécies de Leptodactylidae o hial pode apresentar uma placa (crista) cartilaginosa em sua superfície rostral/lateral (Zaidan 2019). Dentre os Paratelmatoibiinae, apenas *Rupirana cardosoi* apresentou essa estrutura.

158. Hial, placa cartilaginosa, localização do início:

0 adjacente ao processo anterior do hial

1 na mesma linha longitudinal do processo anterolateral (alar) do hioide

Caráter 158 de Zaidan (2019).

159. Hial, orifício na placa cartilaginosa, lateralmente adjacente ao processo anterior:

0 ausente

1 presente

Caráter 159 de Zaidan (2019).

160. Hioide, processo anterolateral (alar) (Figura 18):

0 ausente

1 presente

Caráter 160 de Zaidan (2019).

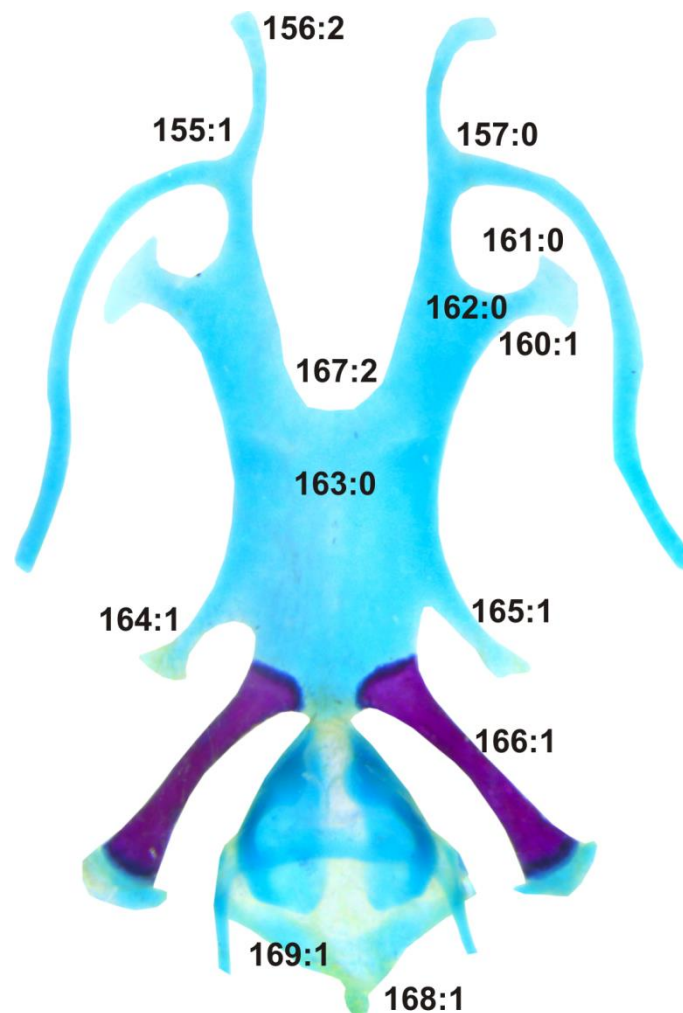


Figura 18. Aparato hiolaringeo de *Paratelmatoebius lutzii* (MZUSP 94624).

161. Hioide, processo anterolateral (alar), largura máxima em relação ao comprimento medial do corpo do hioide (Figura 18):

0 estreito, de 31 a 50%

1 mediano, de 51 a 69%

2 largo, de 70% a 89%

3 muito largo, de 90 a 100%

Caráter 161 de Zaidan (2019). A largura do processo anterolateral corresponde seu comprimento rostro-caudal. Lynch (1971) reporta a variedade desse caráter em *Leptodactylidae* e a expansão (forma de asa) do processo em *Leptodactylus gr. marmoratus*, *Physalaemus*, *Pseudopaludicola*, *Engystomops* e *Hydrolaetare*. Heyer (1999) descreve os processos de *Rupirana* como hastes estreitas, o que corrobora a observação neste estudo. Em algumas das espécies analisadas, a largura do processo anterolateral pode atingir a região onde estaria localizado o processo posterolateral. Quando isso ocorre, forma-se uma estrutura contínua de limites (entre processos) indistinguíveis. Em *Paratelmatobiinae*, a maioria das espécies possui um processo anterolateral estreito, apenas em *Scythrophrys* essa estrutura possui largura mediana.

162. Hioide, processo anterolateral (alar), largura da base em relação à largura máxima (Figura 18):

0 <50% (constricção)

1 ≥ 50%

Caráter 162 de Zaidan (2019). Ver comentário do caráter 180.

163. Placa do hioide, comprimento medial em relação à largura mínima (Figura 18):

0 maior

1 menor

2 igual

Caráter 163 de Zaidan (2019).

164. Hioide, processo posterolateral, prolongamento (Figura 18):

0 ausente

1 presente

Caráter 164 de Zaidan (2019). Em Zaidan (2019), a ilustração desse caráter não corresponde a estrutura nomeada, se referindo ao processo posteromedial. Como o processo posterolateral pode ter tamanhos diversos e essa variável é contemplada para o processo posteromedial em seu caráter 165, é possível ter havido uma confusão de grafia ou ao apontar a estrutura.

165. Hioide, processo posterolateral, região intermédia, largura em relação à extremidade lateral (Figura 18):

0 \leq 80% (dilatação da extremidade lateral)

1 $>$ 80%

Caráter 166 de Zaidan (2019). Em Zaidan (2019) o caráter se refere a um processo anteromedial. Como não há imagens ilustrativas sobre esse caráter é possível que apenas sua grafia esteja incorreta se referindo ao processo posteromedial. Foi considerado que os estados se referiam à estrutura citada anteriormente.

166. Hioide, processo posteromedial, comprimento em relação ao comprimento medial do corpo do hioide (em machos) (Figura 18):

0 curto, até 89%

1 mediano, de 90% a 120%

2 longo, acima de 121%

Caráter 165 de Zaidan (2019). Apenas em *Pa. gaigeae* e *Pa. poecilogaster* o processo posteromedial foi curto quando comparado aos demais Paratelmatoibiinae (mediano).

167. Sinus hioglossal, profundidade em relação ao comprimento do processo alar do hioide (Figura 18):

0 raso, alcançando a extremidade anterior

1 medianamente profundo, alcançando o fim do terço anterior

2 profundo, atingindo ou ultrapassando a metade

Caráter 167 de Zaidan (2019).

Aparato laringeal 168-169 (Figura 18)

É formado pelas cartilagens aritenoides suportadas pelo anel cricoide (Duellman & Trueb 1994). A cartilagem cricoide possui dois processos caudais, o esofágico medial e o bronquial lateral (Ponssa 2010).

168. Laringe, processo esofágico (Figura 18):

0 indistinto

1 distinto

169. Laringe, processo esofágico, região anterior, formato (Figura 18):

0 V

1 U

2 W

Caráter 168 de Zaidan (2019).

Cintura peitoral 170-182 (Figura 19)

A cintura peitoral dos anuros é composta por uma série de elementos cartilagosos e ósseos. Os elementos mediais, em ordem craniocaudal, são: omosterno, episterno, epicoracoides, mesosterno (geralmente o único ósseo) e xifisterno (Duellman & Trueb 1994). Lynch (1971) propõe que a maioria dos Leptodactylidae possuem mesosterno cartilaginoso, com algumas espécies possuindo estruturas ósseas como hastes ou placas (como *Paratelmatobius lutzii*). Heyer (1999) posteriormente descreve *Rupirana cardosoi* possuindo

mesosterno cartilaginoso. Devido à relação da ossificação com a idade, caracteres dessa temática não foram propostos. Os epicoracoides são elementos pares cartilagosos cujas relações de contato entre si são variáveis (Lynch 1971), podendo variar desde qual elemento, direito ou esquerdo, fica em posição ventral em relação ao outro; se se encontram medialmente; caso se encontrem, se se sobrepõem e no grau de sua sobreposição (Lynch 1971, Zaidan 2019). Lateralmente a esses elementos e completando o assoalho da cintura, temos as clavículas localizadas cranialmente e os coracoides caudalmente formando uma estrutura óssea em forma de losango. Dorsolateralmente articulado aos coracoides e à clavícula está a escápula, um osso de forma ligeiramente retangular. Juntos esses três elementos formam a fossa glenoide. Na articulação distal da escápula se conecta o cleitro (elemento ósseo geralmente bífido) e a cartilagem da supraescápula (que pode ou não se mineralizar). O cleitro se sobrepõe a cartilagem supraescapular dando a impressão de ser um elemento proximal.

170. Cintura peitoral, largura em relação ao comprimento (Figura 19):

0 50%

1 70%

2 > 1

171. Epicoracoide, arranjo da sobreposição de elementos (vista ventral) (Figura 19):

0 direito sobre o esquerdo

1 esquerdo sobre direito

Caráter 169 de Zaidan (2019).

172. Epicoracoides, grau de sobreposição (Figura 19):

0 levemente sobreposto (até metade da largura do epicoracoide)

1 sobrepondo-se completamente, ou ultrapassando o limite lateral do epicoracoide sobreposto

Caráter 170 de Zaidan (2019).

173. Cleitro, extremidade distal, forma (Figura 19):

0 não bifurcado

1 bifurcado

Caráter 171 de Zaidan (2019).

174. Mesosterno, divisão na porção anterior (Figura 19):

0 ausente

1 presente

Caráter 172 de Zaidan (2019).

175. Mesosterno, divisão na porção posterior (Figura 19):

0 ausente

1 presente

Caráter 173 de Zaidan (2019).

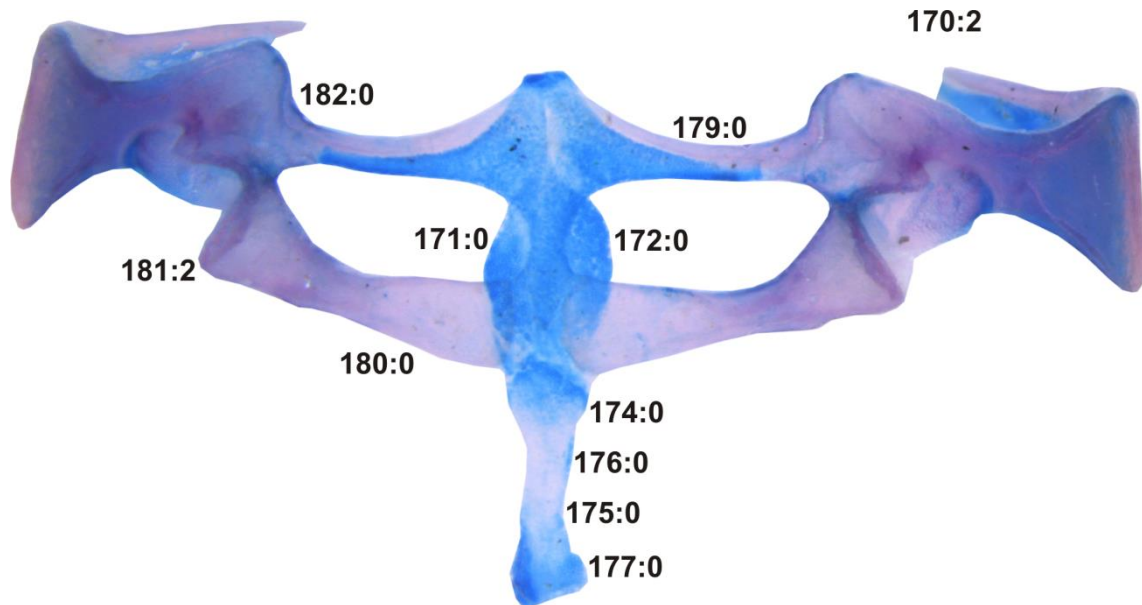


Figura 19. Cintura escapular de *Scythrophrys sawayae* (UFMG 20658).

176. Mesosterno, estreitamento no comprimento médio (Figura 19):

0 ausente

1 presente

Caráter 174 de Zaidan (2019).

177. Xifisterno, divisão medial (Figura 19):

0 ausente

1 presente

Caráter 175 de Zaidan (2019).

178. Xifisterno, extensão da divisão medial:

0 incompleta

1 completa

Caráter 176 de Zaidan (2019).

179. Clavícula, direcionamento em relação ao eixo crânio-caudal (Figura 19):

0 lateral

1 caudal

Os caracteres 179 e 180 foram propostos devido a grande variação do direcionamento de clavículas e coracoides dentre espécies estudadas. Como esses direcionamentos são independentes, um caráter para cada estrutura foi formulado. Esse direcionamento confere à forma em losango da cintura, achatamento ou alargamento. Entre as espécies estudadas de Paratelmatoibiinae, observou-se o direcionamento lateral das clavículas apenas em *Scythrophrys*.

180. Coracoide, direcionamento em relação ao eixo crânio-caudal (Figura 19):

0 lateral

1 cranial

Ver comentário do caráter 179. Dentre as espécies de Paratelmatoibiinae, o direcionamento lateral dos coracoides foi encontrado apenas em *Scythrophrys* e *Rupirana*.

181. Coracoide, largura da extremidade lateral em relação à medial (Figura 19):

0 =

1 <

2 >

182. Escápula, articulação medial, largura em relação ao coracoide (Figura 19):

0 igual

1 maior

Variação na largura da extremidade articular medial da escápula foi percebida em *Scythrophrys* entre os Leptodactylidae estudados. Nesse gênero, a escápula é mais estreita nessa região com largura equivalente à do coracoide.

Vértebras 183-195 (Figura 20)

As vértebras são os elementos ósseos que formam o eixo de sustentação do corpo e, em conjunto com o crânio, o esqueleto axial (Kardong 2016). As vértebras dos anuros são compostas de centro (elemento cilíndrico ventral), espinho neural (elemento dorsal que forma o canal de passagem medular) e processos (pré e pós zigapófises e processos transversos) (Duellman & Trueb 1994). Pré e pós zigapófises se localizam cranial e caudalmente, respectivamente, e se articulam entre vértebras consecutivas restringindo parcialmente os

movimentos (Duellman & Trueb 1994). Os processos transversos são expansões em direção lateral (Duellman & Trueb 1994). A coluna vertebral dos anuros pode ser dividida em três regiões: pré-sacral, sacral e pós-sacral. A região pré-sacral tem número variável de vértebras iniciando-se na conexão ao crânio. A vértebra sacral se articula com o osso íleo da cintura pélvica. Essa vértebra é geralmente modificada em relação às demais e tem processo transversal expandido para conexão com a cintura. A região pós-sacral é formada por um único elemento, o uróstilo. Os caracteres contemplam principalmente a orientação dos processos transversos nas vértebras pré-sacrais e sacral e a expansão distal da vértebra sacral.

183. Vértebras presacrais, diminuição progressiva de tamanho em direção cranio-caudal (Figura 20):

0 ausente

1 presente

A variação do comprimento do processo transversal das vértebras presacrais foi observada por Lynch (1971) em Leptodactylidae. Esse autor observa que em algumas espécies os processos das vértebras craniais são maiores que as caudais diminuindo progressivamente em direção crânio-caudal. Aqui, essa diminuição foi encontrada apenas em Paratelmatobiinae, exceto *Rupirana*.

184. Vértebra presacral II, processo transversal, orientação (Figura 20):

0 anterolateral

1 laterolateral

2 posterolateral

Caráter 177 de Zaidan (2019).

185. Vértebra presacral III, processo transversal, orientação (Figura 20):

0 anterolateral

1 laterolateral

2 posterolateral

Caráter 178 de Zaidan (2019).

186. Vértebra presacral IV, processo transversal, orientação (Figura 20):

0 anterolateral

1 laterolateral

2 posterolateral

Caráter 179 de Zaidan (2019).

187. Vértebra presacral V, processo transversal, orientação (Figura 20):

0 anterolateral

1 laterolateral

2 posterolateral

Caráter 180 de Zaidan (2019).

188. Vértebra presacral VI, processo transverso, orientação (Figura 20):

0 anterolateral

1 laterolateral

2 posterolateral

Caráter 181 de Zaidan (2019).

189. Vértebra presacral VII, processo transverso, orientação (Figura 20):

0 anterolateral

1 laterolateral

2 posterolateral

Caráter 182 de Zaidan (2019).

190. Vértebra presacral VIII, processo transverso, orientação (Figura 20):

0 anterolateral

1 laterolateral

2 posterolateral

Caráter 183 de Zaidan (2019).

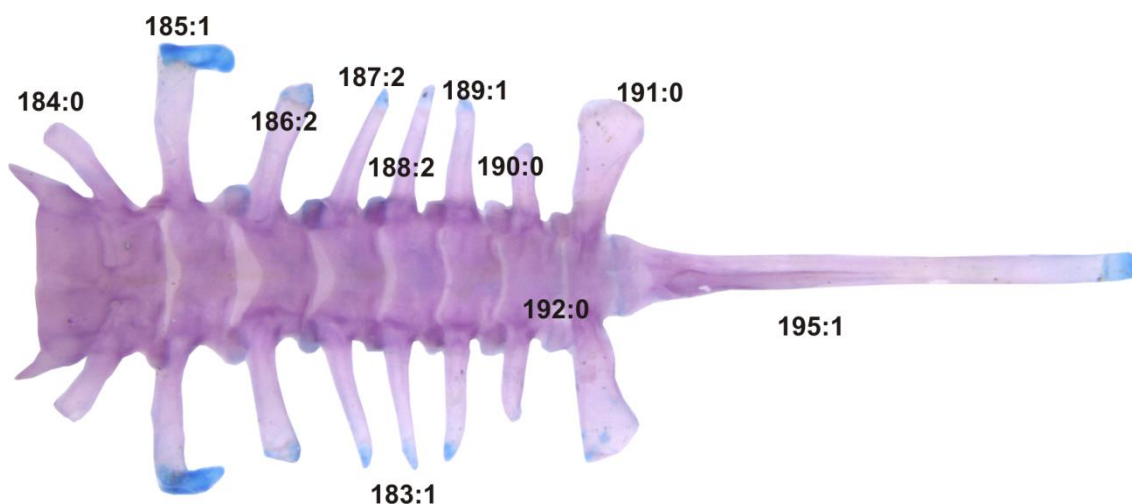


Figura 20. Vista dorsal das vértebras de *Scythrophrys sawayae* (UFMG 20658).

191. Vértebra presacral VIII, processo transverso, comprimento em relação à vértebra sacral (Figura 20):

0 menor

1 igual

192. Vértebra pré-sacral VIII, fusão com a vértebra sacral (Figura 20):

0 ausente

1 presente

Essa característica foi observada por Gomes (1988). Em sua descrição comparativa, Gomes (1988) aponta essa diferença entre *C. izecksohni*, que possui fusão vertebral e *C. bokermanni*, que não apresenta essa fusão. O presente trabalho corrobora a diferença encontrada por Gomes (1988) e inclui *C. itambe* entre as espécies que possuem essa junção.

Essas espécies foram as únicas a apresentar fusionamento entre todas as analisadas neste estudo.

193. Vértebra sacral, processo transverso, largura da extremidade lateral em relação a medial:

0 menor que o dobro

1 o dobro ou maior

Caráter 184 de Zaidan (2019) modificado. Lynch (1971) aponta a variação da largura do processo transverso (diapófise sacral) da vértebra sacral em Leptodactylidae. Dentre as espécies estudadas nessa tese, todas possuem o processo expandido, porém em diferentes proporções. Para objetivar o que seria a expansão, foi proposta uma comparação (proporção) entre as margens medial e lateral do processo transverso. Em todos Paratelmatoibiinae, a margem lateral tem o dobro da largura da medial. Essa condição também aparece em *Engystomops* e *Edalorhina*.

194. Vértebra sacral, processo transverso, orientação:

0 laterolateral

1 laterocaudal

A orientação do processo transverso da vértebra sacral em Leptodactylidae é caracterizada por Lynch (1971) como perpendicular ao plano sagital ou inclinada posteriormente. Em nossa análise, a orientação laterolateral se limitou a *Crossodactylodes* e *Scythrophrys* sp.

195. Uróstilo, crista dorsal, extensão em relação ao seu comprimento (Figura 20):

0 1/2

1 terço posterior

Membros anteriores 196-213 (Figura 21)

Os membros anteriores e posteriores estão divididos em 3 regiões morfológicas: o estilopódio, zigopódio e autopódio, em sentido proximal para distal (Kardong 2016). O úmero se conecta a cintura peitoral, seguido da rádioulna, carpo, metacarpo e falanges (Duellman & Trueb 1994).

Pré-pólex 196-198 (Figura 21)

O pré-pólex e o pré-halux são elementos pré-axiais do autopódio e, portanto, não homólogos aos dígitos (Fabrezzi 2001). São formados distalmente ao elemento y do carpo e tarso e podem conter elementos que se articulam no eixo próximo-distal (pré-pólex e pré-halux) e elementos adjacentes articulados axial-abaxialmente (apenas pré-pólex) (Fabrezzi 2001). Representantes de Leptodactylidae podem conter de 2 a 6 elementos no pré-pólex (Lynch 1971) e de 2 a 4 elementos no pré-halux (Fabrezzi 2001).

196. Pré-pólex, elementos distais, número (Figura 21):

0 dois

1 três

2 um

Caráter 185 de Zaidan (2019). Os caracteres de pré-pólex e pré-halux propostos por Zaidan (2019) restringem a contagem de elementos dessas estruturas às suas regiões distais. Embora não haja motivo para fazê-la, essa formulação não interfere na contemplação das variações possíveis já que para saber o número total de elementos, basta somar 1. Dessa forma, o caráter proposto por Zaidan (2019) foi mantido. Assim, a contagem é realizada desconsiderando o elemento proximal.

197. Pré-pólex, segundo elemento, segmento lateral adjacente (Figura 21):

0 ausente

1 presente

Caráter 186 de Zaidan (2019).

198. Pré-pólex, segmento distal, formato da extremidade (Figura 21):

0 arredondado

1 triangular

Caráter 187 de Zaidan (2019).

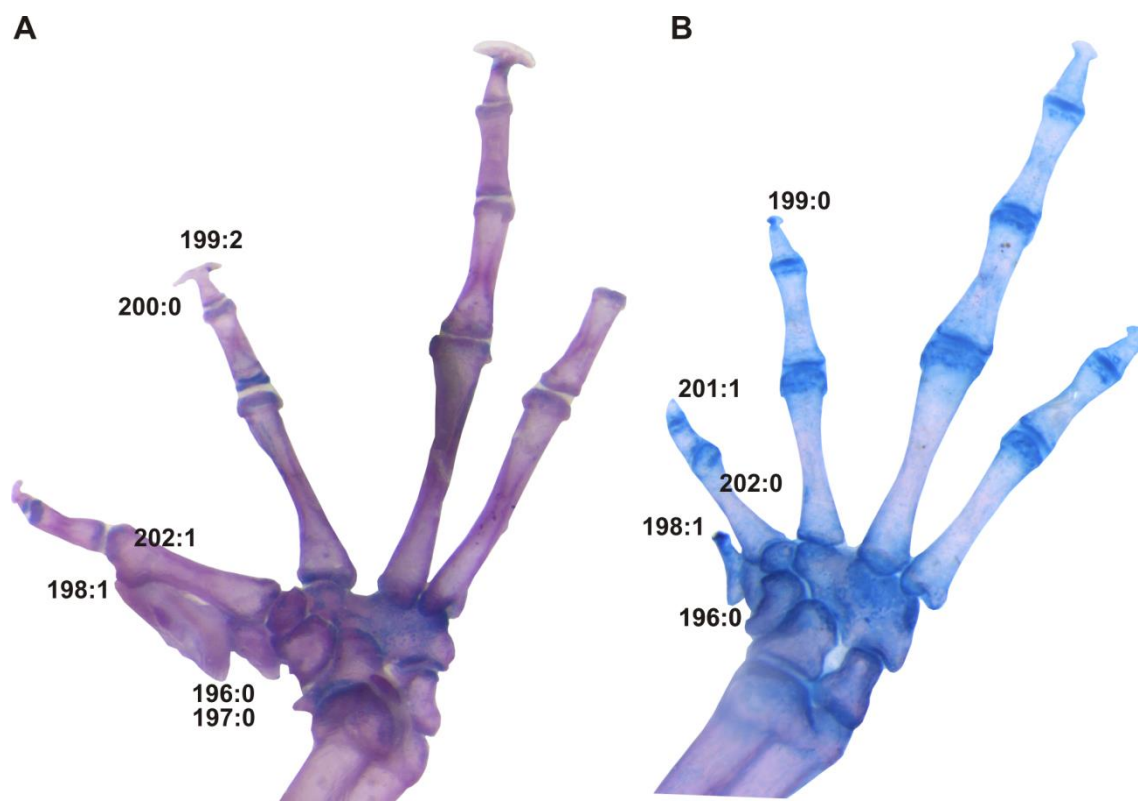


Figura 21. Mão em vista dorsal de (A) *Crossodactylodes itambe* (UFMG 14033) e (B) *Scythrophrys sawayae* (UFMG 20658).

Dígitos 199-202 (Figura 21)

Os dígitos são compostos por um elemento ósseo proximal que se articula ao carpo, o metacarpo, e elementos distais, as falanges dispostas em série que podem variar quanto ao número (Duellman & Trueb 1994). Nos caracteres formulados utilizou-se o dedo II como o primeiro dedo medial, já que o dedo I dos anuros foi perdido. Os caracteres avaliam a forma e tamanho dessas estruturas. Quanto ao formato, Lynch (1971) aponta a grande diversidade entre os Leptodactylidae.

199. Falanges terminais, formato (Figura 21):

0 maçaneta

1 redondas

2 T

Caráter 188 de Zaidan (2019). Apenas *Crossodactylodes* apresentaram falange em formato de T entre as espécies estudadas.

200. Dedo III, falange terminal, bifurcação medial (Figura 21):

0 ausente

1 presente

Caráter 189 de Zaidan (2019).

201. Dedo II, falange distal, redução em relação às demais falanges distais (Figura 21):

0 ausente

1 presente

Caráter 190 de Zaidan (2019). Apenas em Paratelmatoibiinae, exceto *Rupirana*, a falange distal do dedo II apresentou redução.

202. Dedo II, metacarpo, tuberosidade nupcial (Figura 21):

0 ausente

1 presente

Lynch (1971) sugere que asperidades ou espinhos nupciais são indicadores de modificações no pré-pólex e primeiro metacarpal que servem de suporte para essas estruturas.

Essa relação foi encontrada para quase todas as espécies analisadas nesta tese. Esse caráter foi proposto pelo fato de *Scythrophrys* e *Pseudopaludicola* apresentarem calosidade nupcial e não apresentam tuberosidade nupcial no metacarpo correspondente, evidenciando que se trata de dois caracteres independentes.

Úmero 203-213 (Figura 22)

O úmero é o elemento proximal do apêndice anterior (estilopódio). Lynch (1971) aponta uma grande variedade com relação às cristas umerais em Leptodactylidae que estão inclusive relacionadas a diferenças intersexuais (hipertrofia em machos). Cristas de tamanho moderado e restritas aos machos são apontadas como presentes em *Pa. lutzii* e *Crossodactylodes*. As cristas são de difícil determinação em relação ao seu posicionamento anatômico (e, portanto, identificação). A crista ventral é proximal, e a lateral e medial, distais.

203. Úmero, crista ventral (em machos) (Figura 22):

0 ausente

1 presente

Caráter 191 de Zaidan (2019).

204. Úmero, crista ventral em machos, largura em relação ao úmero (Figura 22):

0 até $1/3$

1 $> 1/3$ ou < 1

2 ≥ 1

Em Paratelmatoibiinae, quase todas as espécies apresentam crista ventral com largura igual ou superior à umeral. As exceções foram *S. sawayae* e *Rupirana* que possuem a crista menos desenvolvida entre $>1/3$ e < 1 .

205. Úmero, crista ventral, extensão em relação ao comprimento do úmero (Figura 22):

0 menos de $1/3$

1 entre $1/3$ e $2/3$

2 1 (todo)

Caráter 193 de Zaidan (2019). Em Zaidan (2019) a relação (qualificador do caráter) com o comprimento umeral se encontra nos estados do caráter. O qualificador foi realocado para a proposição para menor redundância.

206. Úmero, crista paraventral (Figura 22):

0 ausente

1 presente

A crista paraventral se forma na face medial umeral em relação à crista ventral (ou axial em relação à crista ventral) (Keeffe & Blackburn 2020). É uma área suplementar para inserção muscular e forma junto com a crista ventral curva um semitubo. Essa estrutura foi encontrada apenas em *Paratelmatobius* dentre os Paratelmatoibiinae.

207. Úmero, crista medial em machos (Figura 22):

0 ausente

1 presente

Caráter 194 de Zaidan (2019).

208. Úmero, crista medial em machos, largura em relação ao úmero (Figura 22):

0 até $1/3$

1 $> 1/3 < 1$

2 ≥ 1

Caráter 195 de Zaidan (2019). Em Zaidan (2019): úmero, crista medial em machos, grau de desenvolvimento: 0 rudimentar, 1 moderadamente desenvolvida, 2 muito desenvolvida. O caráter proposto por Zaidan (2019) apresenta problemas quanto a variável “grau de desenvolvimento” que não deixa claro onde esse desenvolvimento acontece. Ao lermos o caráter subsequente proposto por Zaidan (2019), que se remete à extensão do úmero, é possível inferir que “desenvolvimento” se refere à largura. Além disso, os estados “moderado” e “muito desenvolvidos” são subjetivos. Dentre os Paratelmatoibiinae, apenas *Scythrophrys* e *Rupirana* apresentaram crista de largura relativa de até $1/3$, enquanto a crista é mais desenvolvida nas demais espécies.

209. Úmero, crista medial em machos, extensão em relação ao úmero (Figura 22):

0 menos de $1/3$

1 entre $1/3$ e $2/3$

2 1 (todo)

Caráter 196 de Zaidan (2019). Ver comentário caráter 208. Dentre os Paratelmatoibiinae, apenas *Scythrophrys* apresentou crista com extensão relativa menor que 1/3, enquanto a crista é mais extensa nas demais espécies.

210. Úmero, crista lateral em machos (Figura 22):

0 ausente

1 presente

Caráter 197 de Zaidan (2019).

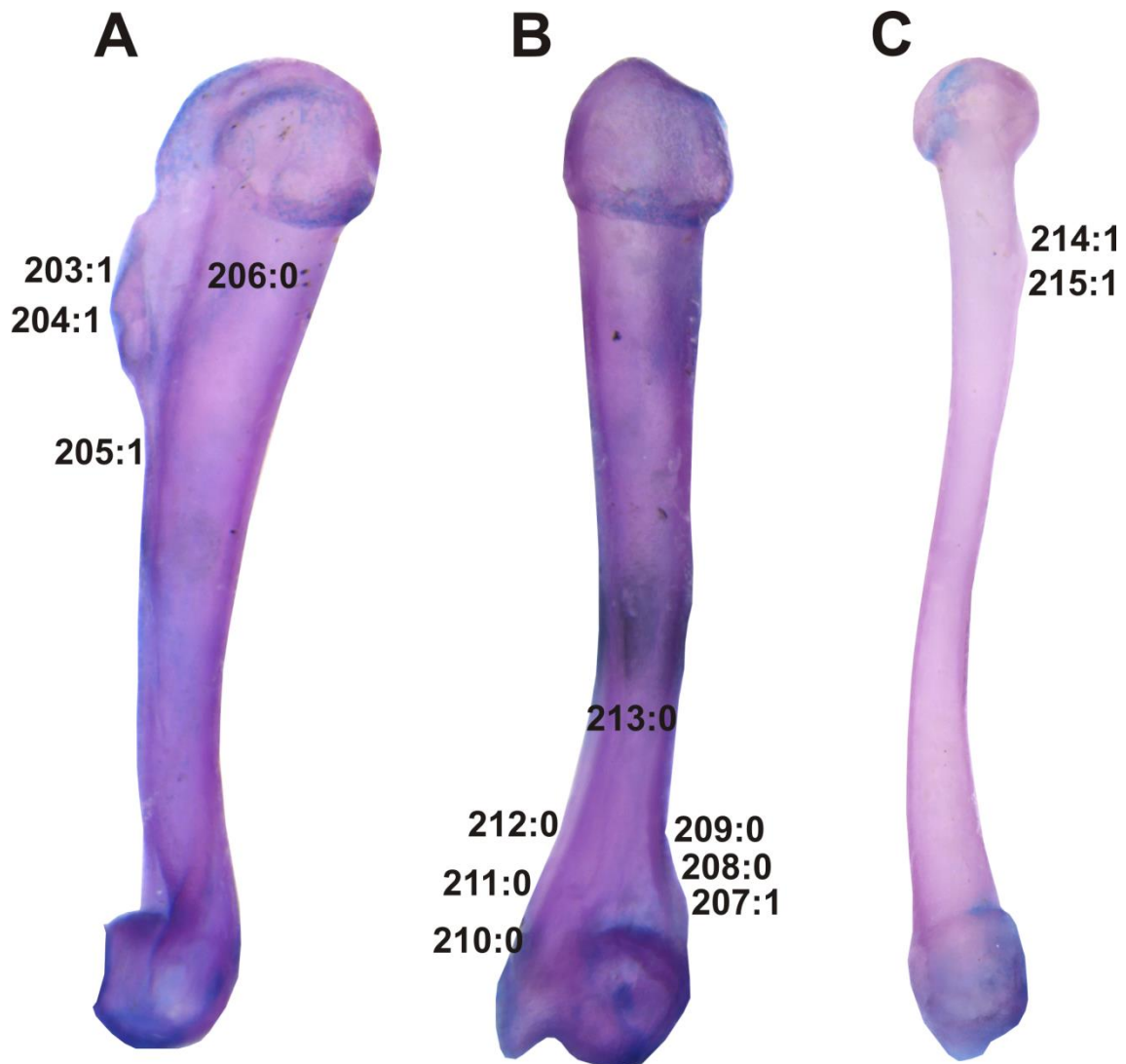


Figura 22. Estilopódio anterior e posterior de *Scythrophrys sawayae* (UFMG 20658). Úmero em vista (A) lateral esquerda e (B) dorsal. Fêmur em vista dorsal (C). (UFMG 20658)

211. Úmero, crista lateral em machos, largura em relação ao úmero (Figura 22):

0 até $1/3$

1 maior que $1/3$ e menor que 1

$2 \geq 1$

Caráter 198 de Zaidan (2019). Ver comentário caráter 208. Dentre os Paratelmatoibiinae, apenas *Scythrophrys* e *Rupirana* apresentaram crista de largura relativa de até 1/3, enquanto a crista é mais desenvolvida nas demais espécies.

212. Úmero, crista lateral em machos, extensão em relação ao úmero (Figura 22):

0 menos de 1/3

1 entre 1/3 e 2/3

2 1 (todo)

Caráter 199 de Zaidan (2019). Ver comentário caráter 208. Apenas *Paratelmatoibius* e *Crossodactylodes* dentre os Paratelmatoibiinae apresentam extensão relativa da crista variando entre 1/3 e 2/3. Nas demais espécies analisadas, a extensão é menor.

213. Úmero, crista lateral, fusão com a crista medial (Figura 22):

0 ausente

1 presente

A fusão entre as duas cristas foi encontrada apenas em *C. izecksohni*, *C. bokermanni* e *L. latrans*.

Membro posterior 214-216 (Figura 22 e 23)

O membro posterior é composto, da região proximal para distal, por fêmur, tíbio-fíbula, tibiale-radiale (tarsais modificados e alongados), tarsais distais, metatarsais e falanges (Duellman & Trueb 1994).

214. Fêmur, crista lateral (Figura 22):

0 ausente

1 presente

Foi observado que a maioria das espécies apresenta uma crista femoral lateral que se estende ao longo de todo comprimento do osso. Não foi encontrada nenhuma referência anterior sobre essa característica, embora a figura ilustrativa de fêmur apresentada em Duellman & Trueb (1994) evidencie a presença da crista. Em Paratelmatobiinae, apenas *Rupirana* não apresentou essa estrutura.

215. Fêmur, crista lateral, largura em relação ao fêmur (Figura 22):

0 > 1/4

1 1/4

2 1/3

Além da presença, a largura da crista femoral pode variar entre os Leptodactylidae. De maneira geral, larguras relativas de 1/4 foram encontradas em Paratelmatobiinae (exceto *C. izecksohni*, 1/3). Em *Edalorhina* a proporção também foi de 1/4 e *Leptodactylus* de < 1/4.

216. Elementos distais do pré-hálux, número (Figura 23):

0 um

1 dois

2 três

Caráter 200 de Zaidan (2019). Ver tópico pré-pólex e comentário caráter 210. O número de elementos distais do pré-hálux em Paratelmatoibiinae é dois, exceto em *Pa. lutzii* que possui apenas um elemento.

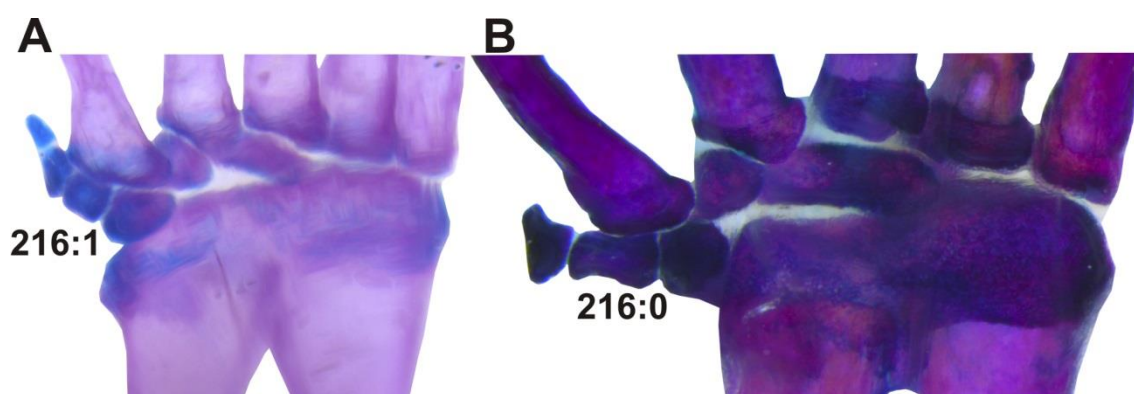


Figura 23. Tarso de (A) *Crossodactylodes itambe* (UFMG 14033) e (B) *Paratelmatoibius lutzii* (MZUSP 94624).

Hábitos reprodutivos 217-224

Os Leptodactylidae possuem uma grande diversidade de modos reprodutivos (Haddad & Prado 2005) que envolvem poças, formação de diques, oviposição terrestre, etc.

Os caracteres propostos foram baseados nos caracteres 29 e 30 de Santos et. al (2020b). Como as proposições de Santos et al. (2020b) envolvem a união de variáveis, optou-se por desmembrá-las.

Caráter 29 de Santos et al. (2020b): Modos reprodutivos (sensu Haddad & Prado 2005): (0) modo 1; (1) modo 6; (2) modo 18. Esse caráter é problemático, pois não aborda as variáveis independentemente. Como exemplo, vejamos o modo 1: ovos e girinos exotróficos em água lentic. Nesse modo há pelo menos 3 variáveis que podem ser determinadas, a

presença de ovos em oposição ao desenvolvimento direto, os girinos exotróficos comparados à endotróficos, e o sítio de oviposição de água lenticar comparado à água lótica. Dessa forma, não é possível estabelecer as relações de homologia entre estados, já que muitas variáveis contidas neles podem ser independentes entre si.

Caráter 30 de Santos et al (2020b): Número e arranjo de ovos: (0) 50-200 em um único grupo, (1) 10-40 em grupos aleatórios ou em grupos de 2-20, (2) ovos únicos posicionados isoladamente de outros ovos. As variáveis unidas aqui são a quantidade de ovos e seu arranjo.

217. Sítio de oviposição:

0 aquático

1 terrestre

218. Tipo de ambiente aquático:

0 poças em ambiente terrestre

1 bromélias

Crossodactylodes deposita seus ovos nas axilas de bromélias (Santos et al. 2020b).

Esse gênero é único a esse respeito quando comparado aos demais desse estudo.

219. Cuidado parental, construção de ninho:

0 ausente

1 presente

220. Ninho de espuma:

0 ausente

1 presente

221. Ninhos com modificação do ambiente (câmaras, diques):

0 ausente

1 presente

222. Tipo de alimentação dos girinos:

0 exotrófica

1 endotrófica

223. Ovos, número por desova:

0 1

1 2 a <50

2 50-1000

3 >1000

Os Paratelmatoibiinae apresentam, de maneira geral, uma quantidade de ovos por desova reduzida, de 1 a < 50, exceto *Rupirana* (50-1000) (Santos et al. 2020b). *Crossodactylodes* deposita um ovo por axila de Bromélia (Santos et al. 2020b).

224. Ovos, desova, deposição:

0 juntos

1 separados

Entre as espécies estudadas, apenas em Paratelmatoibiinae há deposição de desovas separadas por um mesmo indivíduo, exceto *Rupirana*.

3.2 Análises filogenéticas (Figura 24)

Foram encontradas duas árvores mais parcimoniosas com 9821 passos. Na árvore de consenso estrito há apenas uma politomia na base de *Paratelmatoibius*. O suporte Jackknife médio foi de 73,4% e cinco agrupamentos tiveram valores inferiores a 50% (um no grupo externo, um no clado Leiuperinae + Paratelmatoibiinae, um que suporta Paratelmatoibiinae e dois no grupo interno) (Figura 24).

As subfamílias Leptodactylinae, Leiuperinae e Paratelmatoibiinae foram recuperadas como monofiléticas. A relação entre elas apresentou Leptodactylinae grupo irmão de Leiuperinae + Paratelmatoibiinae (Figura 24).

Em Leptodactylinae o clado *Lithodytes* + *Adenomera* divergiu primeiro, irmão de *Hydrolaetare* + *Leptodactylus*. Em Leiuperinae as relações encontradas foram (*Pseudopaludicola* (*Pleurodema* (*Physalaemus* (*Edalorhina*, *Engystomops*)))) (Figura 24).

A topologia geral de Paratelmatoibiinae encontrada foi (*Rupirana* (*Scythrophrys* (*Paratelmatobius*, *Crossodactylodes*))) (Figura 24). Em *Crossodactylodes*, *C. bokermanni* é a primeira espécie a divergir, irmã de *C. pinto*, *C. itambe* e *C. septentrionalis*. *C. pinto*, por sua vez, é irmã de *C. itambe* + *C. septentrionalis* (Figura 24). Em *Paratelmatobius* sua base forma uma tritomia. Um ramo é composto por *P. mantiqueira* e os outros dois por (*P. yepiranga* (*P. segallai*, *P. cardosoi*) e (*P. poecilogaster* (*P. lutzii*, *P. gaigae*)) (Figura 24).

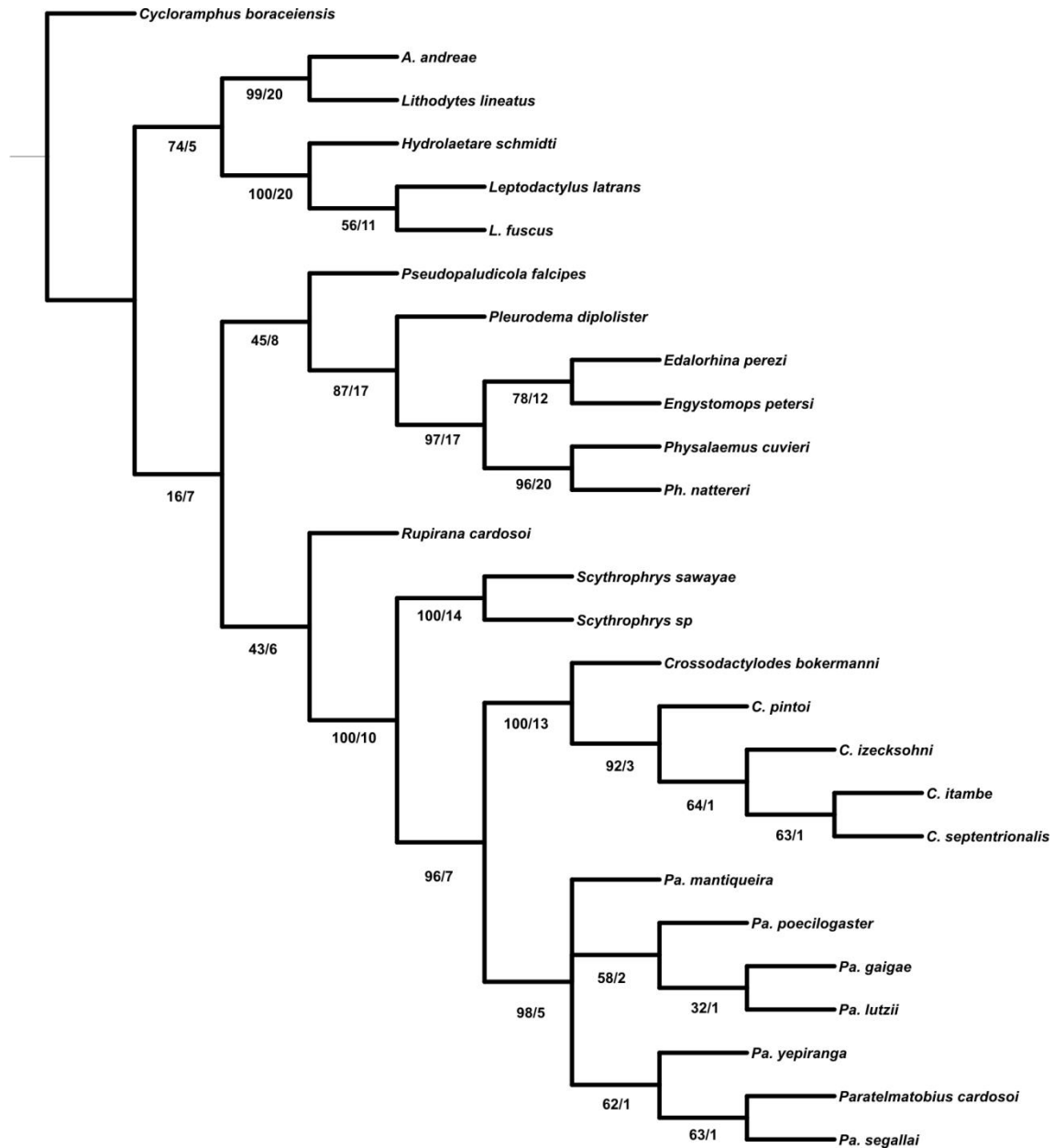


Figura 24. Árvore de consenso estrito com suporte (Jackknife/Bremer) da análise de evidência total.

A seguir será apresentada a configuração dos clados em notação parentética, suporte (Jackknife/Bremer), o número total de sinapomorfias putativas morfológicas não ambíguas e uma apresentação dos estados das sinapomorfias morfológicas que suportam cada agrupamento. As sinapomorfias não homoplásticas serão apresentadas entre parênteses a antes das homoplásticas.

Leptodactylinae ((*Adnomera*, *Lithodytes*) (*Hydrolaetare*, *Leptodactylus*)) (74/5)

Uma sinapomorfia. Não apresenta sinapomorfias não homoplásticas.

- Presença de membrana timpânica.

(*Adnomera*, *Lithodytes*) (99/20)

5 sinapomorfias. Não apresenta sinapomorfias não homoplásticas.

- Presença de fímbria no dedo III.

- Presença de glândulas na comissura oral.

- Ausência de processo preorbital da maxila.

- Comprimento equivalente dos ramos zigomático e ótico do esquamosal.

- Ausência de crista lateral no úmero de machos.

(*Hydrolaetare*, *Leptodactylus*) (100/20)

Quatro sinapomorfias. Não apresenta sinapomorfias não homoplásticas.

- Proporção comprimento testículo/rim de aproximadamente 1/3.

- Presença de alargamento da juntura inter-frontoparietais.
- Dentes da maxila superior se estendendo até o quadrado jugal.
- Presença de crista paraventral do úmero.

Leptodactylus (55/11)

Seis sinapomorfias.

- (Presença de elemento adjacente no pré-pólex).
- Presença de visibilidade externa do saco vocal.
- Presença de pregas longitudinais na pele dorsal.
- Ausência de faixa glandular dorsolateral.
- Presença de crista lateral do fêmur.

(Leiuperinae, Paratelmatoibiinae) (16/7)

Cinco sinapomorfias.

- (Presença de calosidade nupcial).
- (Proporção comprimento ramo zigomático/ótico do esquamosal < 1).
- (Ausência de contato entre vômer e palatinos).
- (Pré-pólex composto por dois elementos distais).
- Nasais amplamente separados.

Leiuperinae (*Pseudopaludicola* (*Pleurodema* (*Physalaemus* (*Edalorhina*, *Engystomops*))))

(45/8)

Duas sinapomorfias.

- (Presença de tubérculo tarsal).
- Presença de visibilidade externa do saco vocal.

(Pleurodema (Physalaemus (Edalorhina, Engystomops))) (87/17)

Duas sinapomorfias. Não apresenta sinapomorfias não homoplásticas.

- Presença de pigmentação atrial.
- Ausência de fusão do ânulo timpânico com a crista parótica.

(Physalaemus (Edalorhina, Engystomops)) (97/17)

Três sinapomorfias. Não apresenta sinapomorfias não homoplásticas.

- Presença de ocelos inguinais.
- Presença de pigmentação abdominal.
- Nasais em contato ou estreitamente separados.

(Edalorhina, Engystomops) (78/12)

9 sinapomorfias. Não apresenta sinapomorfias não homoplásticas.

- Presença de saco vocal.
- Presença de tubérculos na pálpebra.
- Presença de prega metatarsal externa.
- Presença de queratinização escura nos grânulos dorsais da pele.
- Presença de macroglândulas parotóides.

- Região da articulação quadradojugal/maxila na margem posterior ou ultrapassando a margem posterior da órbita.
- Ausência de contato entre neopalatino e pterigoide.
- Processo transverso da vértebra presacral VI posterolateralmente orientado.
- Proporção da largura lateral/medial do processo transverso da vértebra sacral $\geq 2x$.

Physalaemus (96/20)

Quatro sinapomorfias.

- (Presença de divisão na região posterior do mesosterno).
- Ausência de visibilidade do ânulo timpânico através da pele.
- Quantidade relativa média de células pigmentares no pericárdio atrial.
- Placa nasal anterior convexa.

Paratelmatobiinae (*Rupirana* (*Scythrophrys* (*Crossodactylodes*, *Paratelmatobius*))) (43/6)

Seis sinapomorfias. Não apresenta sinapomorfias putativas não homoplásticas.

- Fímbria no dedo III ausente.
- Flap cloacal presente.
- Presença de faixa glandular dorsolateral formando uma prega.
- Presença de faixa escura dorsolateral.
- Pigmentação abdominal presente.
- Orientação lateral do processo transverso da vértebra presacral VII.

(Scythrophrys (Crossodactylodes, Paratelmatoobius)) (100/10)

10 sinapomorfias.

- (Contato entre esfenetmoide e nasais apenas ventromedialmente).
- (Diminuição progressiva do comprimento dos processos transversos das vértebras presacrais em direção caudal).
- (Comprimento do processo transverso da vértebra presacral VIII menor que os da vértebra sacral).
- (Redução da falange distal do dedo II em relação às demais).
- (Desova depositada separadamente).
- Presença de tubérculos palpebrais.
- Presença de contato entre esfenetmóide e fenestra óptica.
- Ausência de cartilagem orbital.
- Presença de crista lateral do fêmur.
- 2 a <50 ovos por desova.

(Crossodactylodes, Paratelmatoobius) (96/7)

4 sinapomorfias.

- (Ausência de cobertura carpal pela calosidade nupcial).
- (Ausência de prega tarsal).
- Proporção largura cristal lateral/úmero ≥ 1 .

- Proporção extensão crista lateral/úmero entre 1/3 e 2/3.

Scythrophrys (100/14)

11 sinapomorfias.

- (Presença de tubérculo na margem externa do calcânhar).
- (Processo alar da premaxila orientado dorsolateralmente).
- (Ausência de neopalatinos).
- (Largura equivalente da escápula e coracóide na região articular medial).
- Presença de visibilidade externa do saco vocal.
- Ausência de pigmentação no baço.
- Proporção largura/comprimento do crânio aproximadamente igual.
- Margem caudal dos frontoparietais de formato retilíneo.
- Dentes da maxila superior se estendendo até o terço anterior das órbitas.
- Extremidade distal do cleitro não bifurcada.
- Direcionamento lateral das clavículas.

Crossodactylodes (*C. bokermanni* (*C. pintoi* (*C. izecksohni*, (*C. itambe*, *C. septentrionalis*))))

(100/13)

14 sinapomorfias.

- (Presença de disco nos dedos III-V).
- (Calosidades nupciais sem glândulas sexualmente dimórficas).

- (Papilas das calosidades nupciais em forma de espinho).
- (Relação comprimento/largura do flap cloacal $\geq 1/2$).
- (Bromélias como ambiente de deposição dos ovos).
- (Número de ovos por desova = 1).
- Ausência de projeção tegumentar nos artelhos II-V.
- Ausência de faixa escura dorsolateral.
- Quantidade relativa de células pigmentares pulmonares esparsas.
- Nasais em contato ou estreitamente separados.
- Presença de contato entre nasais e maxila.
- Ausência de columela.
- Processo transverso da vértebra sacral orientado lateralmente.
- Falanges terminais em forma de “T”.

(*C. pintoi* (*C. izecksohni*, (*C. itambe*, *C. septentrionalis*))) (92/3)

Três sinapomorfias. Não apresenta sinapomorfias putativas não homoplásticas.

- Saco vocal ausente.
- Pele dorsal predominantemente rugosa.
- Dentes vomerianos ausentes.

(*C. izecksohni*, (*C. itambe*, *C. septentrionalis*)) (64/1)

Uma sinapomorfia.

- (Região de articulação do ramo anterior do pterigoide e maxila alinhada a margem anterior do forame óptico).

(*C. itambe*, *C. septentrionalis*) (63/1)

Uma sinapomorfia. Não apresenta sinapomorfias putativas não homoplásticas.

- Textura da pele ventral da coxa lisa.

Paratelmatoobius (*P. mantiqueira*, (*P. poecilogaster* (*P. gaigeae*, *P. lutzii*)), (*P. yepiranga* (*P. cardosoi*, *P. segallai*))) (96/7)

12 sinapomorfias.

- (Pré-polex com apenas um elemento distal).

- Dedo III mais curto que o dedo II.

- Extensão da calosidade nupcial até a falange distal.

- Presença de glândulas inframandibulares.

- Presença de pigmentação de contraste no abdômen.

- Lobo medial do fígado maior que o lobo direito.

- Presença de pigmentação no pericárdio atrial.

- Quantidade relativa de células pigmentares do baço média.

- Orientação dorsal do processo alar da pré-maxila.

- Presença de contato entre vômer e neopalatinos.

- Processo esofágico indistinto.
- Presença de crista paraventral no úmero.

(*P. poecilogaster* (*P. gaigeae*, *P. lutzii*)) (58/2)

7 sinapomorfias.

- (Ânulo timpânico com 20-30% do comprimento da órbita).
- Saco vocal ausente.
- Ausência de visibilidade do ânulo timpânico através da pele.
- Calosidade nupcial dividida.
- Calosidade nupcial recobrimdo o carpo.
- Presença de macroglândulas inguinais.
- Ausência de visibilidade externa das glândulas inframandibulares.

(*P. gaigeae*, *P. lutzii*) (32/1)

Quatro sinapomorfias. Não apresenta sinapomorfias putativas não homoplásticas.

- Ausência de tubérculos na pálpebra.
- Ausência de pregas transversais nas tíbias.
- Pele ventral da coxa lisa.
- Proporção largura/comprimento do crânio aproximadamente igual.

(*P. yepiranga* (*P. cardosoi*, *P. segallai*)) (62/1)

Uma sinapomorfia. Não apresenta sinapomorfias putativas não homoplásticas.

- Proporção largura/comprimento do crânio aproximadamente igual.

(*P. cardosoi*, *P. segallai*) (63/1)

Não apresenta sinapomorfias morfológicas.

3.2.1 Análises filogenéticas exploratórias

Diferentes metodologias de busca

Tanto a busca pela metodologia heurística de TBR em duas rodadas, quanto a por novas tecnologias apresentaram o mesmo resultado com duas árvores mais parcimoniosas com o mesmo número de passos e mesma árvore de consenso.

Pesagem implícita

Nenhuma das pesagens resultou em diferenças na topologia das árvores obtidas mantendo o mesmo consenso estrito.

Filogenia molecular (Figura 25)

Uma análise prévia dos dados moleculares resultou numa única árvore de 9396 passos. A árvore é igual à encontrada pela análise de evidência total. Nela observamos um aumento dos valores médios de suporte Jackknife, de 73,4% (evidência total) para 83,3%. Ainda assim, há grupos que recebem acréscimo de suporte na análise combinada como: Paratelmatoibiinae

(25 para 43), *Crossodactylodes* + *Paratelmatoobius* (92 para 100), *Physalaemus* (85 para 98) e *Leptodactylus* (26 para 56).

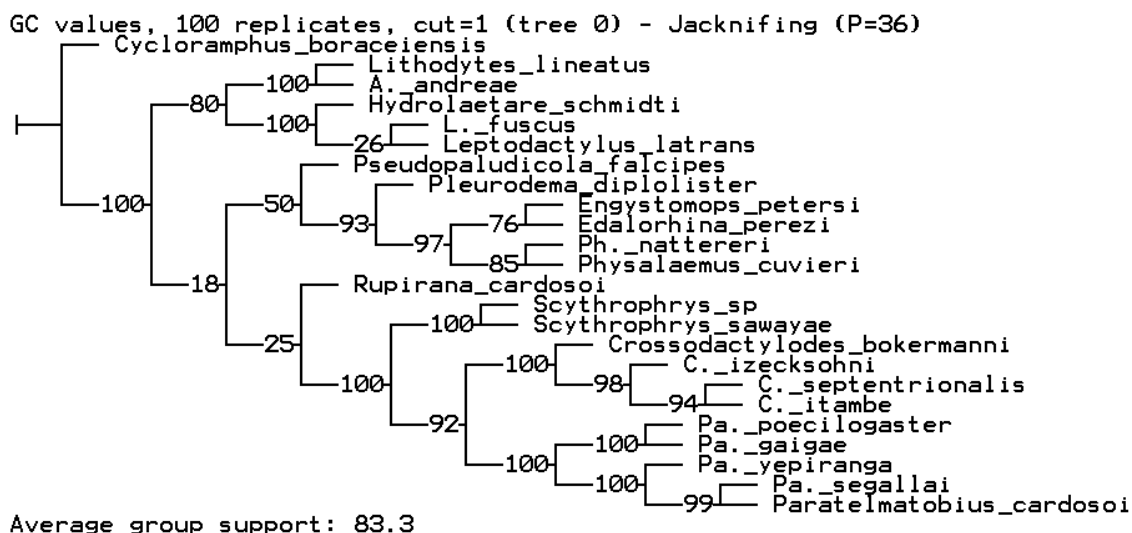


Figura 25. Árvore mais parcimoniosa com valores de Jackknife da análise com os dados moleculares.

Filogenia morfológica (Figura 26)

Foram encontradas 9 árvores mais parcimoniosas com 636 passos. Na árvore de consenso estrito há quatro regiões de politomia, todas envolvendo as relações filogenéticas em Paratelmatoobiinae. Os valores de suporte são baixos (Jackknife médio de 32,4), mas valores altos são encontrados nos clados: *Scythrophrys* + *Crossodactylodes* + *Paratelmatoobius* (86/6); *Scythrophrys* (99/11); *Crossodactylodes* (99/11); e *Paratelmatoobius* (88/3). Nenhuma das subfamílias reconhecidas atualmente foi recuperada, formando um grande grupo polifilético. Os Leptodactylinae estão em posicionamento mais basal, seguidos pelos Leiuperinae e por fim Paratelmatoobiinae. No nó em que começam aparecer os Paratelmatoobiinae, *Rupirana* e *Engystomops* compartilham uma tritomia com (*Edalorhina* (*Scythrophrys*, *Paratelmatoobius*, *Crossodactylodes*)). Posteriormente temos a tritomia (*Scythrophrys*, *Paratelmatoobius*, *Crossodactylodes*), agrupamento recuperado por estudos anteriores (Fouquet et al. 2013,

Santos et al. 2020). Apesar da baixa resolutividade (politomias) em *Crossodactylodes* (*C. itambe*, *C. izecksohni*, *C. septentrionalis* e *C. pinto*), *C. bokermanni* foi recuperada como irmã de todas as demais, posicionamento encontrado por trabalhos prévios (Teixeira et al. 2013, Santos et al. 2020a, b). O posicionamento de *C. pinto* não relacionado à *C. bokermanni* é uma novidade da presente análise. Em *Paratelmatoebius* foram recuperados dois grupos. Um deles é composto por *P. poecilogaster*, *P. gaigae* e *P. lutzii* corroborado em parte, (*P. poecilogaster* + *P. gaigae*), por estudos filogenéticos anteriores (Santos et al. 2020a, b) e corroborando o grupo *P. lutzii* proposto por Pombal & Haddad (1999), realizado a partir de similaridade morfológica. Na análise morfológica do presente trabalho, *P. poecilogaster* é grupo irmão de *P. gaigae* + *P. lutzii*. O outro clado é formado por *P. cardosoi*, *P. yepiranga*, *P. mantiqueira* e *P. segallai* numa grande politomia. Esse agrupamento é corroborado por estudos filogenéticos (Santos et al. 2020b) e de similaridade (Pombal & Haddad 1999) anteriores.

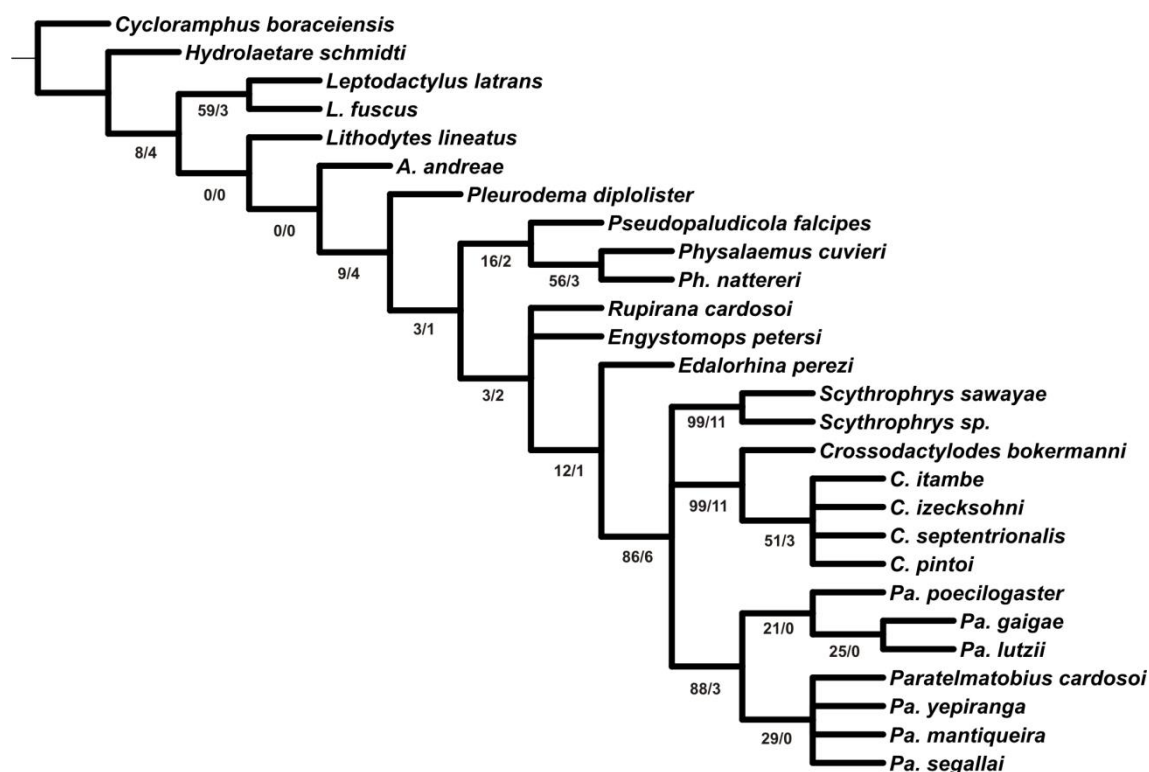


Figura 26. Árvore de consenso estrito com suporte (Jackknife/Bremer) da análise com dados morfológicos.

4. Discussão

4.1 Análise filogenética de evidência total

Os relacionamentos aqui encontrados para as subfamílias, Leptodactylinae grupo irmão de Leiuperinae + Paratelmatoibiinae, corroboram os resultados de Pyron & Wiens (2011). Entretanto, estudos mais recentes e com maior amostragem em Paratelmatoibiinae recuperam Leiuperinae como grupo irmão de Leptodactylinae + Paratelmatoibiinae (Fouquet et al. 2013, Santos et al. 2020a).

Em Leptodactylinae, as relações encontradas foram as semelhantes às de estudos recentes unindo *Lithodytes* à *Adenomera* como grupo que divergiu primeiro, irmão de *Hydrolaetare* + *Leptodactylus* (Fouquet et al. 2013, de Sá et al. 2014, Santos et al. 2020a).

Os relacionamentos internos em Leiuperinae, (*Pseudopaludicola* (*Pleurodema* (*Physalaemus* (*Edalorhina*, *Engystomops*))))), são quase todos concordantes com outros trabalhos. Exceto pela posição de *Edalorhina* formando grupo irmão com *Engystomops*. *Edalorhina* é recuperada como grupo irmão de *Engystomops* e esse último de *Physalaemus* em outros estudos (Pyron & Wiens 2011, Fouquet et al. 2013, de Sá et al. 2014, Santos et al. 2020a). Como na análise de presente trabalho a amostragem é limitada para Leiuperinae, esses relacionamentos podem refletir essa deficiência.

A topologia geral de Paratelmatoibiinae, (*Rupirana* (*Scythrophrys* (*Paratelmatoibius*, *Crossodactylodes*))), é concordante com estudos anteriores (Fouquet et al. 2013, Santos et al. 2020a). A novidade em *Crossodactylodes* é o posicionamento de *C. pintoi*, irmão de (*C. izecksohni* (*C. itambe*, *C. septentrionalis*)). O agrupamento entre essas espécies já havia sido recuperado na análise de Santos et al. (2020b), porém sem resolutividade total dentro do grupo. *Crossodactylodes bokermanni* continua sendo a primeira espécie a divergir no gênero

(Santos et al. 2020a, b). Em *Paratelmatoobius* há uma tritomia basal. Um ramo é composto por *P. mantiqueira* e os outros dois por (*P. yepiranga* (*P. segallai*, *P. cardosoi*)) e (*P. poecilogaster* (*P. lutzii*, *P. gaigeae*)) (este último, grupo *P. lutzii* de Pombal & Haddad 1999). Ambos os clados são recuperados por Santos et al. (2020a). O não agrupamento de *P. mantiqueira* a *P. yepiranga*, *P. segallai* e *P. cardosoi* desmembra o grupo *P. cardosoi* como originalmente proposto por Pombal & Haddad (1999).

A grande divergência do resultado encontrado aqui para o trabalho de Santos et al. (2020a) é o relacionamento entre as subfamílias. Enquanto em Santos et al. (2020a) Paratelmatoobiinae é grupo irmão de Leptodactylinae, neste trabalho Paratelmatoobiinae está mais proximamente relacionado à Leiuperinae. Essa divergência provavelmente se deve aos métodos de análise utilizados em cada trabalho e a quantidade de grupos externos. Essas são suposições razoáveis já que as sequências utilizadas em ambas as investigações são praticamente as mesmas.

Em Santos et al. (2020a) são utilizadas duas abordagens: uma probabilística, com modelos moleculares para os dados de origens distintas (mitocondrial e nuclear) e seus diferentes modelos de substituição; e uma abordagem de parcimônia na combinação de dados morfológicos e moleculares (como realizadas aqui). Mesmo quando comparada à análise de parcimônia de Santos et al. 2020, os resultados encontrados foram distintos, provavelmente pelo diferente número de terminais usados. Nas duas análises de Santos et al. 2020, a mesma topologia foi encontrada em relação às subfamílias.

Embora existam metodologias baseadas em modelos probabilísticos capazes de abordar dados morfológicos combinados aos moleculares, optou-se por uma abordagem de parcimônia apesar dos dados faltantes e os problemas que deles podem surgir (Maddison 1993, Kearney 2002).

A parcimônia é um método não probabilístico de inferência que considera o menor número de passos (transformações) como melhor hipótese explicativa para uma determinada matriz de dados. Esse método diminui pressupostos associados a formação da topologia simplificando o modelo de obtenção da árvore. Sua vantagem na utilização de dados de evidência total é justamente esta, uma filosofia/metodologia simples e clara de como a árvore será montada sem necessidade de modelos diferenciais (Kluge & Grant 2006).

4.2 Agrupamentos e sinapomorfias

A seguir serão destacados os principais agrupamentos e comentada a evolução de algumas de suas sinapomorfias mais relevantes.

Paratelmatoibiinae + Leiuperinae

Esse agrupamento é similar ao encontrado por Pyron & Wiens (2011) e incorre no mesmo problema encontrado por esses autores, o baixo suporte (em nossa análise 16%/7). Apesar disso, o grupo foi recuperado com quatro sinapomorfias não homoplásticas. Pyron & Wiens (2011) utilizaram apenas dois gêneros (*Scythrophrys sawayae*, *Paratelmatobius poecilogaster*, *P. cardosoi* e *P. gaigeae*) dos quatro pertencentes à subfamília, não amostrando *Crossodactylodes* nem *Rupirana*.

***Calosidades nupciais* (Figura 27)**

As calosidades nupciais (CN) são caracteres observados em Leptodactylidae desde seus primeiros estudos abrangentes. Lynch (1971) aponta três principais tipos de excrescências nupciais: fragmentos parecidos à lixa, conjuntos de numerosos pequenos espinhos e poucos espinhos grandes. De certa maneira, essas categorias foram utilizadas nos

trabalhos posteriores sobre a família com poucas modificações, como a contagem no número de espinhos (Heyer 1974, 1975, de Sá et al. 2014). A partir de Rodrigues (2016), outras características foram incorporadas à variação das CNs em Leptodactylidae (como a topologia) influenciando trabalhos posteriores, como o de Zaidan (2019). Entretanto, a partir de Luna et al. (2018), uma nova definição foi sugerida, onde CNs precisam necessariamente apresentar glândulas sexualmente dimórficas. Dessa forma, tanto *Crossodactylodes* quanto *Leptodactylus* não apresentariam a estrutura. Neste trabalho, foi justificado a sua utilização em *Crossodactylodes* (veja os comentários sobre calosidades nupciais na página 23). Portanto, apenas a subfamília Leptodactylinae não apresenta essa estrutura e, em Leiuperinae, *Engystomops* tem uma reversão e perde a estrutura, representando uma autapomorfia para o gênero.

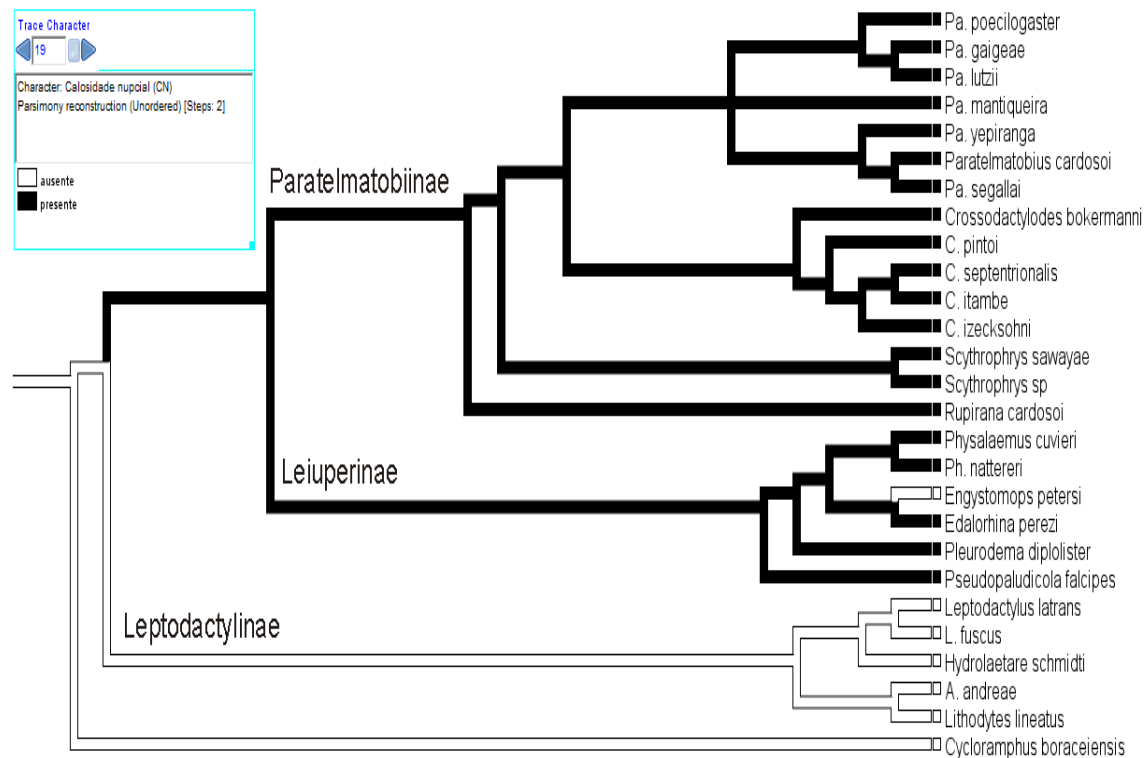


Figura 27. Otimização do caráter 19, calosidades nupciais.

Esquamosal, comprimento do ramo zigomático em relação ao ótico (Figura 28)

A variação no comprimento dos ramos do esquamosal em Leptodactylidae foi notada por Lynch (1971). Em seu trabalho, o ramo zigomático pode apresentar diferentes comprimentos, chegando até a articular-se com a maxila. Heyer (1974) faz uma proposição de caráter semelhante à do presente trabalho (caráter 35). Entretanto, as medidas encontradas por Heyer (1971) e aqui são discordantes diferindo para quase todos os representantes de Leiuperinae e Paratelmatoibiinae (ex: *P. lutzii* e *E. perezi* possuem os ramos zigomático e ótico de mesmo tamanho). Uma provável explicação está relacionada a ausência de delimitações entre os ramos do esquamosal. Dessa maneira, o tamanho do ramo pode ser influenciado por onde o pesquisador definir onde ele começa. Apesar dessa subjetividade, ao se comparar os resultados deste trabalho com os de Verdade (2005) (caráter 28), pode-se perceber que são concordantes tanto para os Paratelmatoibiinae analisados por ela, quanto para *Cycloramphus boraceiensis*.

O ramo zigomático maior que o ótico é uma plesiomorfia de Leptodactylidae e que permanece em Leptodactylinae. No clado Paratelmatoibiinae + Leiuperinae, o ramo zigomático menor que o ótico é uma sinapomorfia putativa não homoplástica. Portanto, a característica é plesiomórfica em Paratelmatoibiinae, já em *Crossodactylodes* há uma incerteza do estado ancestral, mas que aparenta uma tendência do aumento do ramo zigomático. O ramo zigomático tem aproximadamente o mesmo comprimento do ótico em *C. bokermanni*, e no clado (*C. pintoii*, (*C. izecksohni* (*C. septentrionalis* + *C. itambe*))) é maior que o ótico (sinapomorfia putativa) com mudança de estado em *C. itambe*, convergente com *C. bokermanni*.

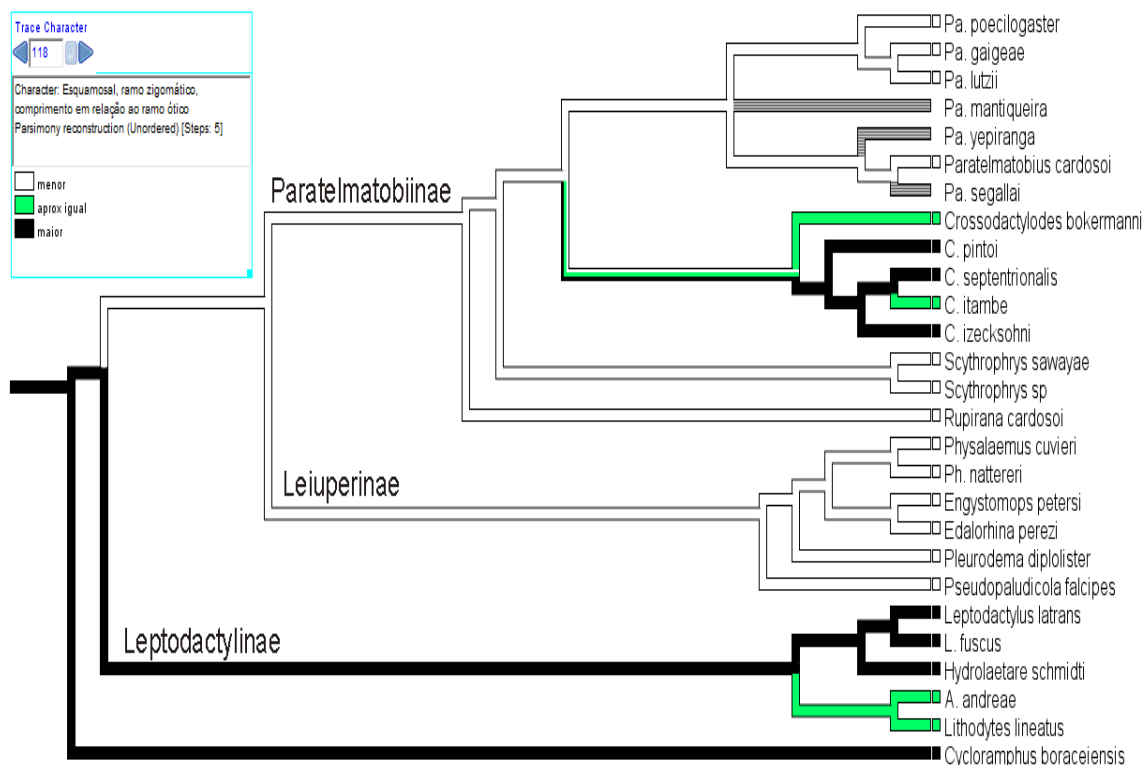


Figura 28. Otimização do caráter 118, Esquamosal, comprimento do ramo zigomático em relação ao ótico. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação.

Vômer, contato com os neopalatinos (Figura 29)

O contato entre neopalatinos e vômer foi investigado em algumas espécies compartilhadas deste estudo e o de Verdade (2005) (caráter 41). Entretanto, houve consenso parcial. Verdade (2005) aponta a ausência de neopalatinos em *Scythrophrys* e *Paratelmatobius cardosoi*. Aqui há concordância com a observação para *Scythrophrys*, entretanto a estrutura está presente em *P. cardosoi* (e todas as demais espécies do gênero) e entra em contato com o vômer.

A presença de contato entre vômer e neopalatinos é uma plesiomorfia de Leptodactylidae e que permanece em Leptodactylinae. A ausência é uma sinapomorfia putativa homoplástica do clado Paratelmatoibiinae + Leiuperinae que sofre uma reversão em

Paratelmatoobius onde essas estruturas passam a se articular medialmente, convergência com Leptodactylinae.

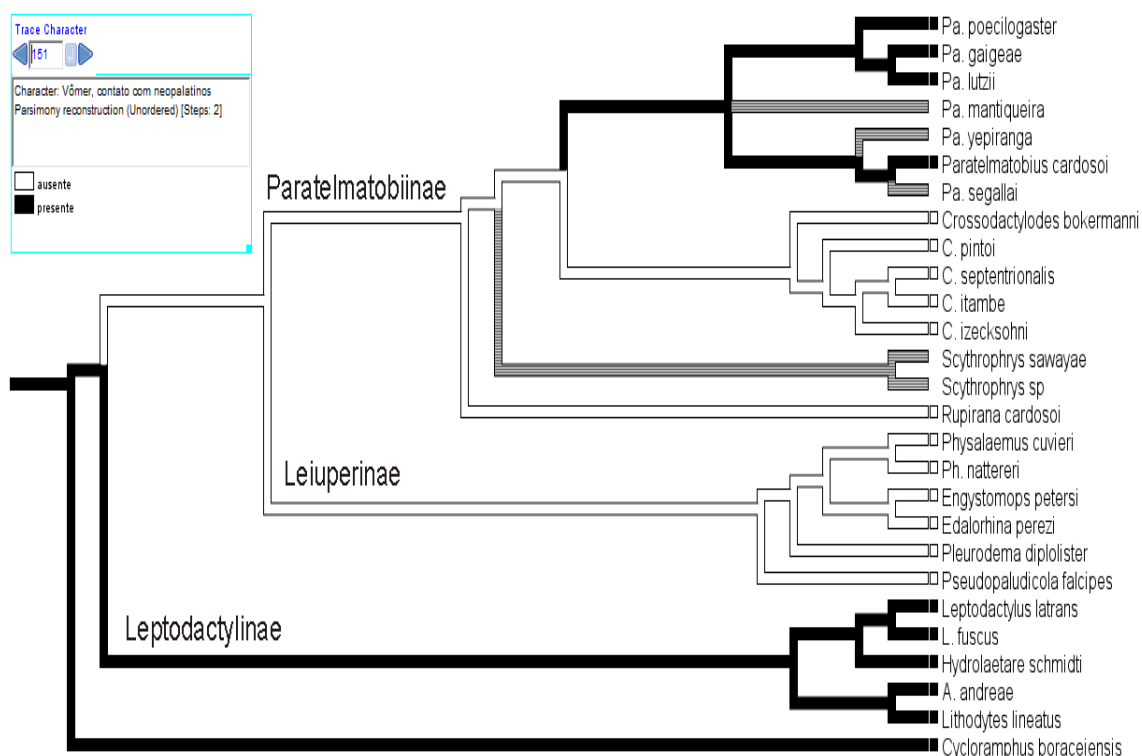


Figura 29. Otimização do caráter 151, vômer contato com neopalatinos. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Número de elementos distais do pré-pólex (Figura 30)

Verdade (2005) também verificou o número de elementos do pré-pólex em sua análise de *Cycloramphus* e *Zachaenus*. Neste estudo foram corroborados os achados de dois elementos em *Paratelmatoobius* e quatro elementos em *Cy. boraceiensis* e *Cr. izecksohni* (neste último ela nota que pode haver fusão de elementos). Pode ser devido a esse fusão que aqui foi encontrado apenas três elementos nos *Crossodactylodes* analisados. Com relação a *Scythrophrys*, os achados não foram concordantes, e enquanto em

Verdade (2005) dois elementos são observados aqui foram reportados três elementos para esse gênero.

O estado plesiomórfico em Leptodactylidae é a presença de três elementos distais, que permanece em Leptodactylinae. A presença de dois elementos distais no pré-pólex é uma sinapomorfia putativa não homoplástica em Paratelmatoibiinae + Leiuperinae. Em Paratelmatoibiinae, há uma mudança de estado para um elemento em *Paratelmatobius* e em Leiuperinae duas mudanças para três elementos em *E. perezii* e *Pl. diplolister*, representando uma convergência.

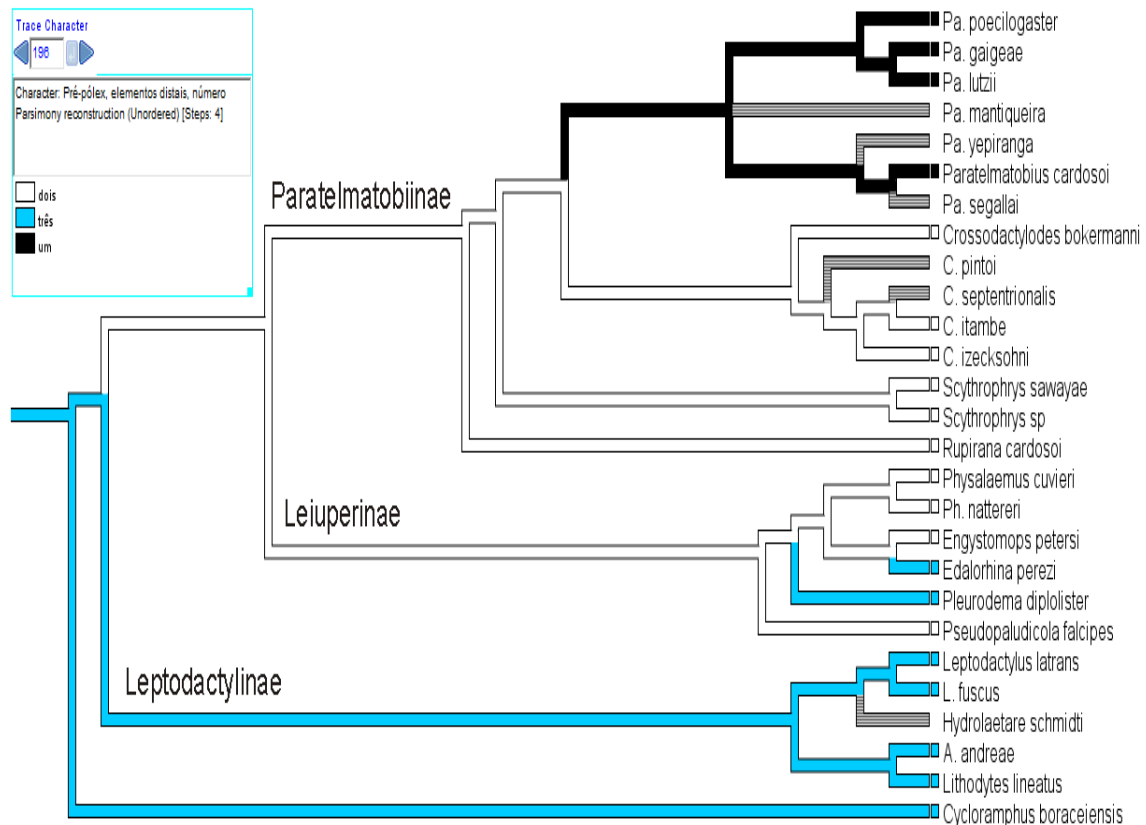


Figura 30. Otimização do caráter 196, número de elementos distais do pré-pólex. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Paratelmatoibiinae

Paratelmatoibiinae foi encontrada com a mesma configuração das análises mais recentes sobre o grupo (Fouquet et al. 2013, Santos et al. 2019, 2020a, b). Essa configuração era esperada para os dados moleculares (compartilhados com os de Santos et al. 2020a, b). Santos et al. (2020b) nota que em sua análise de parcimônia os índices de suporte para o clado (46%) são consideravelmente inferiores aos da análise Bayesiana (100% de probabilidade posterior). Aqui o suporte foi ligeiramente menor (43%). Na análise utilizando apenas dados moleculares, o suporte (25%) foi comparativamente menor que o de Santos et al. (2020b), talvez pelo uso de um maior número de grupos externos neste trabalho.

Embora não tenham apontado sinapomorfias para Crossodactylodinae (Paratelmatoibiinae), Fouquet et al. (2013) indicam alguns caracteres que seriam interessantes de serem avaliados posteriormente para o clado, a saber: presença/ausência de dentes vomerianos e columela, a morfologia das calosidades nupciais dos machos e o sítio de oviposição. Embora esses caracteres não tenham sido recuperados como sinapomorfias para o clado, eles se mostraram importantes nas suas relações internas.

Fímbrias dedo III (Figura 31)

As fímbrias nos dedos aumentam a superfície de contato da mão e estão relacionadas a comportamentos de locomoção aquática e produção de ninhos de espuma (Duellman & Trueb 1994). Entre as espécies analisadas, as fímbrias podem ou não ocorrer em espécies que produzem ninhos de espuma. Em *Pseudopaludicola falcipes* há presença de fímbrias e produção de ninho de espuma, enquanto em *Physalaemus* as fímbrias estão ausentes mesmo com a produção desse tipo de ninho.

A ausência de fímbrias no dedo III é uma sinapomorfia putativa homoplástica de Paratelmatoibiinae. Sua presença é uma plesiomorfia em Leptodactylidae que permanece em

Leiuperinae e Leptodactylinae. O desaparecimento das fímbrias ocorre independentemente também em *Physalaemus*, *Leptodactylus fuscus* e *Adenomera andreae* + *Lithodytes lineatus*.

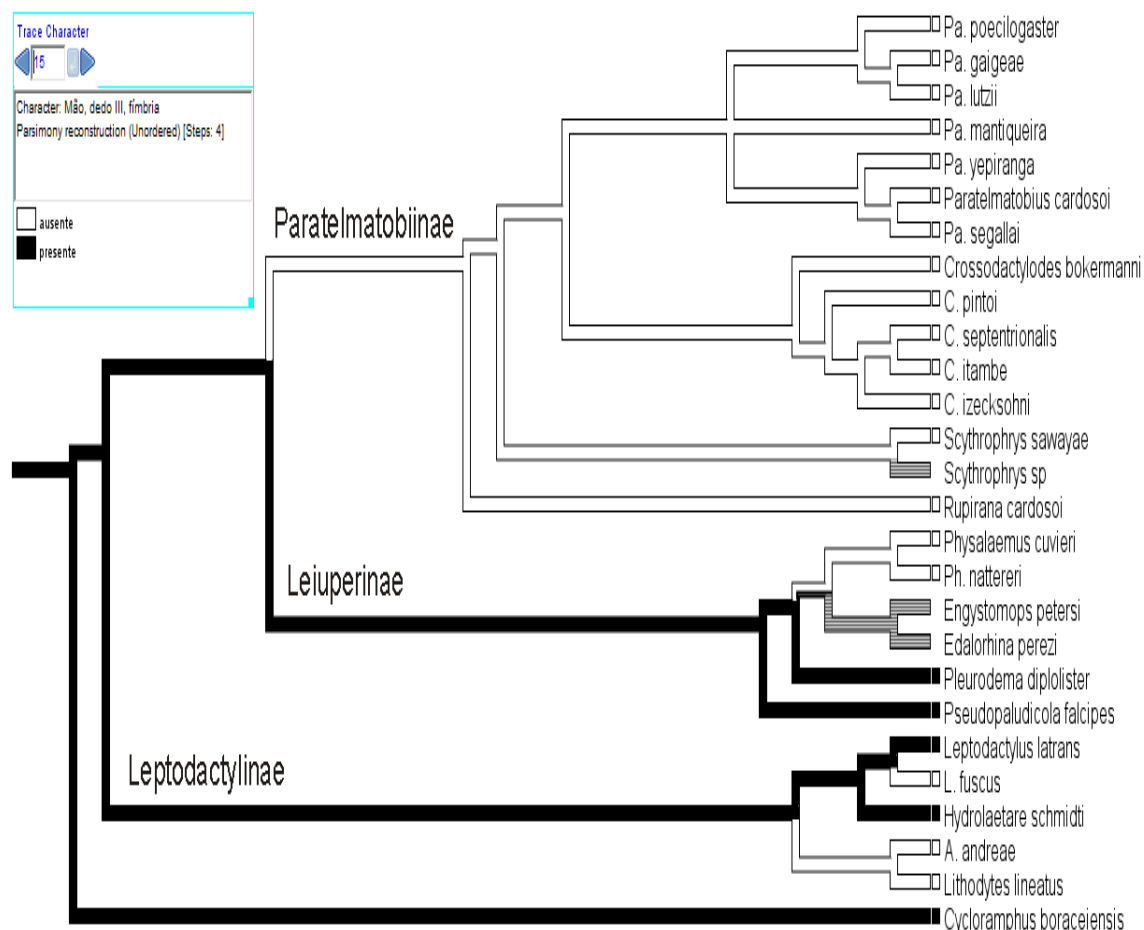


Figura 31. Otimização do caráter 15, fímbrias no dedo III. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Flap cloacal (Figura 32)

Santos et al. (2020b) notaram a importância do flap cloacal conspícuo (grande porção distal livre) em *Crossodactylodes*. Aqui ressaltamos que a presença de flap pode ser uma característica relevante para os Paratelmatoibiinae em geral.

A presença de flap cloacal é uma sinapomorfia putativa homoplástica de Paratelmatoibiinae. Sua ausência é uma plesiomorfia de Leptodactylidae com surgimentos

independentes em Paratelmatoibiinae, Leiuperinae (*Physalaemus* e *Engystomops petersi*) e em Leptodactylinae (*Adenomera andreae*).

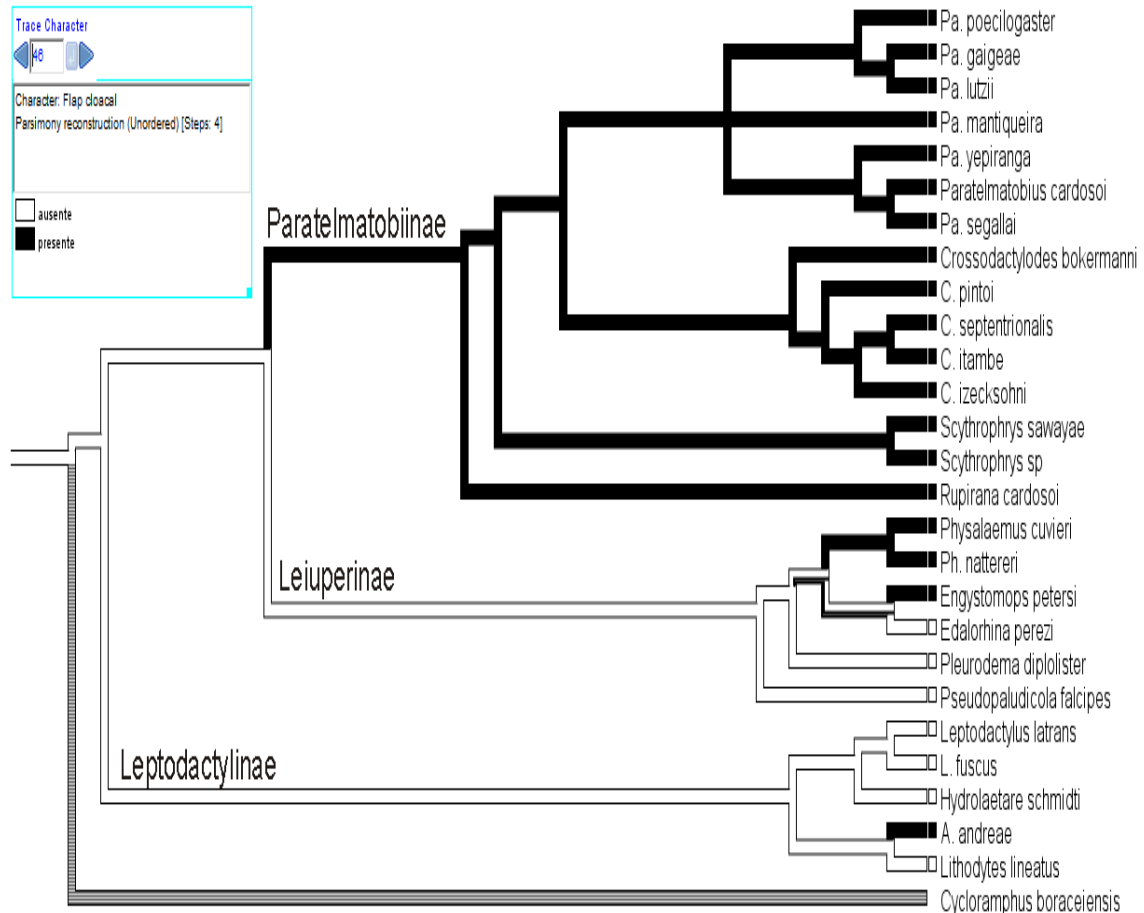


Figura 32. Otimização do caráter 46, flap cloacal. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Faixa escura dorsolateral (Figura 33)

A presença de uma faixa escura em região dorsolateral é uma sinapomorfia putativa homoplástica de Paratelmatoibiinae, com reversão em *Crossodactylodes* e *Paratelmatobius segallai*. A ausência de faixa é uma plesiomorfia de Leptodactylidae com surgimentos independentes também em Leiuperinae (*Physalaemus cuvieri* e *Edalorhina perezii*). Sabe-se que é uma característica recorrente em diversas espécies de *Physalaemus* (Zaidan 2019).

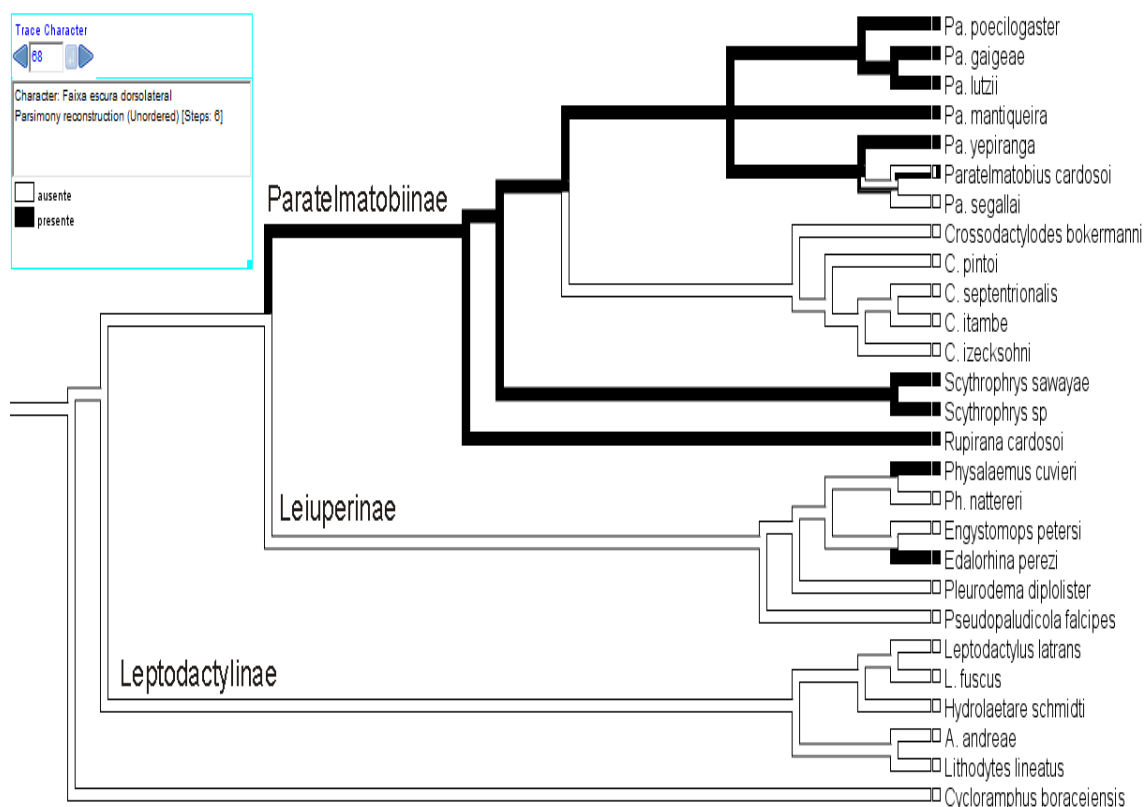


Figura 33. Otimização do caráter 68, faixa escura dorsolateral. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

(*Scythrophys* (*Paratelmatobius*, *Crossodactylodes*))

Lynch (1971) quase faz o agrupamento dessas espécies como conhecemos hoje. Embora posicione *Scythrophys* em Telmatobiinae, não determina nenhuma tribo ficando em dúvida entre Grypiscini (*Crossodactylodes*) e Eleutherodactylini, devido a pouca quantidade de informações osteológicas e de história natural disponíveis na época. Também menciona que *Paratelmatobius* parece ser um intermediário osteológico entre Leptodactylinae e Grypiscini (*Crossodactylodes*) e posiciona o gênero em Leptodactylinae pelo maior compartilhamento de características.

Esse agrupamento foi recuperado anteriormente por Fouquet et al. (2013) e Santos et al. (2019, 2020a, b). Entretanto, nenhuma sinapomorfia morfológica foi indicada para esse clado até então. Nas análises moleculares de Fouquet et al. (2013) e Santos et al. (2020a, b), o

clado foi recuperado com suporte de 100% de Jackknife e de probabilidade posterior. Na análise de parcimônia, Santos et al. (2020b) recuperaram o clado com suporte menor, Jackknife 46%. No presente trabalho, este grupo foi recuperado com alto valor de suporte, Jackknife 100%.

Esfenetmoide, contato com a fenestra óptica (Figura 34)

O caráter proposto por Zaidan (2019) nos dá certa noção do tamanho do esfenetmoide, embora a fenestra óptica possa ter dimensões variadas e estar posicionada mais ou menos anteriormente. Além disso, também sugere hipóteses sobre a cinese e resistência dessa região. Há exemplos na literatura de Leptodactylidae, como Zaidan (2019) e Ponssa et al. (2010), de espécies com amplas áreas cartilaginosas constituindo a margem anterior da fenestra, embora não se saiba exatamente o motivo dessa diferença de constituição.

O contato entre esfenetmoide e fenestra óptica é uma sinapomorfia putativa homoplástica em *Paratelmatoobius* + *Scythrophrys* + *Crossodactylodes* com surgimentos independentes em *Edalorhina perezi* e *Leptodactylus latrans*. A ausência de contato é uma plesiomorfia de Leptodactylidae que permanece em Leptodactylinae, Leiuperinae e *Rupirana* na base de Paratelmatoobiinae.

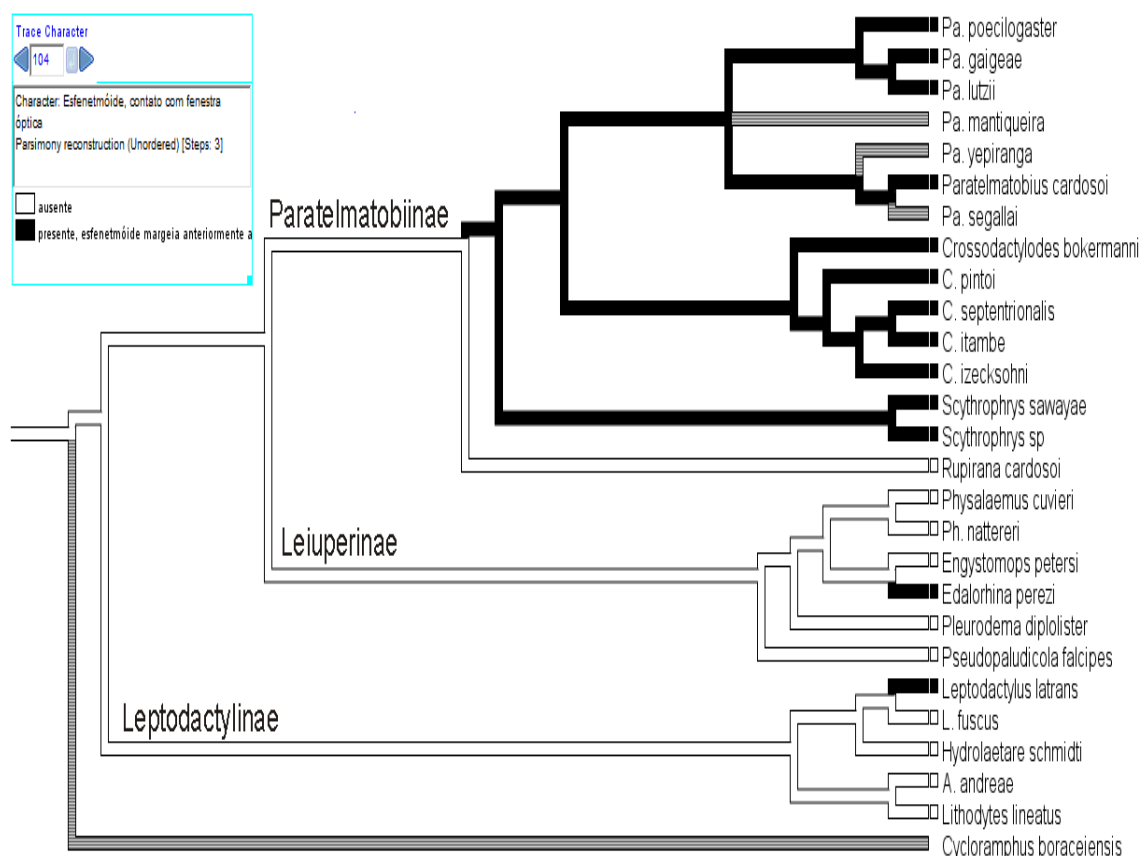


Figura 34. Otimização do caráter 104, esfenetmoide, contato com a fenestra óptica. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Diminuição dos processos transversos vertebrais em direção caudal (Figura 35)

Lynch (1971) observa que o comprimento dos processos transversos das vértebras posteriores varia consideravelmente em Leptodactylidae, de menos da metade da diapófise sacral até superando seu tamanho. Em *Paratelmatobius* + *Scythrophys* + *Crossodactylodes*, os processos transversos das vértebras diminuem progressivamente em direção caudal. Essa característica foi notada apenas para esse grupo e é uma sinapomorfia não homoplástica para o clado.

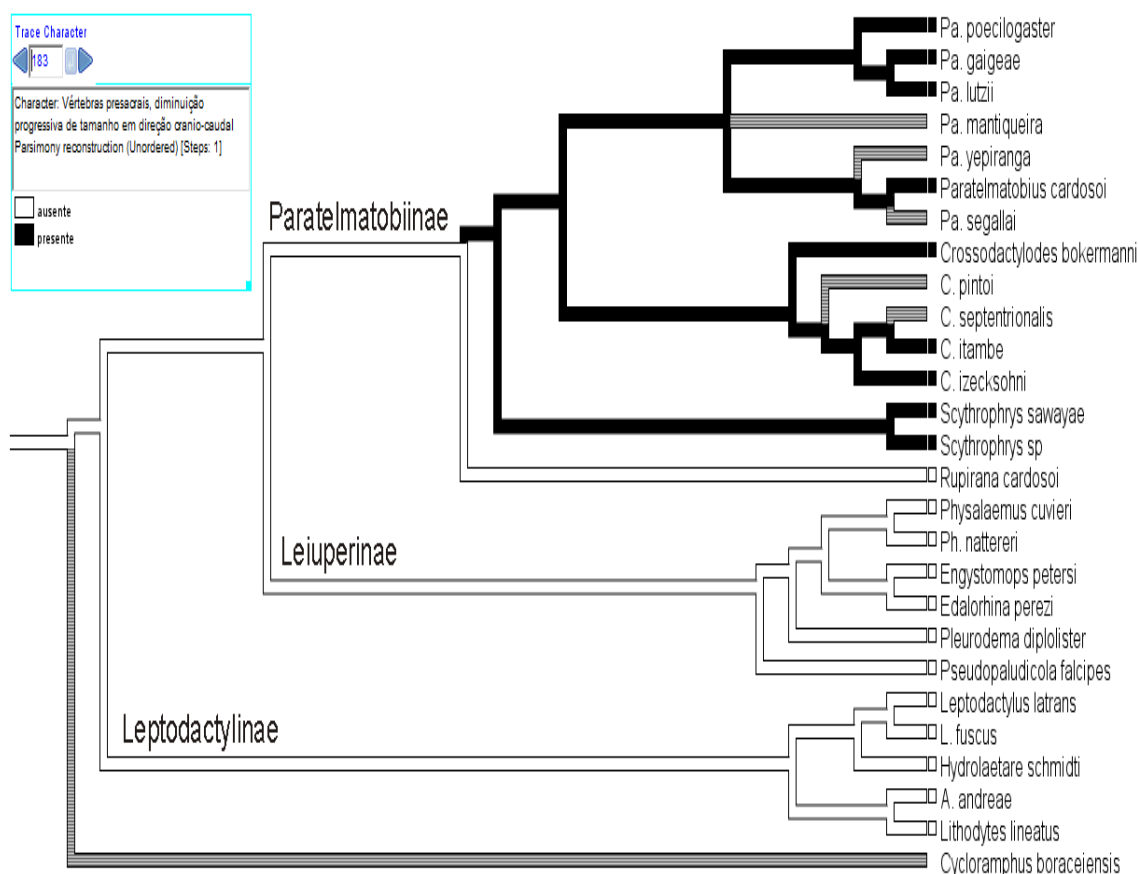


Figura 35. Otimização do caráter 183, diminuição dos processos transversos vertebrais em direção caudal. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Proporção processo transverso vértebra sacral VIII/diapófise sacral (Figura 36)

Ver comentário do caráter anterior. A diminuição em direção caudal não implica necessariamente em um processo transversal da última vértebra presacral menor que a diapófise sacral. Um tamanho menor de processo transversal em relação à diapófise sacral é uma sinapomorfia putativa não homoplástica de *Paratelmatobius* + *Scythrophrys* + *Crossodactylodes*.

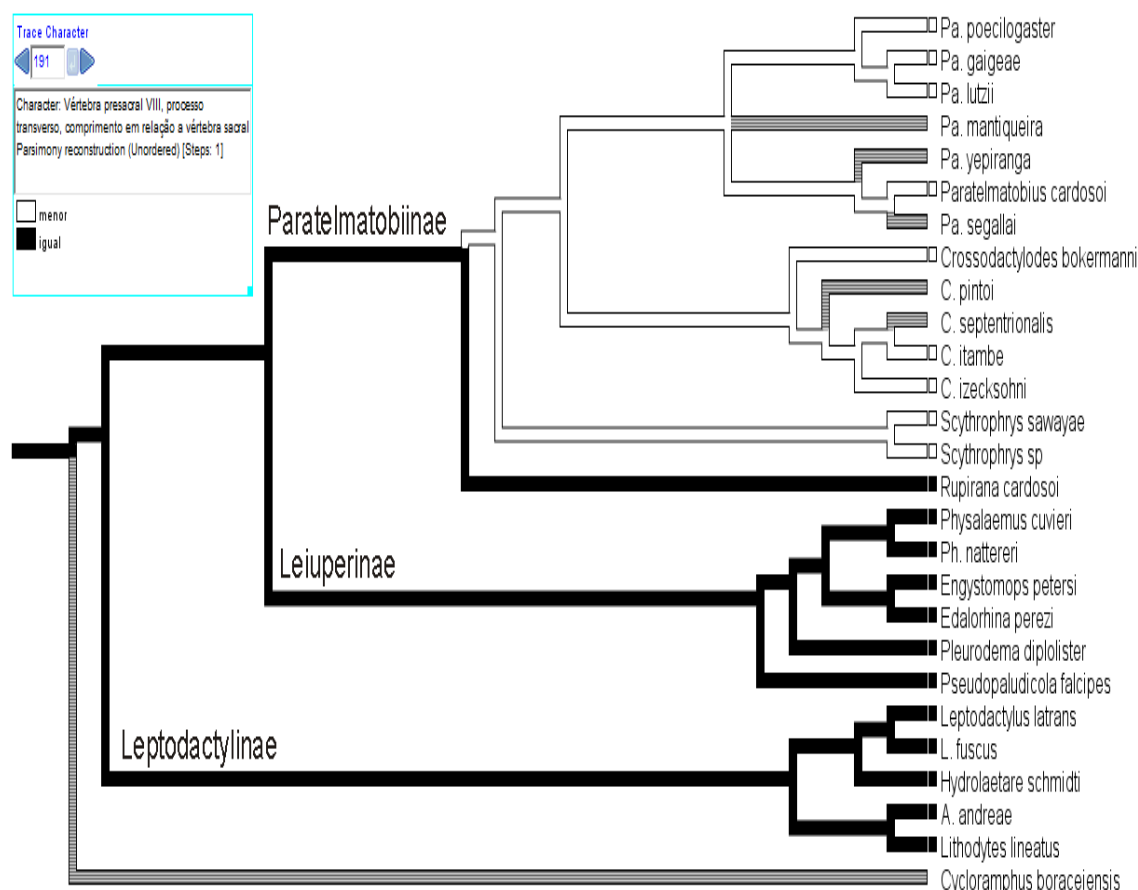


Figura 36. Otimização do caráter 191, proporção processo transversal vértebra sacral VIII/diapófise sacral. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Crista ventral do fêmur (Figura 37)

A presença de crista ventral do fêmur não tinha sido anteriormente notada e averiguada em Paratelmatoibiinae. A crista possui um posicionamento proximal que sugere uma relação à musculatura que promove o movimento do fêmur em relação à cintura (inserção). O aumento de área proporcionado pela estrutura implica uma maior superfície para a fixação muscular e também indica uma maior resistência à torção (Vera et al. 2019). Esse tipo de crista pode se desenvolver diferentemente em termos de largura e extensão de acordo com as demandas locomotoras e é encontrada principalmente em espécies terrestres e arborícolas (Vera et al. 2019).

A ausência de crista ventral é uma plesiomorfia em Leptodactylidae. Sua presença é uma sinapomorfia putativa homoplástica de *Paratelmatoobius* + *Scythrophrys* + *Crossodactylodes* com surgimentos independentes em *Leptodactylus* e *Edalorhina perezii*.

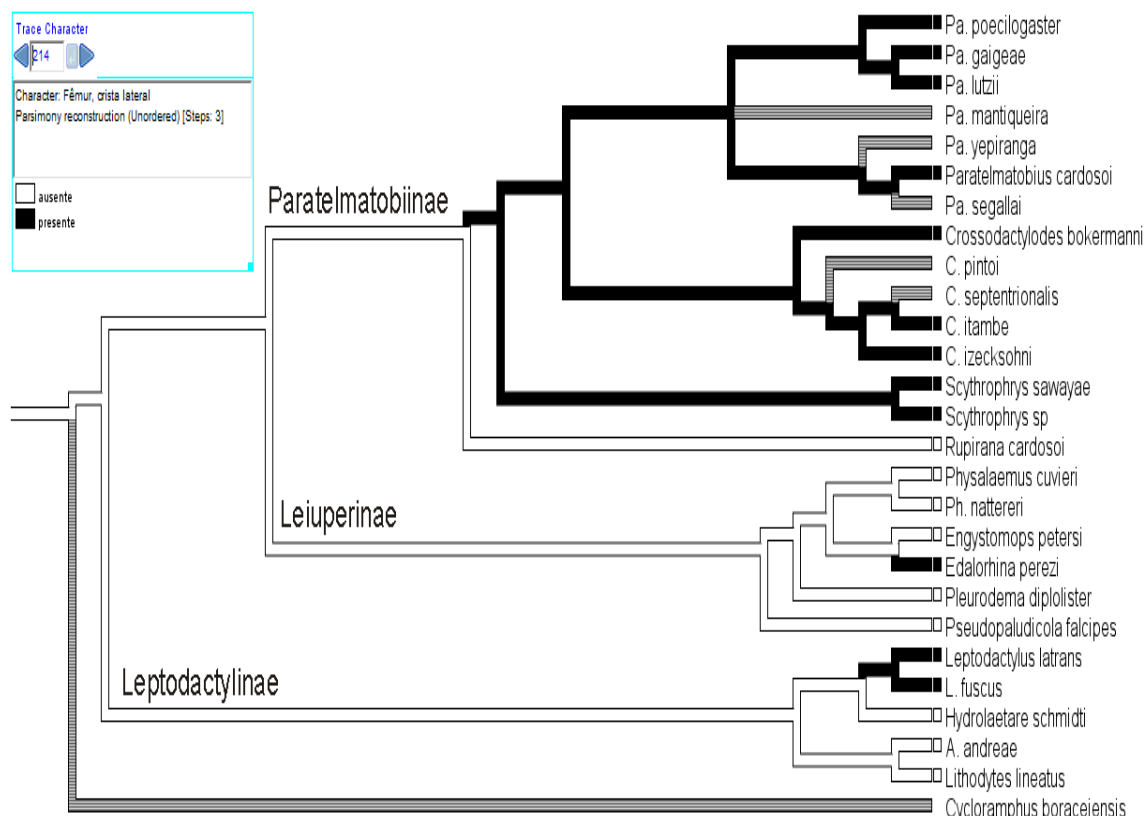


Figura 37. Otimização do caráter 214, crista ventral do fêmur. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Número de ovos por desova (Figura 38)

Santos et al. (2020b) propuseram um caráter que engloba tanto o número de ovos quanto a maneira em que são depositados. Aqui, esse caráter foi dividido em dois para tentativa de separação das variáveis quantidade e deposição (conjunta ou separada). *Crossodactylodes* deposita um ovo em cada axila de bromélia no qual é depreendido extensivo cuidado parental (Santos et al. 2020b). Em *Paratelmatoobius* e *Scythrophrys* os

ovos são depositados em conjuntos de até 40 (Pombal & Haddad 1999, Santos et al. 2020b). Observa-se que há uma tendência da diminuição no número de ovos por desova em *Paratelmatoebius* + *Scythrophrys* + *Crossodactylodes* comparativamente à *Rupirana* (50-200) e aos demais Leptodactylidae de maneira geral.

A mudança para um número de ovos de 2-<50 é uma sinapomorfia homoplástica de *Paratelmatoebius* + *Scythrophrys* + *Crossodactylodes*, com posterior mudança de estado em *Crossodactylodes* com a deposição de um único ovo por desova. A deposição de 2-<50 aparece convergentemente em *Edalorhina perezii* e *Adenomera andreae*. A deposição de 50-1000 ovos é uma plesiomorfia em Leptodactylidae.

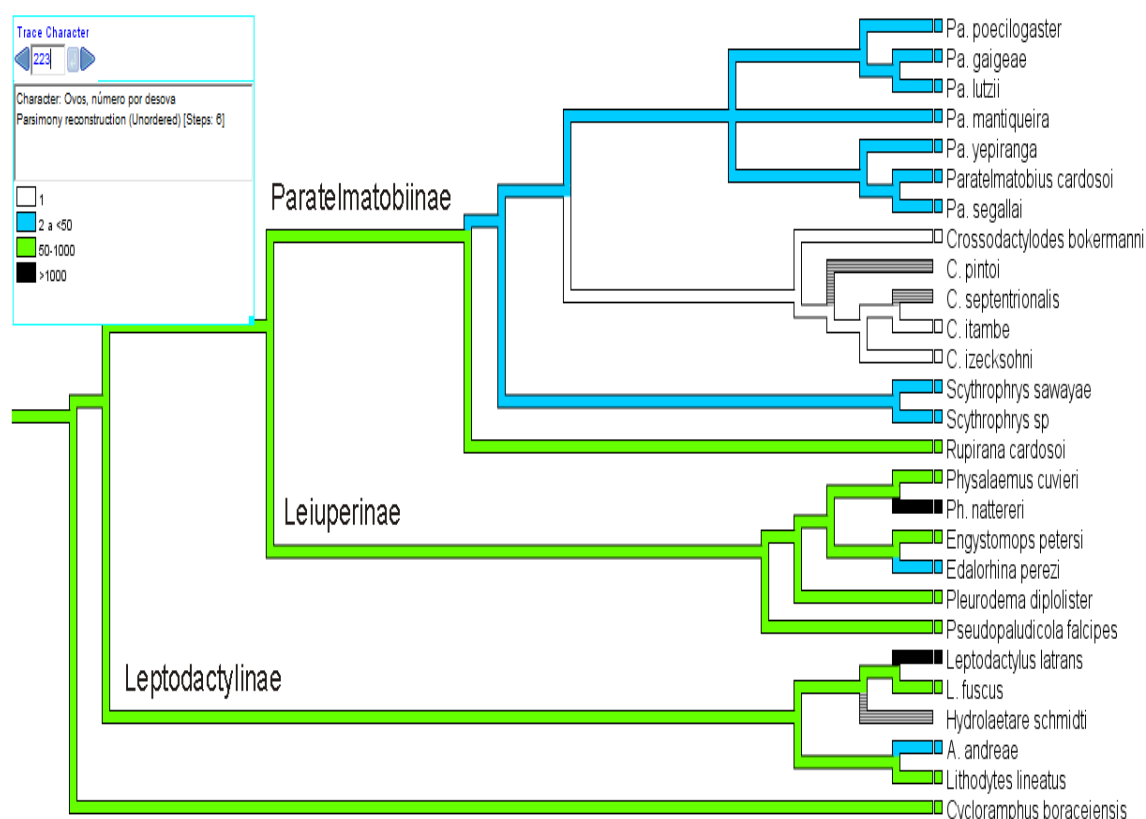


Figura 38. Otimização do caráter 223, número de ovos por desova. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Deposição dos ovos (Figura 39)

Ver comentário do caráter número de ovos (para histórico de uso na literatura). A deposição de ovos de maneira conjunta ou separada pode estar relacionada a diversos fatores ecológicos, fisiológicos e comportamentais (Wells 2007). A oxigenação da desova é feita através de difusão e, portanto, sofre limitações relacionadas à sua dimensão. Quedas na pressão parcial de oxigênio induzem à eclosão de girinos imaturos e mais suscetíveis (Wells 2007). Desovas gelatinosas tem intrinsecamente menor velocidade de difusão do que ninhos de espuma (Wells 2007). Os ninhos de espuma permitem que uma maior quantidade de ovos seja depositada em conjunto, resolvendo também outros problemas como a dessecação (Wells 2007). Neste estudo percebemos justamente essa correlação, uma maior quantidade de ovos depositada em espécies produtoras de ninhos de espuma e a não necessidade de particionamento da desova. Esse pode ser um dos motivos pelos quais *Paratelmatoobius* + *Scythrophrys* + *Crossodactylodes* apresentam desovas separadas.

Outro fator é o cuidado parental. O cuidado parental geralmente está associado a espécies de desova única (Duellman & Trueb 1994). Entretanto, *Crossodactylodes* deposita um ovo por axila de bromélia (separados) e apresenta cuidado parental. Aqui a dúvida talvez fique em quão separados precisam estar os ovos para serem considerados uma deposição única ou não (talvez uma mesma bromélia represente uma unidade).

A deposição de desovas separadas é uma sinapomorfia putativa de *Paratelmatoobius* + *Scythrophrys* + *Crossodactylodes*. Desovas conjuntas são uma plesiomorfia de Leptodactylidae.

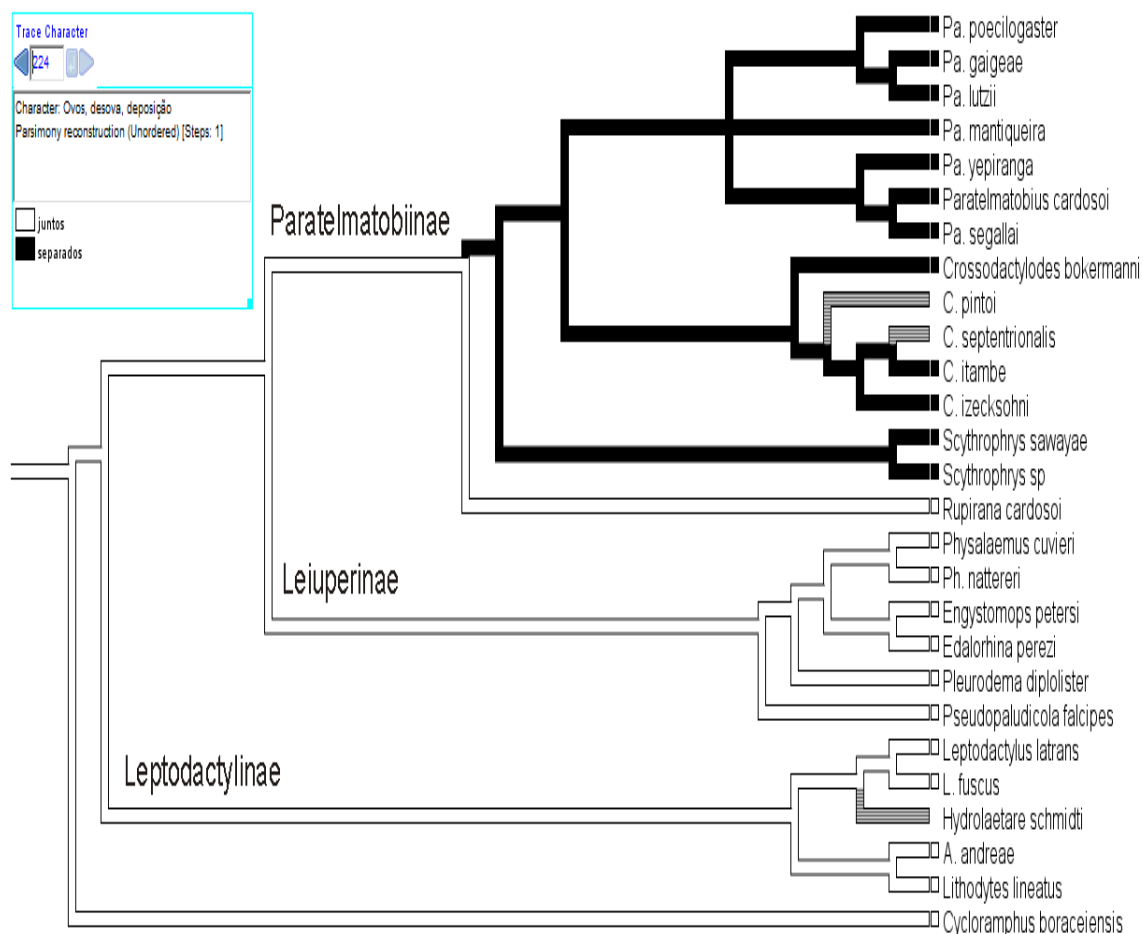


Figura 39. Otimização do caráter 224, desova, deposição. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

(Paratelmatobius, Crossodactylodes)

A proximidade entre esses gêneros já havia sido reportada por Santos et al. (2020a, b) com alto suporte (100% pp), também encontrado aqui (96% Jk). Apenas no trabalho de Santos et al. (2020b) foi proposta uma característica morfológica distintiva para seu agrupamento, a ausência de prega tarsal. No presente trabalho essa característica permanece como sinapomorfia putativa não homoplástica para o grupo (além da ausência de cobertura carpal da calosidade nupcial).

Proporção, largura da crista lateral umeral/úmero (Figura 40)

O tamanho das cristas umerais está relacionado à hipertrofia encontrada em machos de algumas espécies de anuros (Lynch 1971, Duellman & Trueb 1994). É razoável se pensar que quanto mais desenvolvidas as cristas, maiores serão suas musculaturas associadas e sua hipertrofia aparente. Em *Paratelmatobius* e *Crossodactylodes* a crista lateral tem largura de mesmo tamanho ou que ultrapassa a umeral. A crista lateral não é muito citada em trabalhos sobre a musculatura dos membros embora sua posição distal sugira o envolvimento de movimentos distais ao úmero (úmero como origem). Duellman & Trueb (1994) a citam como origem do músculo extensor do carpo. Esse músculo pode estar associado à manutenção do posicionamento estendido das mãos durante o amplexo.

Em Paratelmatobiinae a largura da crista lateral de 1/3 (menor proporção entre os animais avaliados) em relação ao úmero tem reconstrução ambígua e está presente nos grupos mais basais (*Rupirana* e *Scythrophrys*) sendo compartilhada com *Pseudopaludicola falcipes*. Em *Paratelmatobius* + *Crossodactylodes* há a mudança para uma crista lateral de mesmo tamanho ou mais larga que o úmero (sinapomorfia putativa homoplástica), característica compartilhada também com *Leptodactylus latrans*. Tanto a reconstrução do estado ancestral para Leptodactylidae quanto para as subfamílias foram ambíguas.

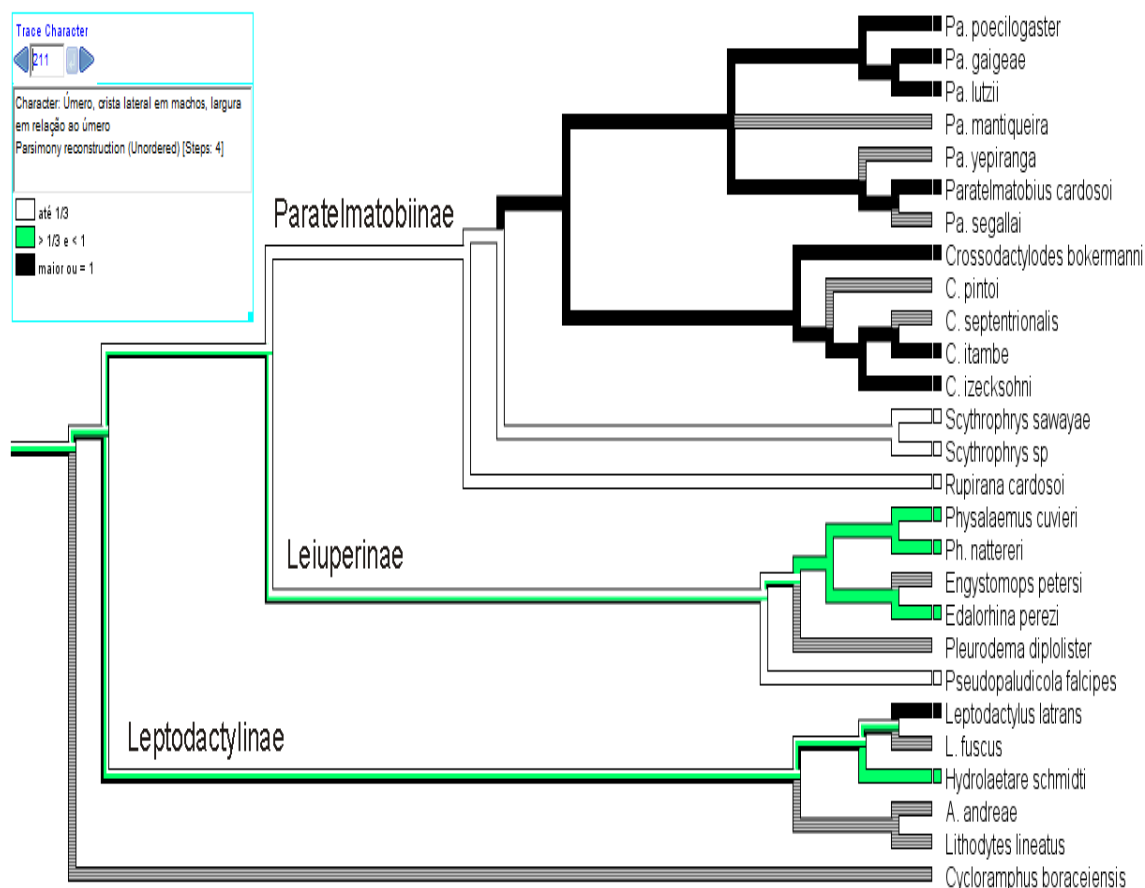


Figura 40. Otimização do caráter 211, proporção, largura crista lateral umeral/úmero. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Proporção, extensão da crista lateral umeral/úmero (Figura 41)

Ver comentário do caráter anterior. A crista umeral curta ($< 1/3$ do úmero) é uma plesiomorfia de Leptodactylidae. Atinge um comprimento médio ($1/3$ - $2/3$) independentemente em *Paratelmatobius* + *Crossodactylodes* e *Physalaemus* + *Edalorhina*.

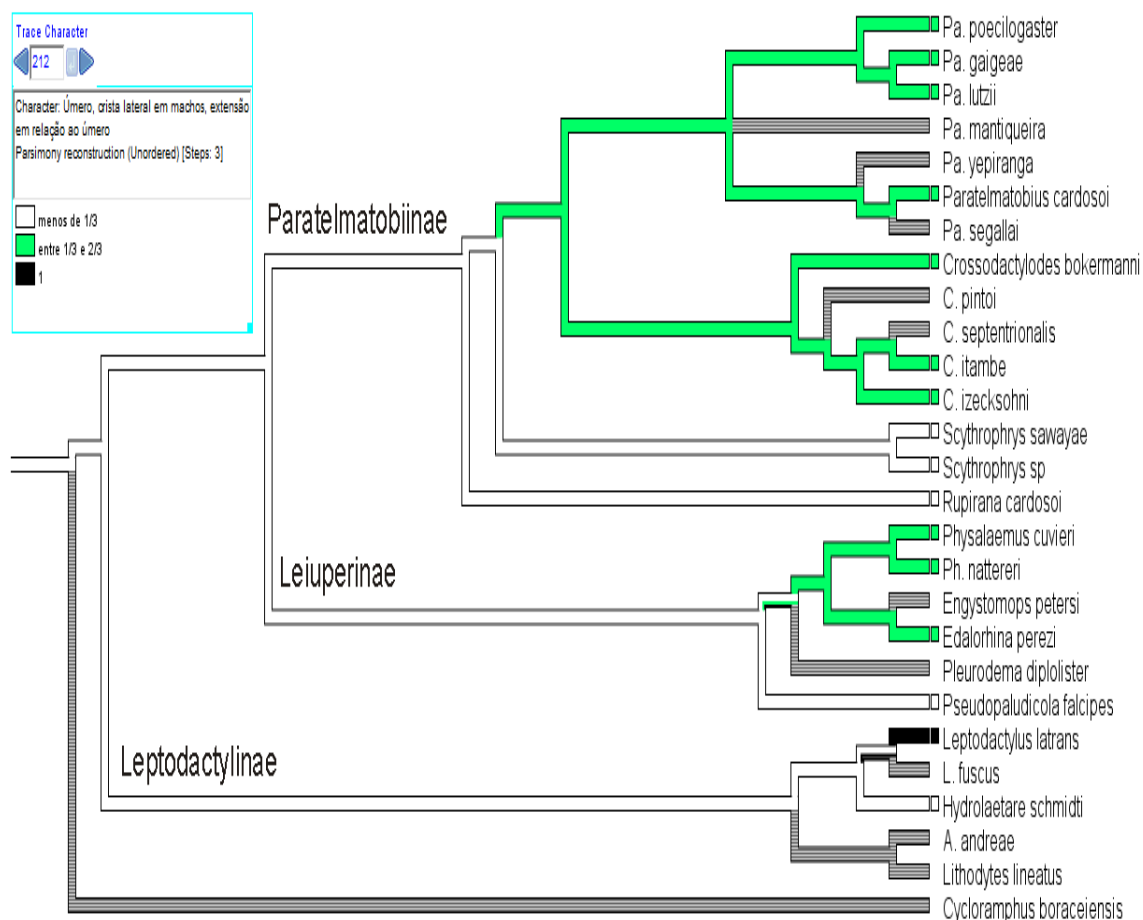


Figura 41. Otimização do caráter 212, proporção, extensão da crista lateral umeral/úmero. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Scythrophrys

Scythrophrys têm sido recuperado monofilético nos estudos que utilizaram além de *S. sawayae*, outras espécies em potencial, sempre com alto suporte como Lourenço et al. (2008) e Santos et al. (2020a) (100% bootstrap e probabilidade posterior respectivamente). Aqui um alto suporte também foi encontrado para o grupo (100% Jackknife).

Lynch (1971) aponta uma característica distintiva, tubérculo na margem externa do calcanhar, que foi posteriormente utilizada por Santos et al. (2020b) e recuperada como autapomorfia para a espécie. Santos et al. (2020b) sugere também a presença de menisco na íris superior, saco vocal externamente visível e coloração da íris metade superior cinza e

inferior marrom escuro. Dessas, aqui não foi avaliada apenas a cor da íris (pela ausência dos espécimes vivos) e não foi possível aferir a presença de menisco em *Scythrophrys* sp. pois o exemplar já estava em processo de diafanização. Quanto ao saco vocal, não foi recuperado como sinapomorfia putativa não homoplástica, devido ao maior uso de grupos externos do presente trabalho (mas continua válido como distintivo para o gênero em Paratelmatobiinae).

Aqui foram encontradas quatro sinapomorfias putativas não homoplásticas, uma delas com citação no trabalho Lynch (1971) (tubérculo do calcânhar citado acima). Garcia (1996) e Verdade (2005) mencionam a ausência de palatinos em *S. sawayae* e *Scythrophrys* sp. respectivamente, característica que foi recuperada como sinapomorfia putativa não homoplástica do gênero no presente trabalho. Essa estrutura é particularmente difícil de ser avaliada já que há sobre o esfenoetmóide na posição onde ficaria os palatinos, uma sinalização de que essa estrutura possa estar presente (um sombreamento, diferença de tonalidade óssea). Entretanto, não há qualquer indício da estrutura no plano antorbital. A sinostose do crânio de *Scythrophrys* dificulta consideravelmente a identificação de ossos individuais e seus formatos. Finalmente, a proporção de largura equivalente entre escápula/coracóide na região de articulação e a orientação laterodorsal dos processos alares da premaxila foram proposições deste trabalho recuperadas como sinapomorfias importantes.

Extensão dos dentes sobre a maxila (Figura 42)

Os dentes realizam a preensão da presa que será ingerida (Duellman & Trueb 1994). Não se sabe a motivação para as variações de sua extensão no arco maxilar, mas pode estar relacionada ao tamanho proporcional da presa.

Dentes que alcançam a metade proximal do comprimento das órbitas são uma plesiomorfia de Leptodactylidae. Em *Scythrophrys* a restrição ao terço anterior orbital é uma sinapomorfia putativa homoplástica compartilhada também com *Pleurodema diplolister* e

Pseudopaludicola falcipes. Uma dentição que atinge uma região mais posterior do arco maxilar é sinapomorfia putativa homoplástica de *Hydrolaetare schmidti* + *Leptodactylus* com convergência em *Edalorhina perezii*.

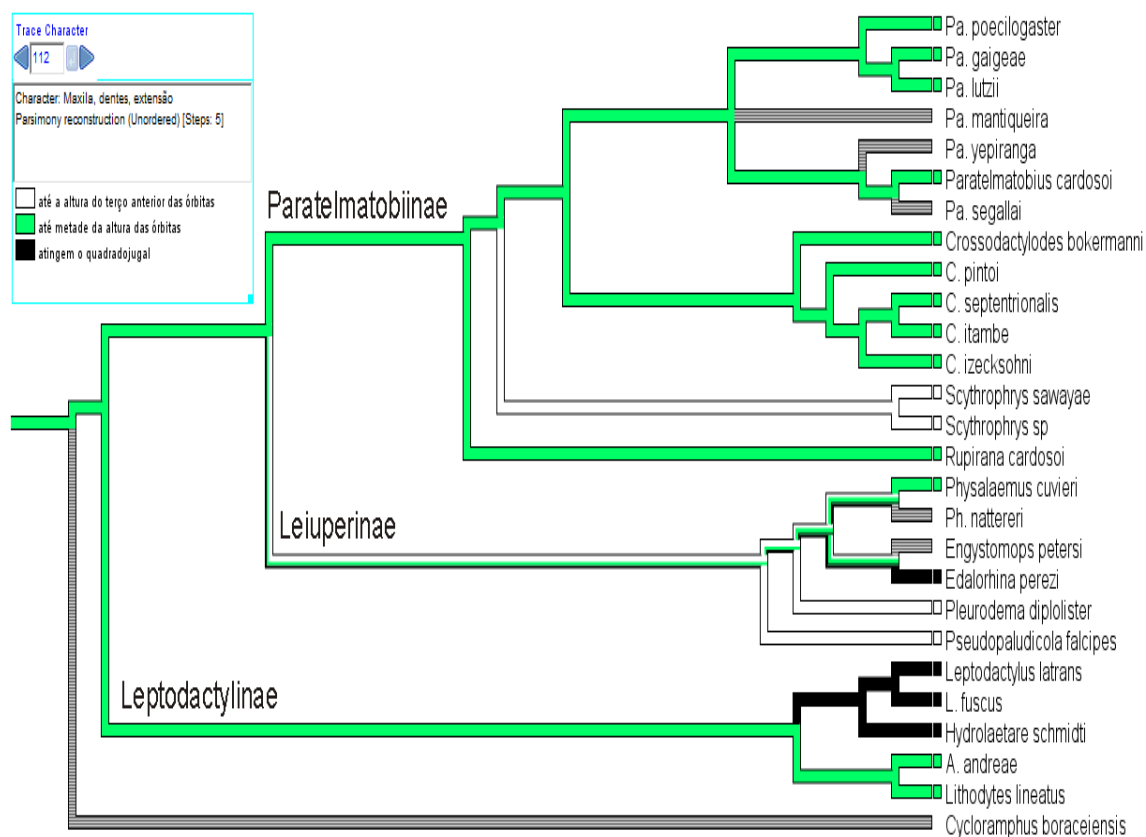


Figura 42. Otimização do caráter 112, proporção, extensão dos dentes sobre a maxila. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Extremidade distal do cleitro (Figura 43)

Verdade (2005) aponta que o cleitro não bifurcado é uma sinapomorfia de *Paratelmatoibius cardosoi* + *Scythrophrys* sp. No presente trabalho corroboramos a observação a respeito de *Scythrophrys*, mas não encontramos esse estado em nenhum dos *Paratelmatoibius* analisados.

A bifurcação da extremidade distal do cleitro é uma plesiomorfia em Leptodactylidae. A perda do processo posterior é uma sinapomorfia putativa homoplástica de *Scythrophrys* com evolução independente em *Engystomops petersi*.

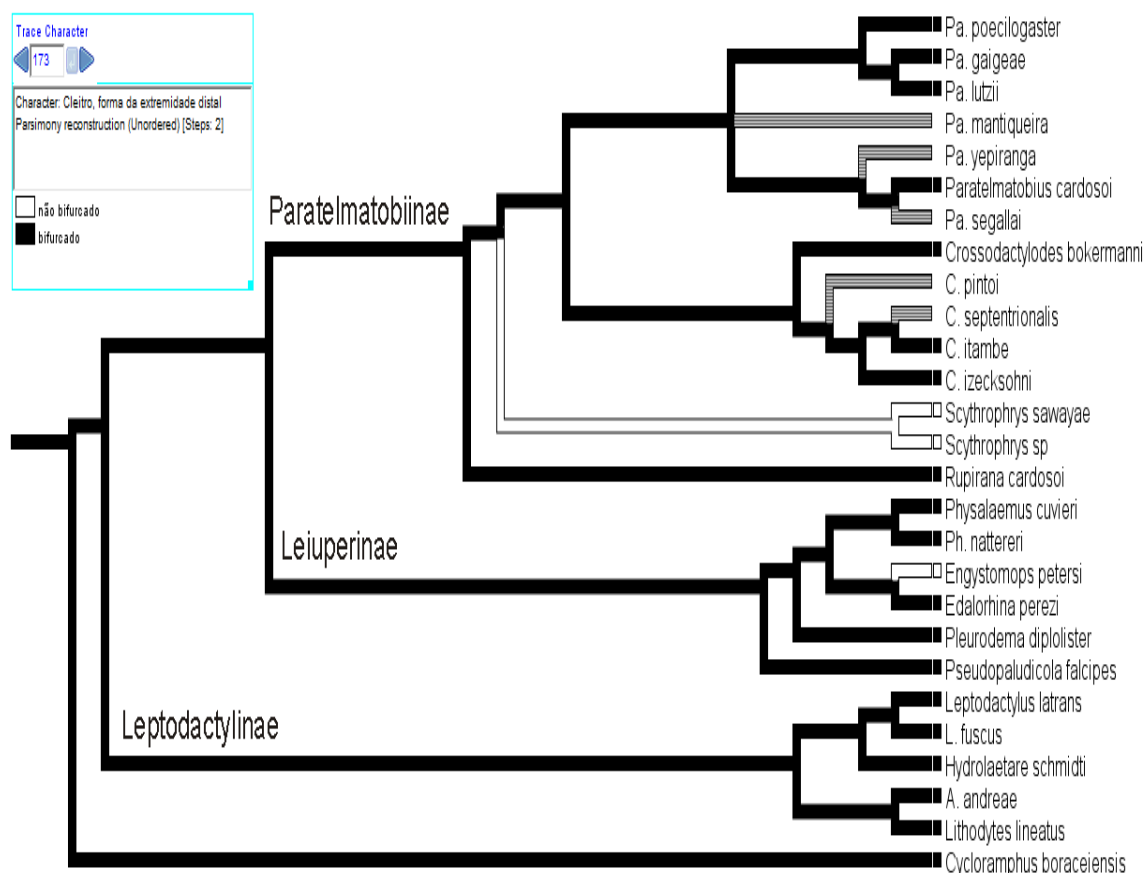


Figura 43. Otimização do caráter 173, forma da extremidade distal do cleitro. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Direcionamento da clavícula (Figura 44)

Na análise dos espécimes foi reparado que o posicionamento de coracoides e clavículas pode variar. Esse posicionamento certamente influencia na dinâmica de forças entre esqueleto e musculatura (Kardong 2016). Direcionamentos mais laterais devem servir de melhor ancoramento em movimentações no mesmo eixo, enquanto inclinações nesse eixo

podem favorecer outros tipos de demandas. Maiores estudos de biomecânica devem ser realizados para compreensão dessas correlações.

O direcionamento caudal das clavículas é uma plesiomorfia de Leptodactylidae. A mudança para um posicionamento lateral é uma sinapomorfia putativa homoplástica de *Scythrophrys* com convergência em *Pseudopaludicola falcipes*.

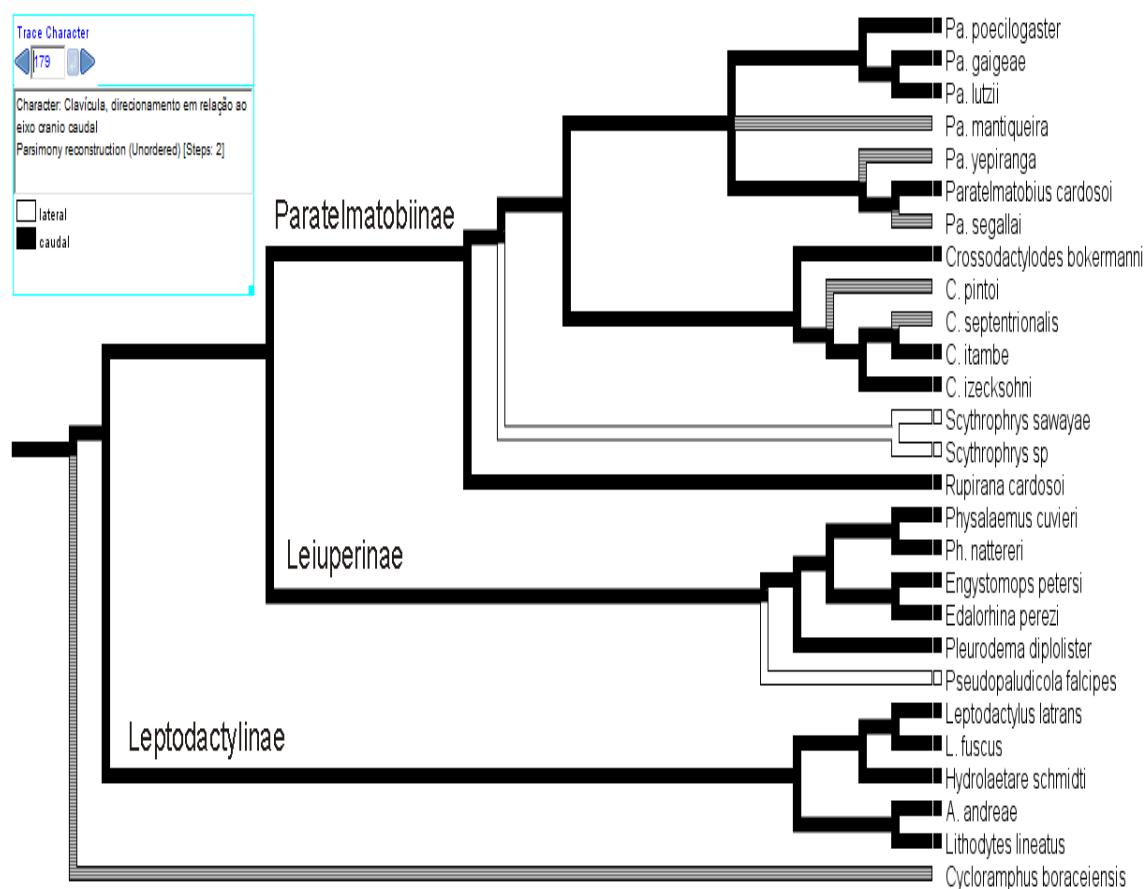


Figura 44. Otimização do caráter 179, direcionamento da clavícula. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Crossodactylodes

Desde o início das análises filogenéticas utilizando mais de uma espécie de *Crossodactylodes*, o gênero foi recuperado monofilético (Fouquet et al. 2013, Teixeira et al. 2013). Posteriormente, o monofiletismo continuou sendo encontrado com as novas espécies

descritas (Santos et al. 2020a, b). Esses agrupamentos sempre foram recuperados com alto suporte (98-100%) independente do método utilizado. Aqui neste trabalho o clado também apresentou alto suporte (100%/13).

Dos caracteres diagnósticos levantados por Lynch (1971), foram testados filogeneticamente por Santos et al. (2020b): a ausência de columela, a ausência de projeções tegumentares dos artelhos, as calosidades nupciais em pequena quantidade e em forma de espinho e a deposição dos ovos em bromélias, todos recuperados como sinapomorfias putativas não homoplásticas em sua análise. Além desses, Santos et al. (2020b) encontraram como sinapomorfias putativas não homoplásticas: a presença de dilatações nas pontas dos dedos, flap cloacal conspícuo (grande porção distal livre) e a deposição de um ovo isolado dos demais. No presente trabalho, corroboramos como sinapomorfias não homoplásticas os achados de características reprodutivas, o flap cloacal conspícuo e a dilatação das pontas dos dedos.

Projeção tegumentar nos artelhos (Figura 45)

Como mencionado acima, a ausência de projeções tegumentares foi apontada por Lynch (1971) e Santos et al. (2020b) como caráter distintivo de *Crossodactylodes*. Realmente a característica pode ser considerada não homoplástica levando-se em conta apenas Paratelmatoibiinae (como feito por Santos et al. (2020b)). Entretanto, ao ampliarmos a amostragem de grupos externos a característica demonstrou-se convergente.

A presença de projeções tegumentares nos artelhos é uma plesiomorfia de Leptodactylidae. A sua ausência é uma sinapomorfia putativa homoplástica em *Crossodactylodes* com convergências em *Leptodactylus*, *Adenomera andreae* e *Lithodytes lineatus*.

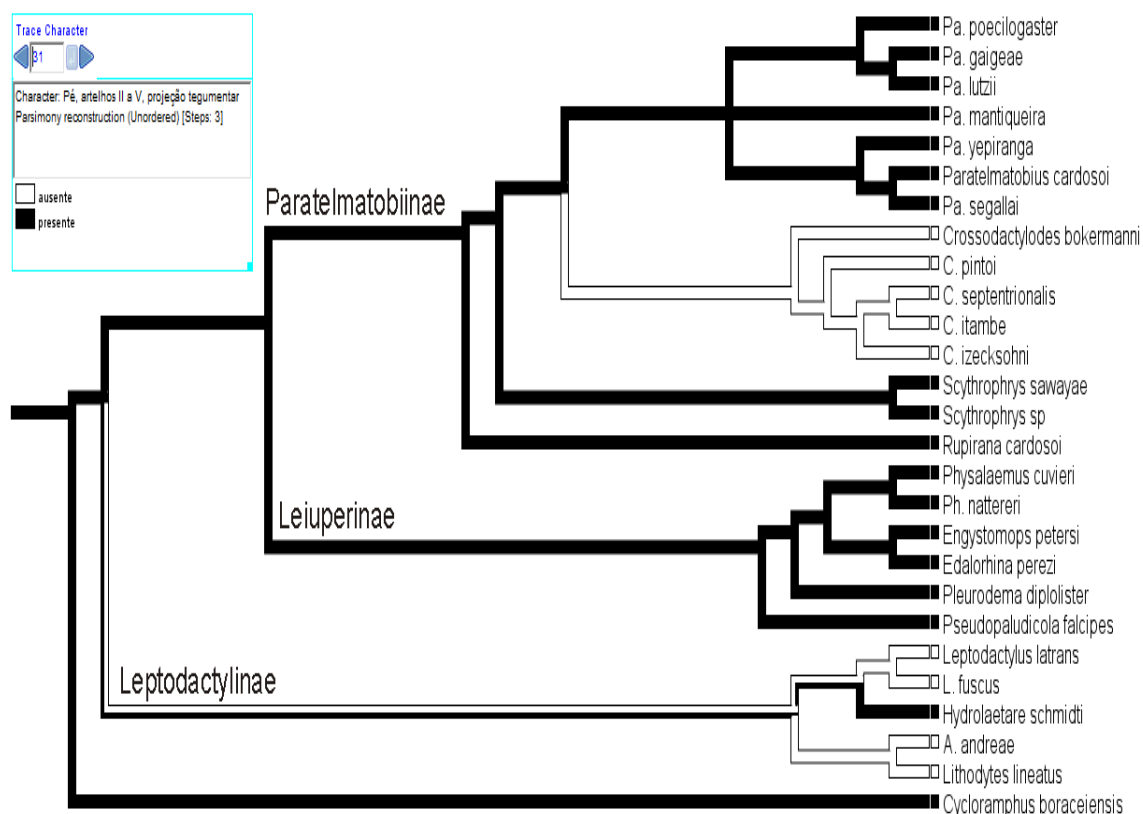


Figura 45. Otimização do caráter 31, projeção tegumentar nos artelhos. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Proximidade entre os nasais (Figura 46)

Verdade (2005) aponta a proximidade dos nasais de *C. izecksohni*, e embora vejamos essa característica em *C. pintoi* no trabalho de Lynch (1971), nenhum comentário é feito a esse respeito.

Nasais próximos são plesiomórficos em Leptodactylidae. No agrupamento Leiuperinae + Paratelmatoobiinae há a mudança de estado para amplamente separados. Em *Crossodactylodes* há um retorno para a proximidade dos nasais, característica única entre os Paratelmatoobiinae, mas compartilhada o clado *Physalaemus* + *Engystomops* + *Edalorhina*, *Leptodactylinae* (exceto *A. andreae*) e *Cycloramphus boraceiensis*.

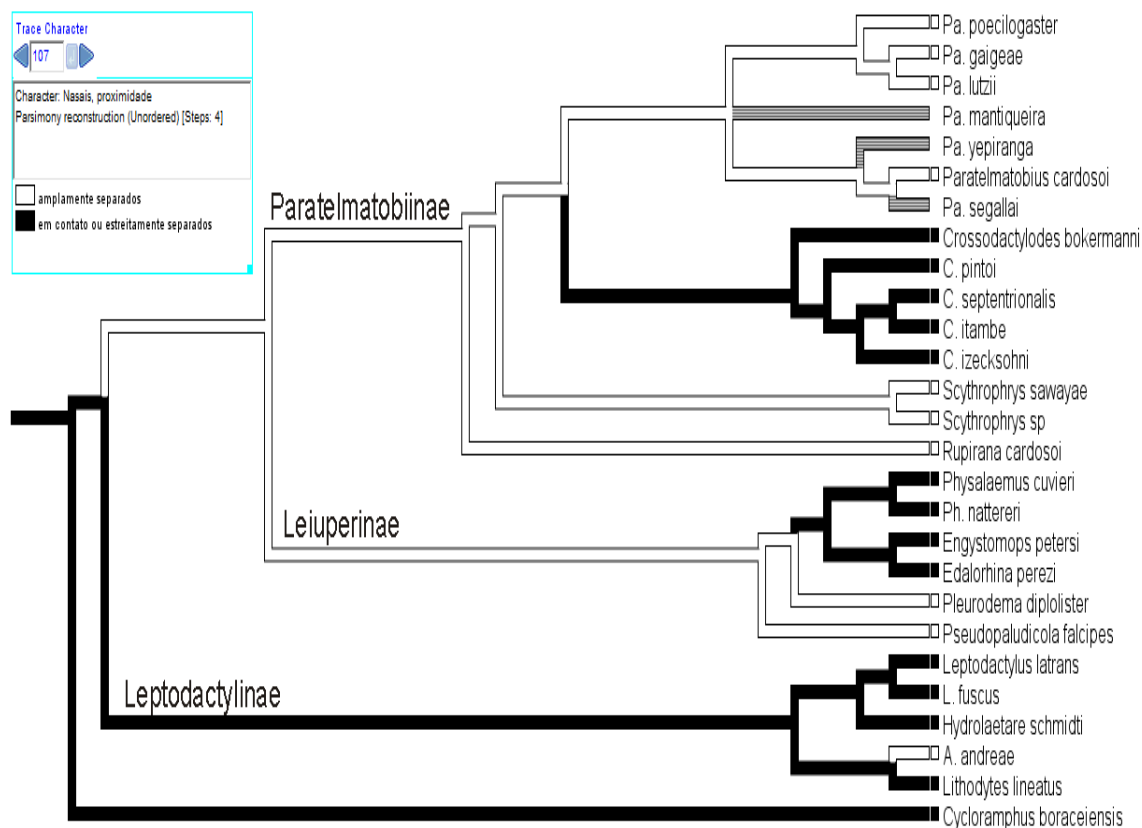


Figura 46. Otimização do caráter 107, proximidade entre os nasais. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Columela (Figura 47)

A ausência de columela apontada por Lynch (1971) e recuperada por Santos et al. (2020b) também foi importante em nossa análise, embora não seja uma sinapomorfia não homoplástica. Ver comentários do caráter 7 e 127.

A presença de columela é uma plesiomorfia em Leptodactylidae. A perda dessa estrutura ocorre apenas em *Crossodactylodes* (sinapomorfia putativa homoplástica) e convergentemente em *Paratelmatoibius lutzii*.

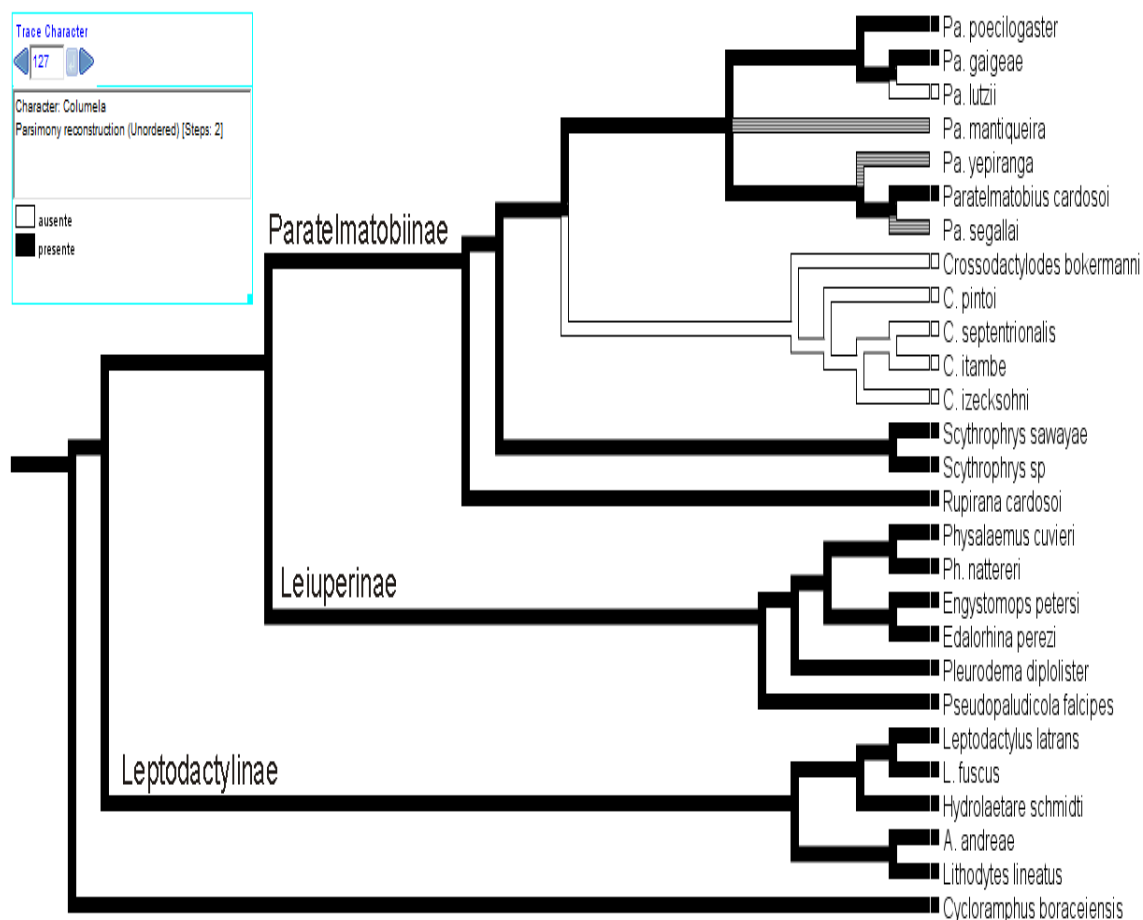


Figura 47. Otimização do caráter 127, columela. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Dedos, formato das falanges terminais (Figura 48)

Falanges terminais em formato de “Y” foram apontadas por Lynch como característica distintiva de *Crossodactylodes pintoii*. Em *C. izecksohni* as falanges tem forma semelhante (codificação ligeiramente diferente, falanges em forma de “T”) como observado por Verdade (2005). Lynch ainda sugere que o tamanho das projeções laterais está relacionado à presença de dedos com extremidades dilatadas (discos). Aqui confirmamos essa observação com *Lithodytes lineatus*, que embora tenha falange terminal em formato de T, não apresenta expansão distal do dígito. A codificação do tamanho das projeções laterais como um caráter seria uma repetição (peso) do caráter que avalia a presença de discos.

A falange distal dos dedos em formato de maçaneta é uma plesiomorfia de Leptodactylidae. Em *Crossodactylodes* há a mudança para uma falange em forma de T, sinapomorfia putativa homoplástica. Convergentemente a mesma mudança ocorre em *Lithodytes lineatus*.

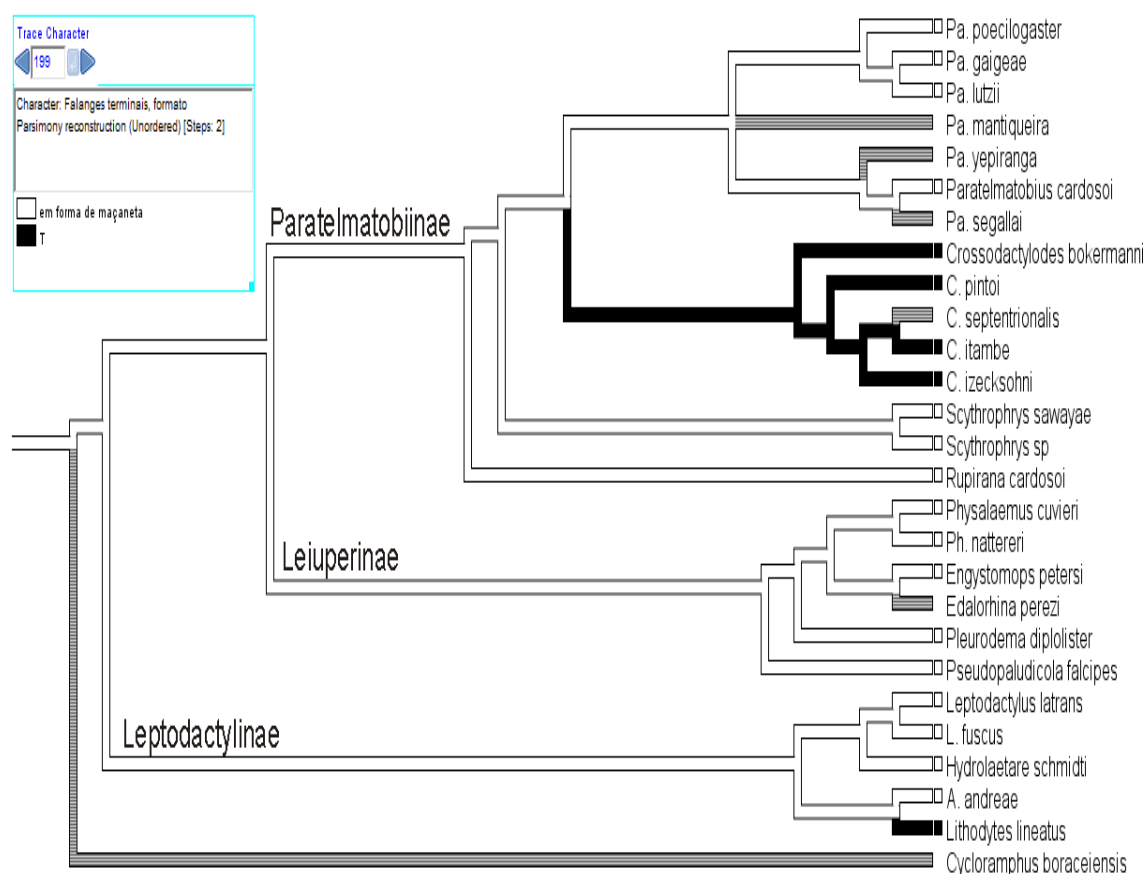


Figura 48. Otimização do caráter 199, formato das falanges terminais dos dedos. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

(C. pinto (C. izecksohni, (C. itambe, C. septentrionalis)))

Santos et al. (2020b) propuseram o agrupamento de *C. pinto* a *C. izecksohni*, *C. itambe* e *C. septentrionalis*, baseado em sua análise de evidência total com alto suporte (Jackknife 100%). Entretanto comenta que as relações dentro desse grupo não foram totalmente resolutivas (*C. pinto*, *C. izecksohni* (*C. itambe*, *C. septentrionalis*)), provavelmente devido a pequena matriz morfológica e a grande quantidade de dados faltantes

em *C. pintoi* (não disponível para análises moleculares). Neste trabalho, recuperamos o clado com melhor resolução, embora suporte ligeiramente menor (92%/3), e o posicionamento basal de *C. pintoi* é uma proposição nova. Em Santos et al. (2020b) esse clado é suportado por três sinapomorfias: ausência de fenda vocal, ausência de prega dorsolateral e textura da pele dos machos grosseiramente granular. Destas, foram recuperadas duas no presente trabalho, a ausência de saco vocal e a textura da pele dorsal e adicionada a ausência de dentes vomerianos. Ainda assim, todas as três sinapomorfias putativas sugeridas aqui são homoplásticas.

Saco vocal (Figura 49)

O saco vocal foi uma característica considerada como presente em *C. pintoi* por Lynch (1971). Santos et al. (2020b) contradizem essa proposição não encontrando saco vocal nessa espécie. O mesmo ocorre com a observação de Verdade (2005) para *C. izecksohni*, reavaliada por Santos et al. (2020b) propondo a ausência da estrutura. Na análise das espécies do presente trabalho, concordamos com as proposições de Santos et al. (2020), de forma que a única espécie do gênero com essa estrutura foi *C. bokermanni* (não foi possível a análise de *C. pintoi* por falta de material).

A presença de saco vocal é uma plesiomorfia de Leptodactylidae, com mudança para ausência no grupo (*C. pintoi* (*C. izecksohni*, (*C. itambe*, *C. septentrionalis*))) e convergentemente no grupo ((*P. lutzii*, *P. gaigeae*) *P. poecilogaster*).

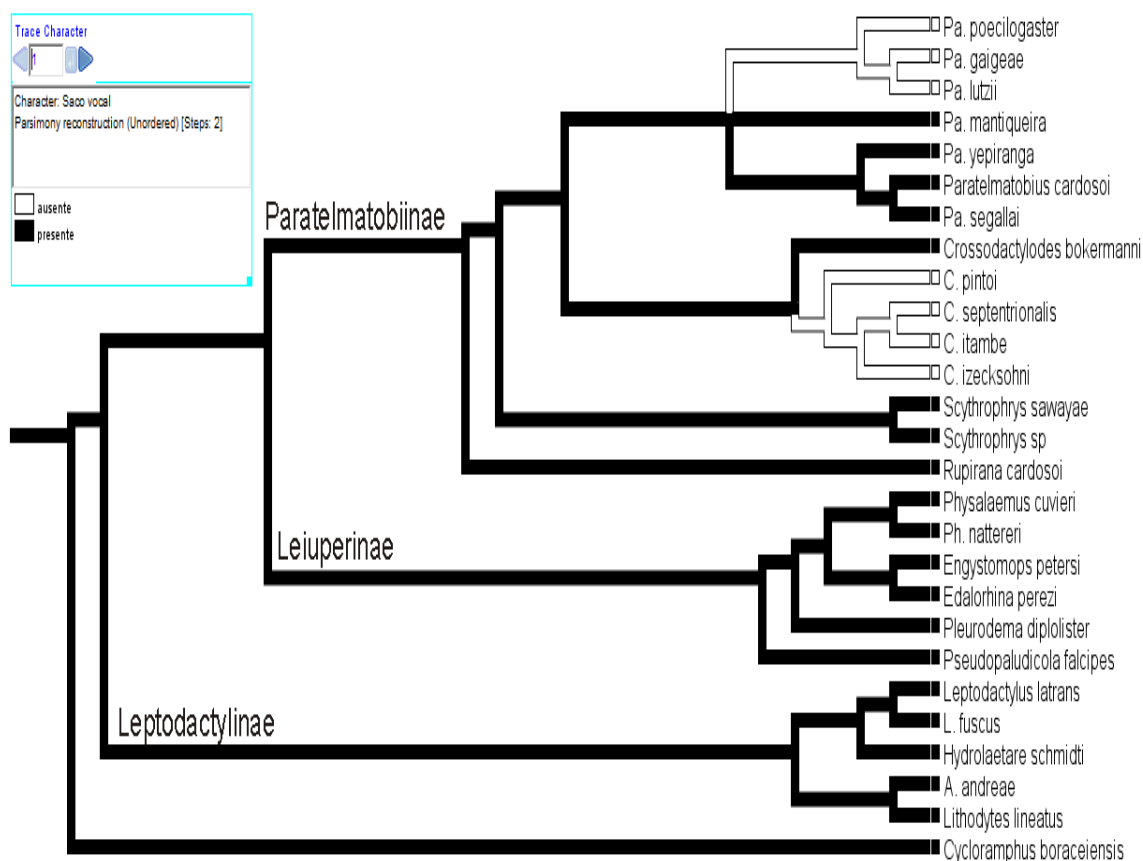


Figura 49. Otimização do caráter 1, saco vocal. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Textura da pele dorsal (Figura 50)

Santos et al. (2020b) considera a textura grosseiramente granulosa (embora esse estado seja subjetivo) como uma sinapomorfia de (*C. pinto* (*C. izecksohni*, (*C. itambe*, *C. septentrionalis*))). Aqui se discorda parcialmente quanto à pele de *Rupirana cardosoi*, considerada chagrém (couro granuloso) por Santos et al. (2020b). A concordância estaria relacionada a que ambas as peles seriam granulosas se diferenciando talvez pelo tamanho dos grânulos. O tamanho dos grânulos deveria ser considerado uma variável independente e, portanto, um caráter distinto nesta análise (já que essa aparenta ser a proposição de Santos et al. 2020b). Aqui, a proposição está mais relacionada à frequência com que os grânulos aparecem (abundância). Tanto a pele de *Crossodactylodes* (exceto *C. bokermanni*) quanto à

de *Rupirana* foram encontradas predominantemente granulosa neste trabalho. Dessa forma, recuperamos essa característica como sinapomorfia homoplástica.

A história evolutiva desta característica é bastante incerta tendo múltiplas aparições ao longo dos Leptodactylidae estudados. Em Paratelmatobiinae a pele lisa está presente desde a base em (*Scythrophrys*, (*Crossodactylodes*, *Paratelmatobius*)) com mudança para pele granulosa em (*C. pintoi* (*C. izecksohni*, (*C. itambe*, *C. septentrionalis*))) e convergência com *Rupirana*. Em Leiuperinae a reconstrução também é incerta e a pele granulosa pode ter surgido independentemente em *Pleurodema diplolister* e no clado *Engystomops petersi* + *Edalorhina perezii*. Em Leptodactylinae o estado ancestral também é incerto, e a única espécie analisada de pele granulosa é *Lithodytes lineatus*.

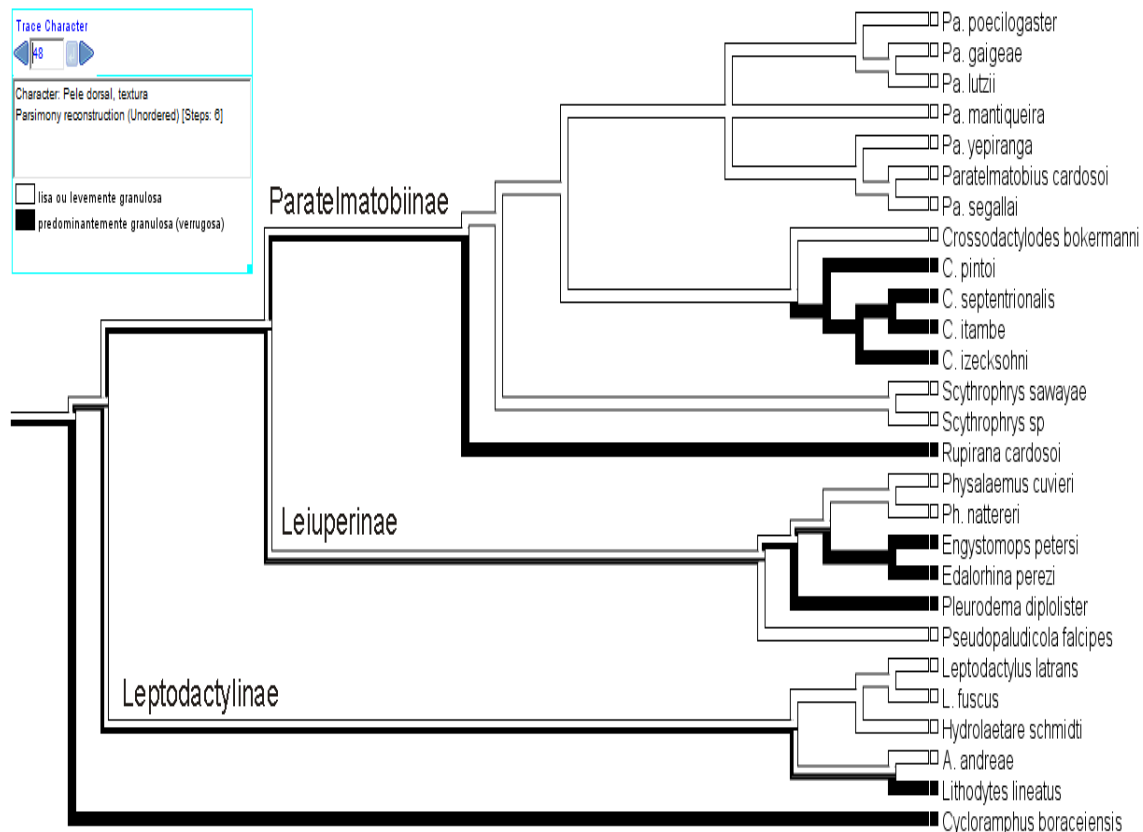


Figura 50. Otimização do caráter 48, textura da pele dorsal. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Dentes vomerianos (Figura 51)

Os dentes vomerianos estão geralmente associados à captura de presas (Duellman & Trueb 1994). A ausência dessas estruturas foi apontada por Lynch (1971) em *C. pintoi*, Verdade (2005) em *C. izecksohni* e Barata et al. (2013) em *C. itambe*. No estudo de Teixeira et al. (2013) há a caracterização de *C. septentrionalis* e *C. bokermanni*, que apresentam dentes nessa região.

Dentes vomerianos são uma plesiomorfia de Leptodactylidae, Leptodactylinae e Paratelmatobiinae. Em Paratelmatobiinae há mudança para ausência de dentes em (*C. pintoi* (*C. izecksohni*, (*C. itambe*, *C. septentrionalis*))) (sinapomorfia putativa homoplástica), com reversão em *C. septentrionalis*. A ausência de dentes ocorre convergentemente em *Physalaemus*, *Engystomops petersi* e *Pseudopaludicola falcipes*.

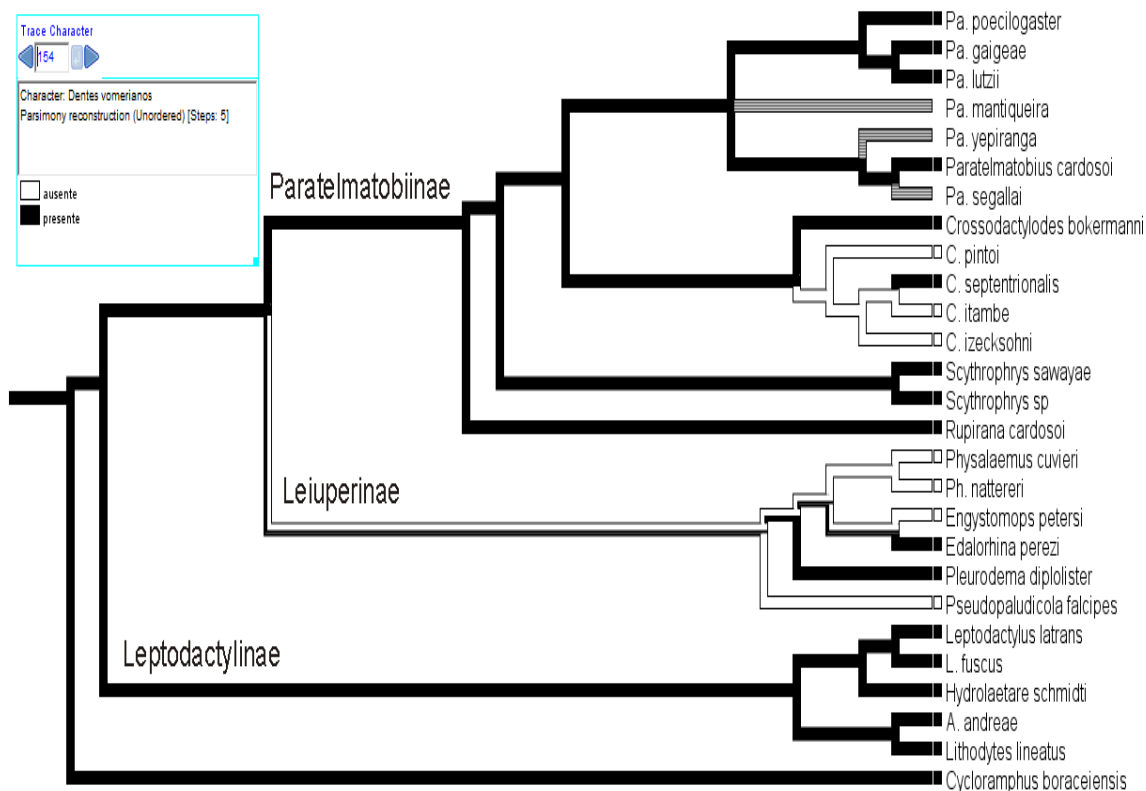


Figura 51. Otimização do caráter 154, dentes vomerianos. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

(*C. izecksohni*, (*C. itambe*, *C. septentrionalis*))

Santos et al. (2020a, b) recuperam esse clado com alto suporte tanto em análises moleculares, quanto de evidência total (100% probabilidade posterior e Jackknife e 98% máxima verossimilhança). Neste trabalho, o grupo foi recuperado com suporte menor 64%/1.

Em Santos (2020b) as sinapomorfias putativas que agrupam essas espécies são as mesmas que as agrupam com *C. pinto* (já que a politomia está na base do clado): ausência de fenda vocal, ausência de prega dorsolateral e textura da pele dos machos grosseiramente granular. Aqui foi encontrada apenas uma sinapomorfia putativa para o agrupamento.

Pterigoide, ramo anterior, região de articulação com a maxila em relação a fenestra óptica (Figura 52)

Gomes (1988) sugere que o ramo anterior do pterigoide é alongado (se estende até as proximidades do palatino) em *C. bokermanni* e *C. izecksohni*. No presente trabalho o referencial para se avaliar a proporção do comprimento foi mudado para a fenestra óptica.

O ramo anterior do pterigoide está alinhado a fenestra óptica em Leptodactylidae e é uma plesiomorfia do grupo. Em *Crossodactylodes*, *C. bokermanni* e *C. pintoi* continuam com o estado plesiomórfico e em (*C. izecksohni*, (*C. itambe*, *C. septentrionalis*)) o ramo se estende para além da fenestra. Esse alongamento proporcional é uma sinapomorfia putativa não homoplástica do clado.

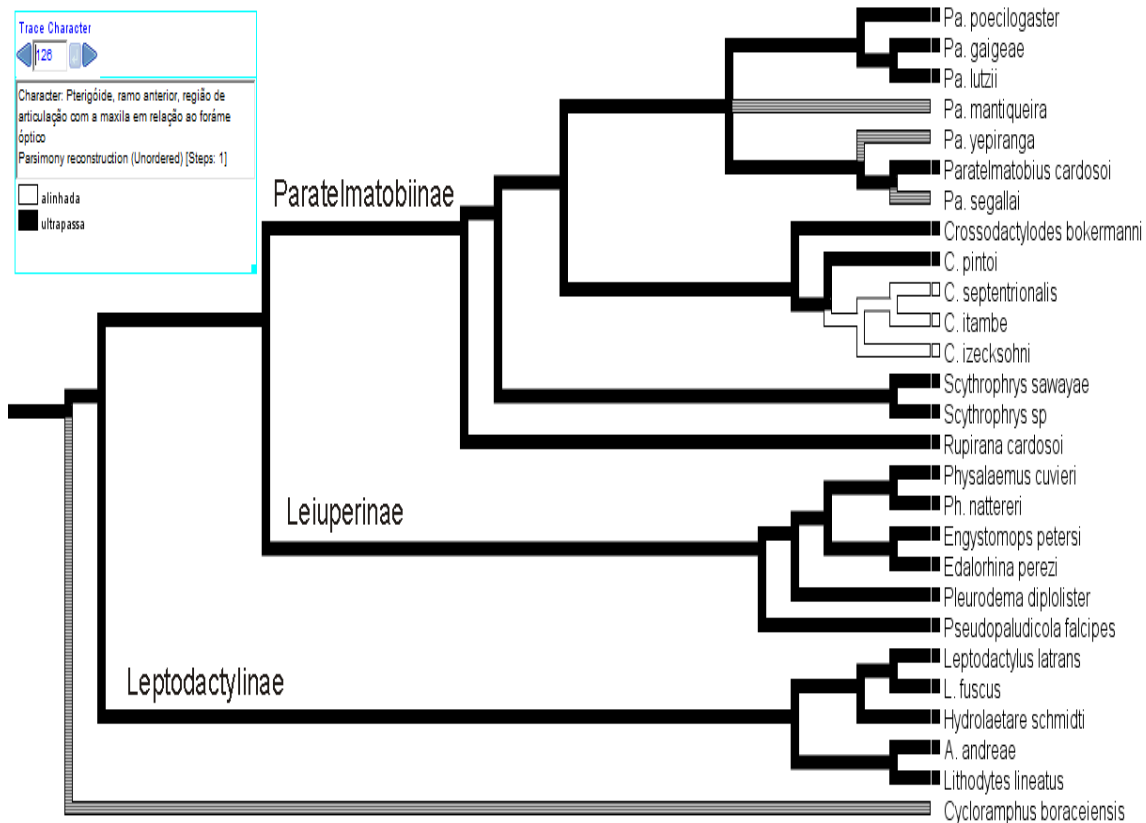


Figura 52. Otimização do caráter 126, pterigoide, ramo anterior, região de articulação com a maxila em relação ao fenestra óptica. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

(C. itambe, C. septentrionalis)

Esse agrupamento também foi recuperado por Santos et al. (2020b) tanto análise molecular quanto evidência total com alto suporte de probabilidade superior (100%), médio de máxima verossimilhança (82%) e de médio a alto de Jackknife (66-86%). Aqui, o clado foi recuperado com 64%/1.

A sinapomorfia putativa apontada em Santos et al. (2020) foi o tamanho longo do ramo zigomático do esquamosal (ultrapassando a fenestra óptica). No presente trabalho, essa característica foi polimórfica em *C. itambe* e, portanto, a sinapomorfia não recuperada. Outra sinapomorfia putativa foi proposta, pele ventral da coxa lisa.

Pele ventral da coxa, textura (Figura 53)

A pele ventral da coxa tem estado indefinido na base de Paratelmatobiinae. A textura granulosa pode ser tanto uma sinapomorfia quanto plesiomorfia em (*Scythrophrys*, (*Paratelmatobius*, *Crossodactylodes*)) e é o estado presente desde a base do grupo. Em *P. gaigeae* + *P. lutzii* e *C. septentrionalis* e *C. pintoii* há convergentemente a mudança de estado para textura lisa. Esse estado aparece também em *Rupirana cardosoi*, ainda em Paratelmatobiinae, e *Hydrolaetare schmidti* e *Lithodytes lineatus* em Leptodactylinae.

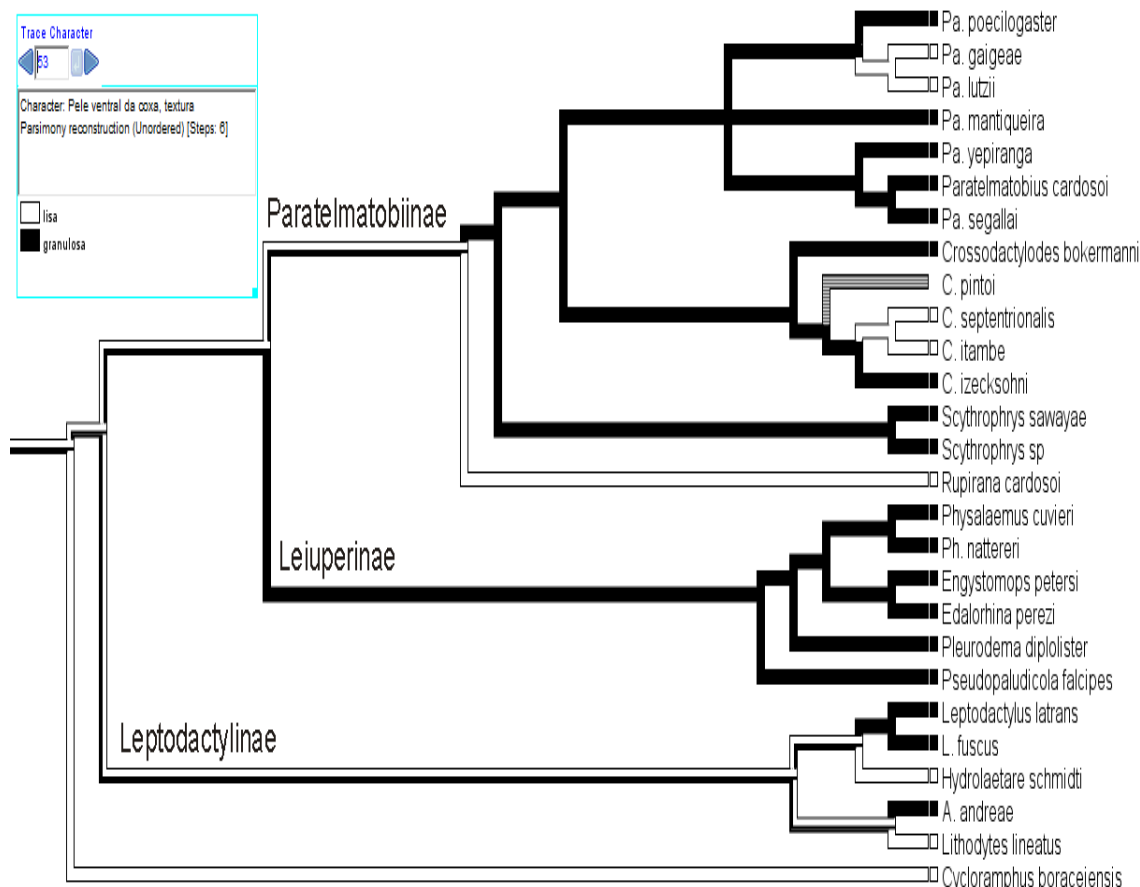


Figura 53. Otimização do caráter 53, pele ventral da coxa, textura. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Paratelmatobius (*P. mantiqueira*, (*P. poecilogaster* (*P. gaigeae*, *P. lutzii*)), (*P. yepiranga* (*P. cardosoi*, *P. segallai*)))

Desde os primeiros estudos filogenéticos realizados com mais de uma espécie de *Paratelmatobius* o gênero é encontrado monofilético, bem suportado (93-100% em diferentes tipos de suportes) e com a seguinte configuração (*P. cardosoi* (*P. gaigeae*, *P. poecilogaster*)) (Lourenço et al. 2008, Pyron & Wiens 2011, Fouquet et al. 2013, Santos et al. 2020b). Neste trabalho também recuperamos o monofilismo do gênero com alto suporte (98%/5). Infelizmente, nem todas as relações em *Paratelmatobius* foram resolvidas, com uma tritomia na base do clado. A análise não foi capaz de reconstruir o parentesco de *P. mantiqueira*. Dentre as espécies com dados faltantes, *P. mantiqueira* é uma das principais, com apenas

dados de morfologia externa e história natural que puderam ser codificados. Muito provavelmente o excesso de dados faltantes, tanto morfológicos quanto moleculares, impossibilitou um posicionamento preciso da espécie. Como apenas os exemplares da série tipo são conhecidos, não foram obtidos espécimes para o processo de diafanização.

Santos et al. (2020b) sugerem como sinapomorfia putativa do grupo a presença de coloração clara e contrastante na pele da barriga. Neste trabalho, essa coloração foi recuperada como sinapomorfia homoplástica para o gênero.

Calosidade nupcial, extensão sobre a falange (Figura 54)

Rodrigues (2016) já havia apontado a diversidade de cobertura sobre a falange como tendo potencial sinal filogenético para Paratelmatoibiinae, embora os estados sejam homoplásticos com diversas espécies em Leiuperinae. Não se sabe as motivações das diferenças de extensão dessa cobertura.

A calosidade nupcial com cobertura de toda a falange proximal não pode ser definida como sinapomorfia ou plesiomorfia em Paratelmatoibiinae devido a ambiguidade ancestral. Mas esse é o estado de praticamente todo o clado exceto *Paratelmatobius*. Em *Paratelmatobius* há uma mudança para cobertura da falange distal sendo essa uma sinapomorfia putativa homoplástica do grupo. Em *P. lutzii* há a reversão para a cobertura apenas da falange proximal. A cobertura da falange distal é encontrada convergentemente também em *Edalorhina perezi* e *Pleurodema diplolister*.

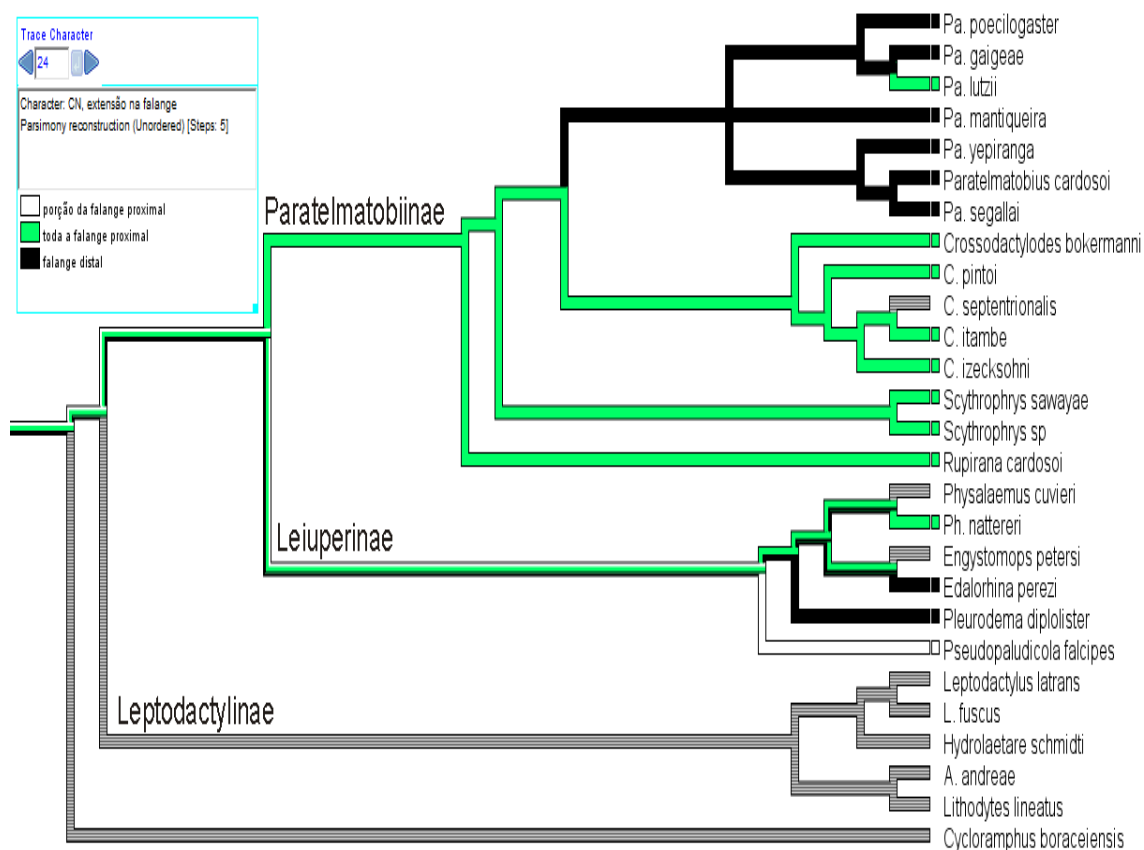


Figura 54. Otimização do caráter 24, calosidade nupcial, extensão sobre a falange. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Glândula inframandibular (Figura 55)

Esse tipo glandular nunca foi observado anteriormente para o gênero. Na dissecação dos espécimes foi observado que na região do tubérculo mandibular há a presença de glândulas e aparentemente é o seu maior número e agrupamento que formam essa estrutura. Essa correlação está de acordo com a literatura (Pombal & Haddad 1999), exceto para *P. gaigeae* descrito como possuidor de um tubérculo mandibular fracamente desenvolvido (Pombal & Haddad 1999), porém nessa espécie não foram encontradas glândulas na região no presente trabalho. Santos et al. (2020b) apontam a ausência de tubérculo mandibular nessa espécie, estando mais próximos da observação feita aqui.

A ausência de glândulas inframandibulares é uma plesiomorfia de Leptodactylidae que permanece em Paratelmatoibiinae. Em *Paratelmatobius* há mudança de estado para presença de glândulas com reversão em *P. gaigeae*. A presença de glândulas ocorre independentemente em *Engystomops petersi* e *Lithodytes lineatus*.

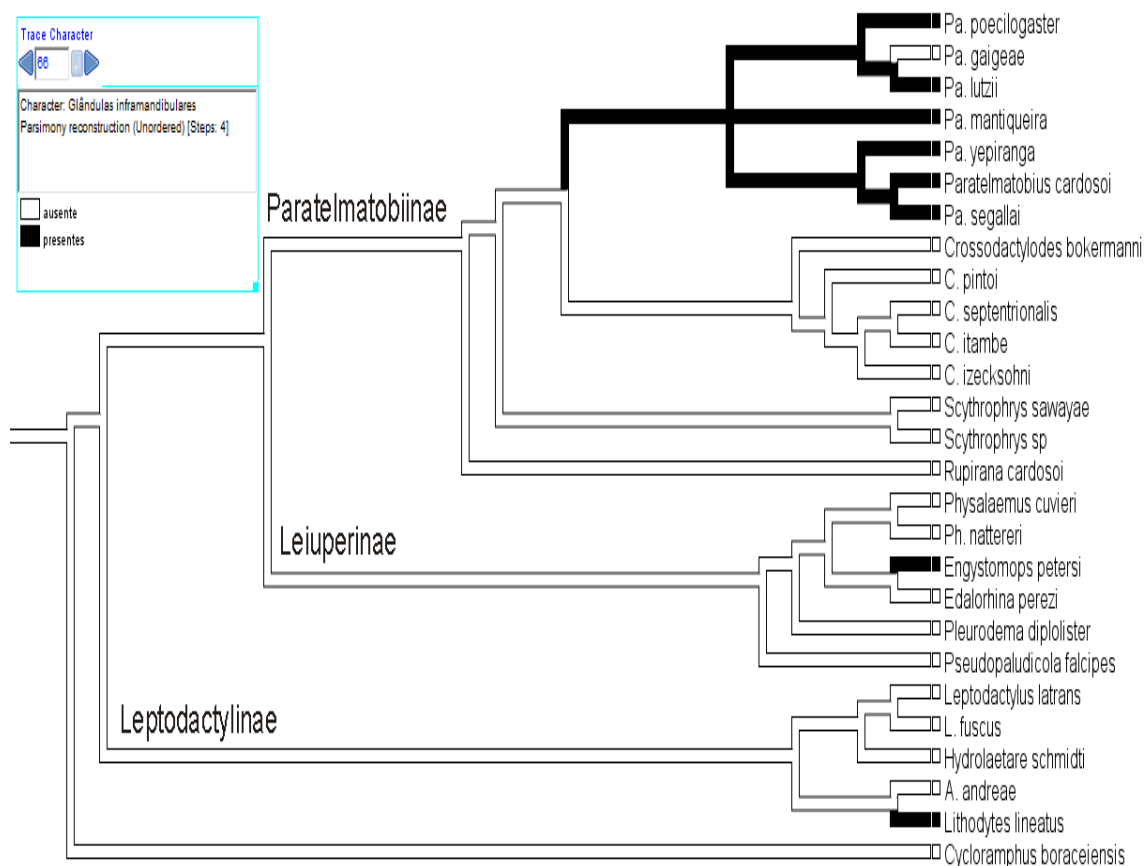


Figura 55. Otimização do caráter 66, glândula inframandibular. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Abdome, pigmentação de contraste (Figura 56)

A pigmentação geral e a de contraste do abdome foram revistas por meio de exemplares vivos e ilustrações para as espécies até então conhecidas por Pombal & Haddad (1999). Pode estar associada a comportamentos de defesa (exposição) e toxinas (Duellman & Trueb 1994). Foi proposta como caráter por Santos et al. (2020b) que apontou a característica

como sinapomorfia de *Paratelmatoebius*. No presente trabalho devido ao grupo externo mais extenso, a sinapomorfia foi homoplástica.

A ausência de pigmentação de contraste é uma plesiomorfia de Leptodactylidae e assim permanece em Paratelmatoebinae. Em *Paratelmatoebius* a mudança para pigmentação contrastante é uma sinapomorfia putativa homoplástica com surgimento independente em *Edalorhina perezii*.

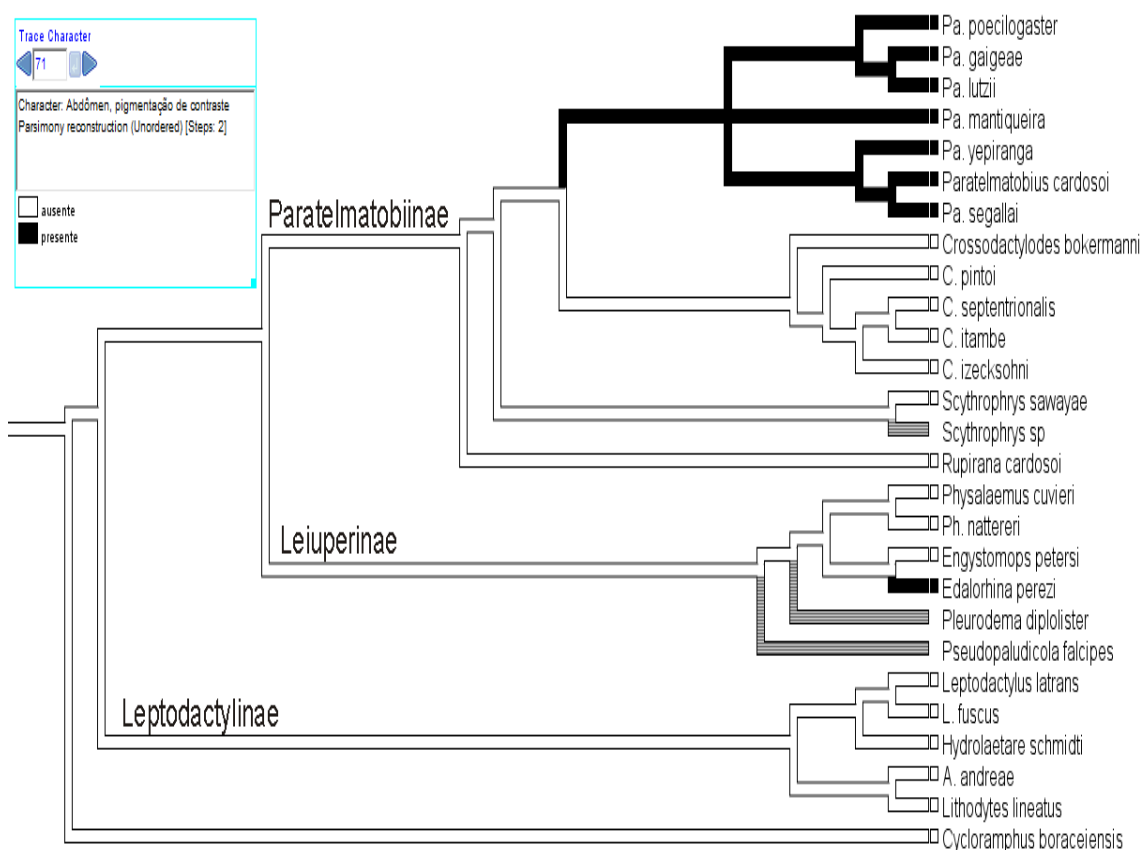


Figura 56. Otimização do caráter 71, abdome, pigmentação de contraste. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Vômer, contato com neopalatinos (Figura 57)

Verdade (2005) aponta que vômer e palatinos em *P. cardosoi* não estão em contato, já que este último se encontra ausente nessa espécie. Essa observação não foi corroborada aqui e

além da identificação do palatino, seu contato com o vômer foi codificado. Nas ilustrações de Lynch (1971) é possível se notar esse contato em *P. lutzii*.

A presença do contato vômer/neopalatino é uma plesiomorfia de Leptodactylidae caracterizando todos Leptodactylinae analisados e *Cycloramphus boraceiensis*. Em Leiuperinae + Paratelmatoibiinae a ausência é uma sinapomorfia putativa para o clado. A reversão para o contato em *Paratelmatobius* é uma sinapomorfia putativa homoplástica para o gênero, convergência com Leptodactylinae.

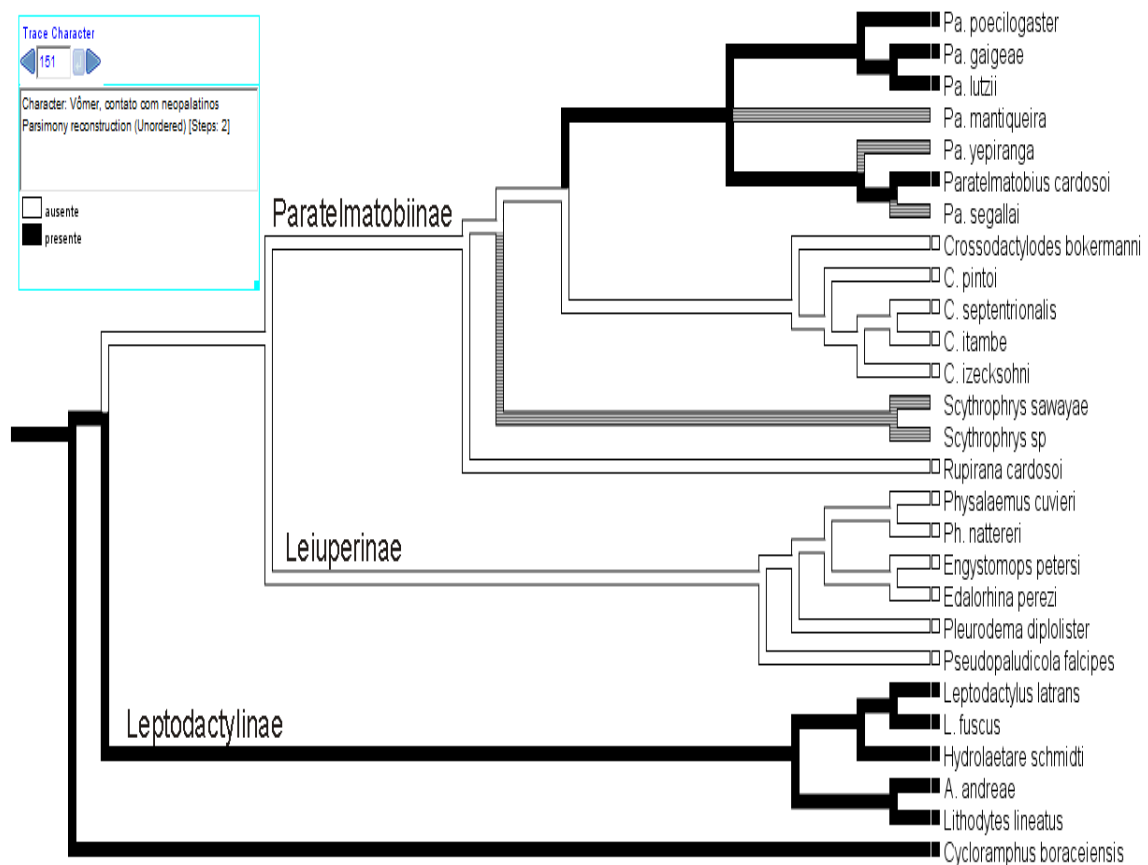


Figura 57. Otimização do caráter 151, vômer, contato com neopalatinos. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Número de elementos distais do pré-pólex (Figura 58)

O número de elementos prepolicais de *P. lutzii* pode ser visto nas ilustrações de Lynch (1971) e contabilizam dois. Verdade (2005) aponta o mesmo número para *P. cardosoi* e *Scythrophrys* sp. Neste trabalho foram corroboradas as observações de Lynch e Verdade para *Paratelmatoebius*, mas não a de Verdade para *Scythrophrys*. Para esse último gênero o número de elementos encontrado foi três, sendo que os elementos distais podem estar fusionados (provavelmente por isso a discordância com Verdade 2005).

Em Leptodactylidae a presença de três elementos distais (quatro totais) é uma plesiomorfia. No clado Leiuperinae + Paratelmatoebiinae há a mudança para dois elementos (sinapomorfia putativa não homoplástica) e reversão (novamente para três) em Leiuperinae em *Edalorhina perezii* e *Pleurodema diplolister*. Em *Paratelmatoebius* ocorre outra mudança reduzindo mais um elemento (sinapomorfia putativa não homoplástica).

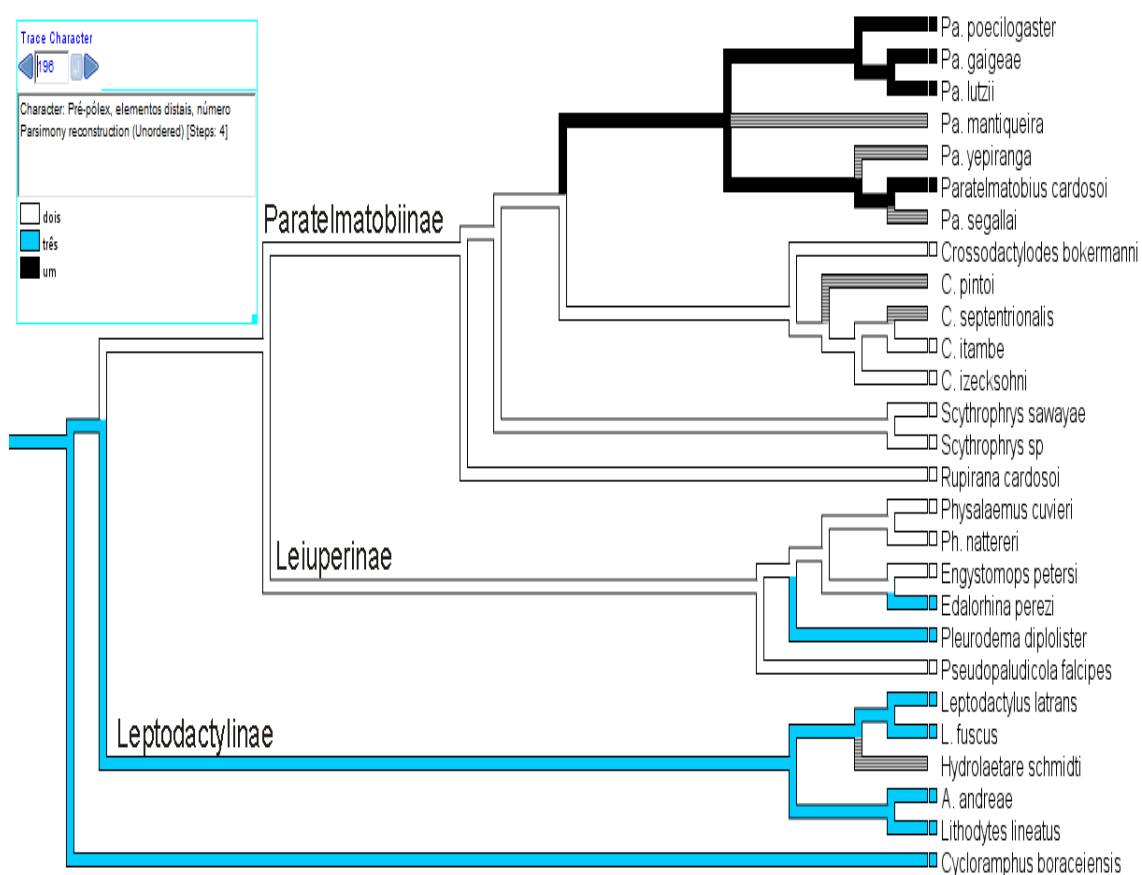


Figura 58. Otimização do caráter 196, número de elementos distais do pré-polex. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Úmero, crista paraventral (Figura 59)

A função da crista paraventral ainda não é bem definida. Como está associada ao desenvolvimento da crista ventral, imagina-se que sirva também para o aumento de área para inserção muscular. Essa característica ainda não havia sido comentada em Paratelmatoibiinae.

A ausência de crista paraventral é uma plesiomorfia de Leptodactylidae. Sua presença ocorre independentemente por três vezes nas espécies estudadas: em *Paratelmatobius* (os diferindo dos demais Paratelmatoibiinae), em *Physalaemus nattereri* e em *Hydrolaetare Schmidt* + *Leptodactylus*.

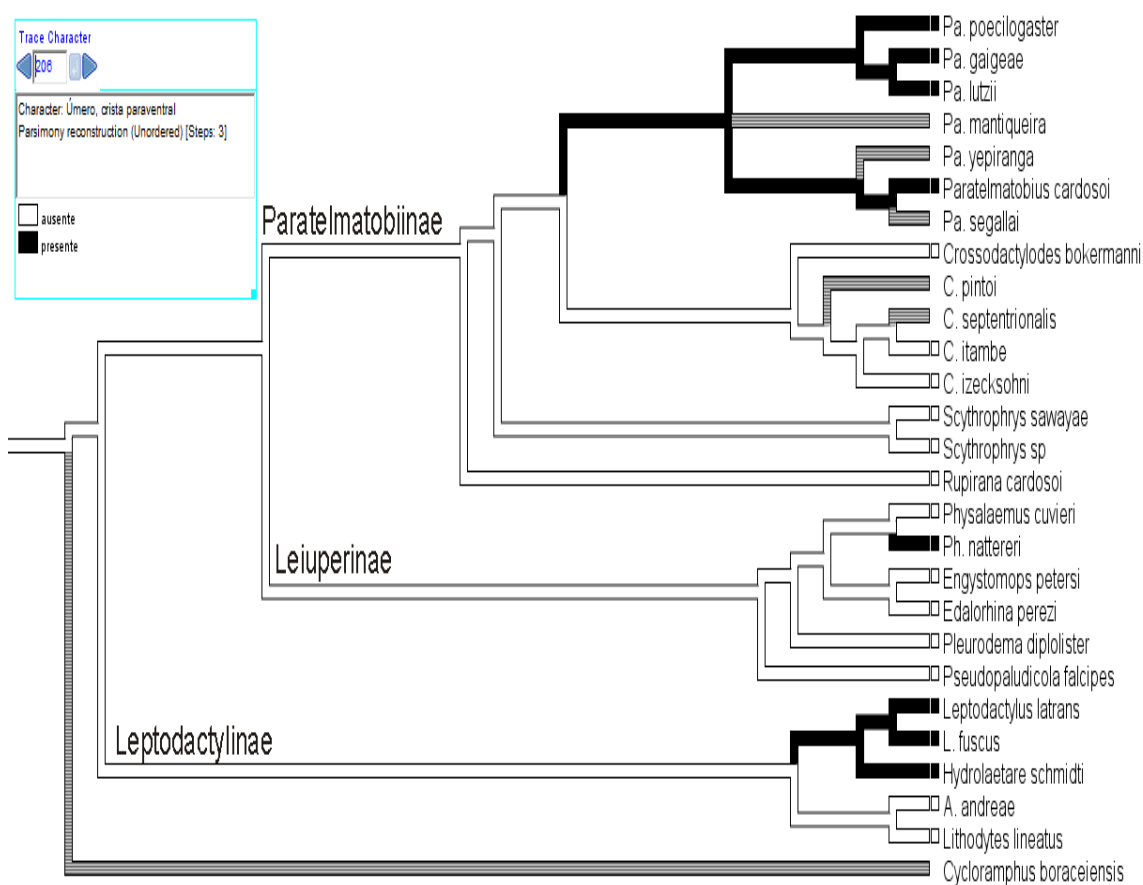


Figura 59. Otimização do caráter 206, úmero, crista paraventral. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

(P. poecilogaster (P. gaigae, P. lutzii))

O primeiro agrupamento dessas espécies foi feito por Pombal & Haddad (1999). Baseado em semelhanças morfológicas dividiram os *Paratelmatoobius* até então conhecidos em dois grupos. O grupo *P. lutzii* composto por *P. lutzii*, *P. poecilogaster* e provavelmente *P. gaigae*. E o grupo *P. cardosoi* composto por *P. cardosoi* e *P. mantiqueira*. O grupo *P. lutzii* foi definido pelas seguintes características: ausência de fenda vocal, cabeça achatada, prega dorsolateral bem desenvolvida, primeiro dedo não mais longo que o segundo (menor ou igual) e parte interna do primeiro artelho com fímbria ou membrana. Santos et al. (2020b) testam quase todos esses caracteres (exceto o achatamento da cabeça) em sua análise de evidência total, mas não os recupera como filogeneticamente importantes nesse grupo específico (exceto fenda vocal, apontado como sinapomorfia putativa homoplástica). Entretanto a análise de Santos et al. (2020b) não incluiu *P. lutzii*, recuperando o grupo apenas parcialmente (*P. poecilogaster* e *P. gaigae*) com uma sinapomorfia morfológica e alto suporte (100% probabilidade posterior e Jackknife). O grupo *P. lutzii* (exceto *P. lutzii*) também havia sido recuperado com alto suporte (100% probabilidade posterior) em Santos et al. (2019).

Em outro trabalho, Santos et al. (2020a) realizam uma análise mais completa em termos de espécies amostradas (embora *P. lutzii* novamente não esteja incluído) e encontram o agrupamento *P. poecilogaster* + *P. gaigae* com alto suporte (100% de probabilidade posterior e verossimilhança).

Neste trabalho testamos os relacionamentos filogenéticos de *P. lutzii* e recuperamos a espécie pertencendo ao grupo que leva seu nome. O grupo, entretanto, teve baixo suporte (58%/2).

Saco vocal (Figura 49)

Ver comentário e figura sobre saco vocal em *Crossodactylodes*. A ausência de saco vocal em *P. lutzii* é apontada como diagnose para a espécie em Lynch (1971). A ausência de saco vocal é uma sinapomorfia putativa homoplástica do grupo *P. lutzii*.

Ânulo timpânico, visibilidade através da pele (Figura 60)

A visibilidade do ânulo timpânico foi codificada por Santos et al. (2020). A ausência de visibilidade não foi recuperada como sinapomorfia para o agrupamento *P. poecilogaster* + *P. gaigae* devido ao mesmo estado estar presente em *Scythrophrys sawayae*. Entretanto, Garcia (1996) para *S. sawayae* e Verdade (2005) para *Scythrophrys* sp. apontam a visibilidade externa da estrutura. No presente trabalho, também foi observada a visibilidade do anel timpânico em *Scythrophrys*.

Não é possível saber se a visibilidade do ânulo timpânico é uma novidade ou não de Leptodactylidae, mas o estado está presente desde as primeiras divergências sendo plesiomorfia de Leptodactylinae, Paratelmatoibiinae e Leiuperinae. Em Paratelmatoibiinae, há a mudança para ausência de visibilidade no grupo *P. lutzii* (sinapomorfia putativa homoplástica) e independentemente em *Physalaemus* e *Pseudopaludicola falcipes* (Leiuperinae) e em *Cycloramphus boraceiensis*.

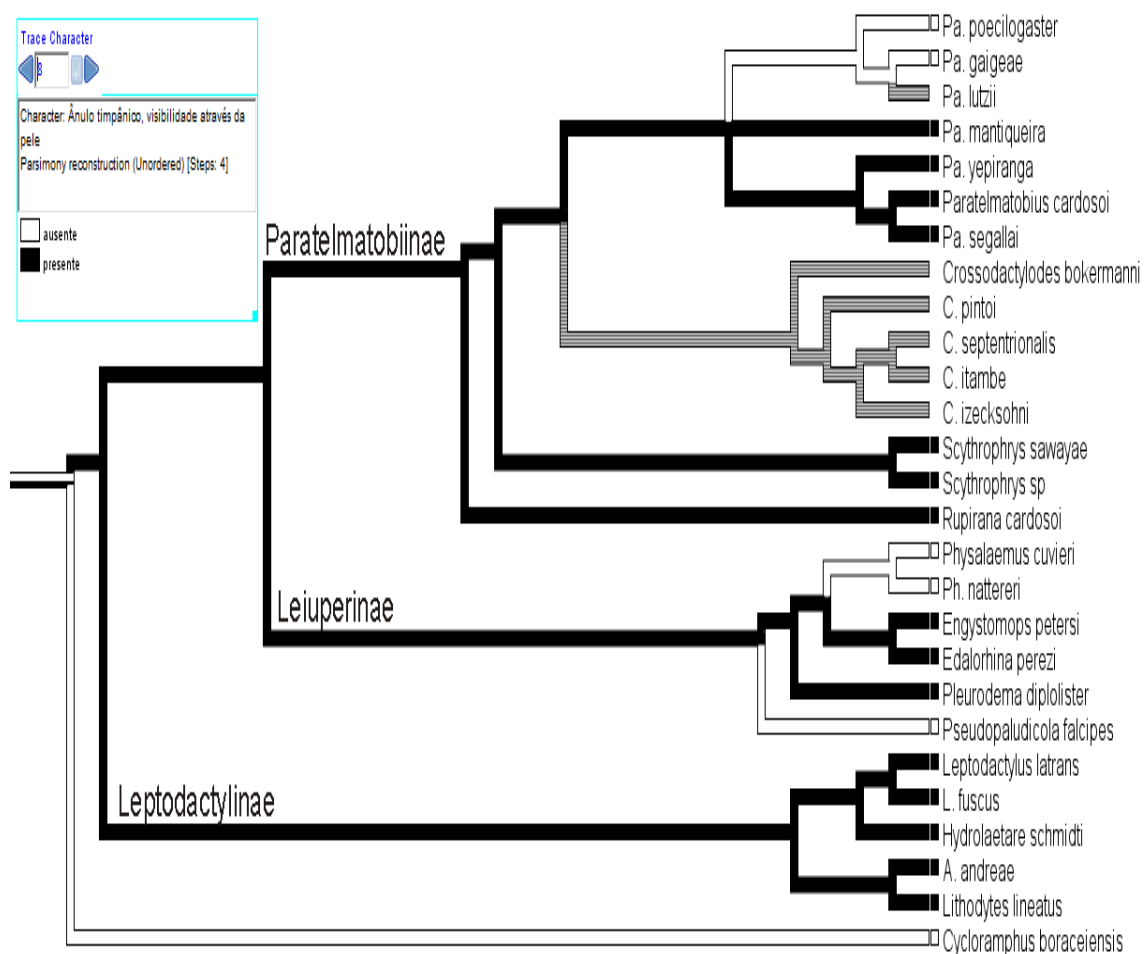


Figura 60. Otimização do caráter 8, ânulo timpânico, visibilidade através da pele. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Calosidade nupcial, divisão (Figura 61)

A divisão da calosidade nupcial em uma parte distal (metacarpo e falanges) e proximal (carpo e metacarpo) já havia sido mencionada como diagnose do grupo *P. lutzii* por Garcia et al. (2009) e encontrada como sinapomorfia putativa homoplástica para o grupo *P. lutzii* por Rodrigues (2016). No presente trabalho, a sinapomorfia foi corroborada.

As otimizações sobre o estado ancestral são ambíguas em Leptodactylidae e todas as subfamílias. Em Paratelmatobiinae *Rupirana* possui calosidade dividida, estado que pode ter

vido adquirido independentemente no grupo *P. lutzii*. Em Leiupeinae a divisão está presente em quase todas as espécies que possuem calosidade nupcial (exceto *Pseudopaludicola*).

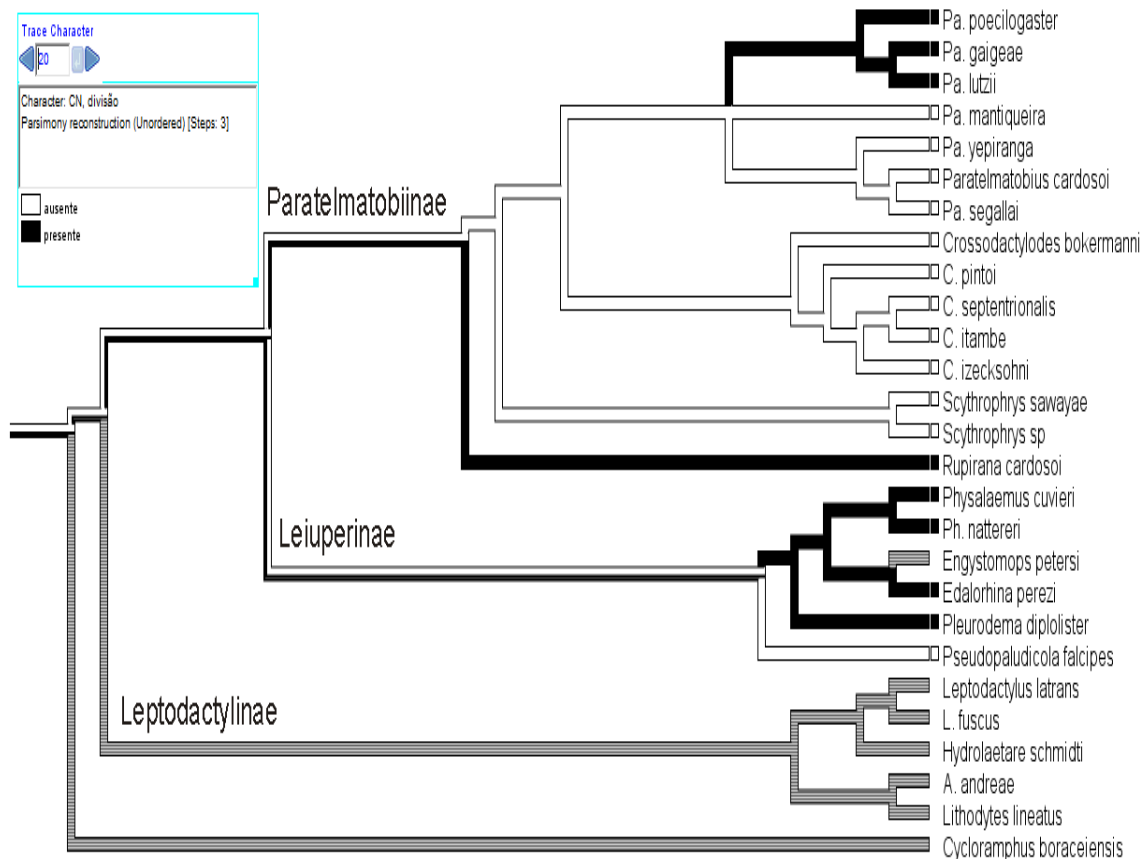


Figura 61. Otimização do caráter 20, calosidade nupcial, divisão. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Macroglândulas inguinais (Figura 62)

Macroglândulas inguinais são agrupamentos de glândulas serosas de um tipo específico, associadas à defesa contra predadores e com estudos mais frequentes em Leiupeinae (Ferraro et al. 2020). Esta é a primeira vez que esse tipo glandular é reconhecido em Paratelmatoibiinae.

A reconstrução do estado ancestral em Leptodactylidae é ambígua. Em Paratelmatoibiinae as macroglândulas inguinais estão presentes em *Rupirana* e grupo *P. lutzii*

podendo ter surgido duas vezes no grupo. A presença de macroglândulas ocorre também em quase todos os Leiperinae (exceto *Pseudopaludicola falcipes*) e *Cycloramphus boraceiensis*.

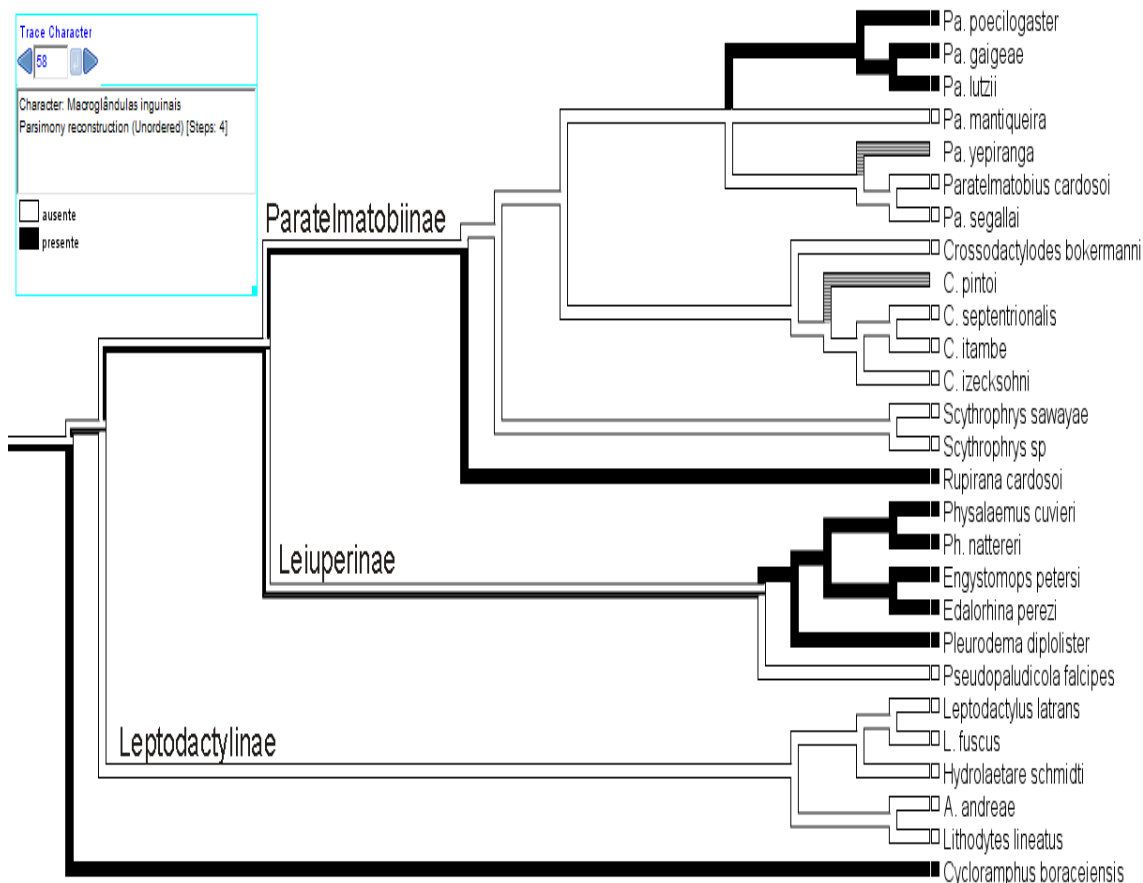


Figura 62. Otimização do caráter 58, macroglândulas inguinais. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Glândula inframandibular, visibilidade externa (tubérculo mandibular) (Figura 63)

Ver comentário de glândulas inframandibulares em *Paratelmatoibius*.

A reconstrução da visibilidade das glândulas inframandibulares é ambígua em Leptodactylidae. No agrupamento Leiperinae + Paratelmatoibiinae há visibilidade desde a

sua base. Em Paratelmatoibiinae apenas no grupo *P. lutzii* não há visibilidade de tubérculo, uma sinapomorfia putativa homoplástica convergente com *Lithodytes lineatus*.

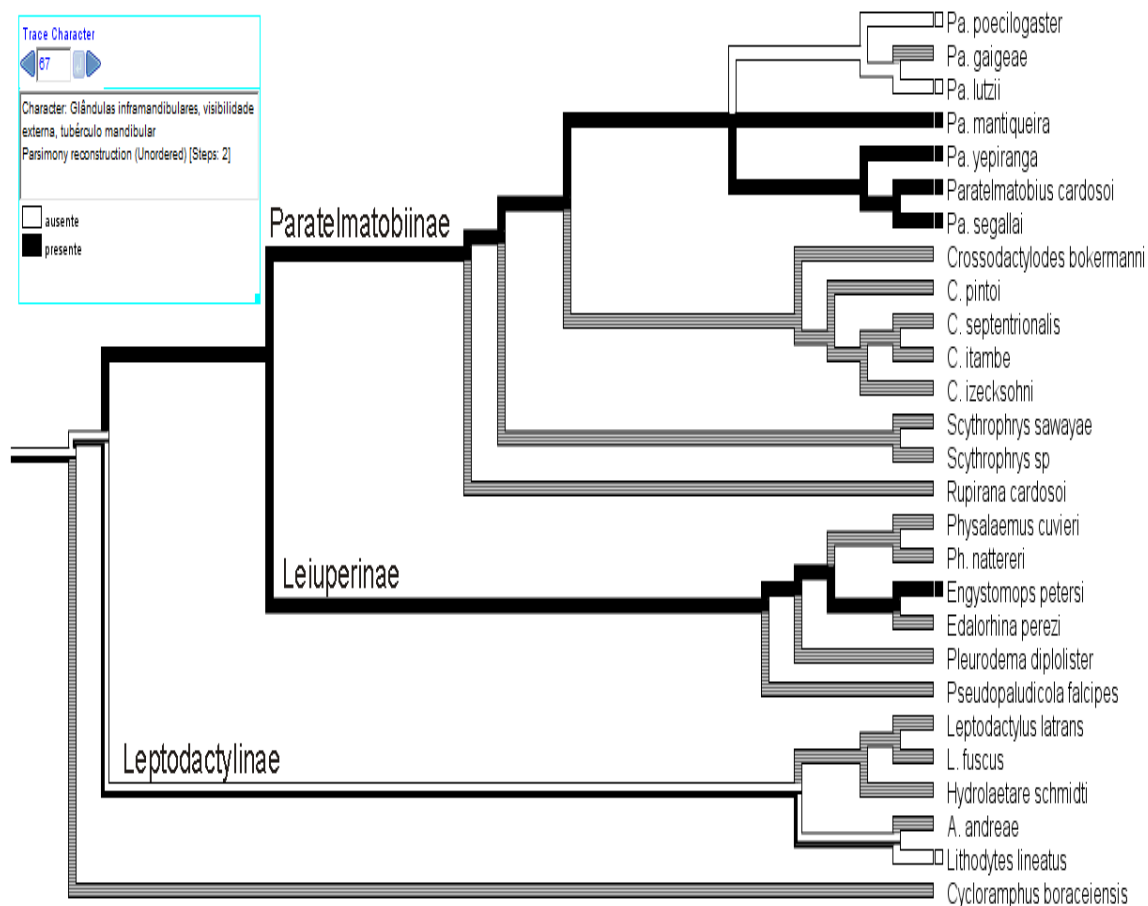


Figura 63. Otimização do caráter 67, glândula inframandibular, visibilidade externa. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

(P. gaigeae, P.lutzii)

Esse agrupamento é uma novidade deste trabalho. *P. lutzii* nunca havia sido incluído numa análise filogenética com abordagens atuais. O agrupamento foi recuperado com baixo suporte (32%/1).

Tubérculos na pálpebra (Figura 64)

Os tubérculos foram observados em Leptodactylidae por Lynch (1971) que menciona sua presença em *Scythrophrys*, mas não em *Paratelmatoobius lutzii*. Foram avaliados como caráter na análise combinada de Santos et al. (2020), entretanto com polimorfismos e múltiplas evoluções convergentes (encontrados também aqui).

A ausência de tubérculos palpebrais (TPs) ocorre desde a base de Leptodactylidae, embora o estado ancestral seja ambíguo. Em Paratelmatoobiinae a presença de TPs é uma sinapomorfia putativa homoplástica de (*Scythrophrys* (*Paratelmatoobius*, *Crossodactylodes*)) convergente com *E. petersi* e *E. perezi* (Leiuperinae) e *H. schmidti* (Leptodactylinae). Em (*P. gaigeae*, *P. lutzii*) há nova mudança para o estado ancestral (ausência), característica que ocorre convergentemente em *P. cardosoi*. Em *Crossodactylodes* (exceto *C. bokermanni*, presente) o caráter é polimórfico.

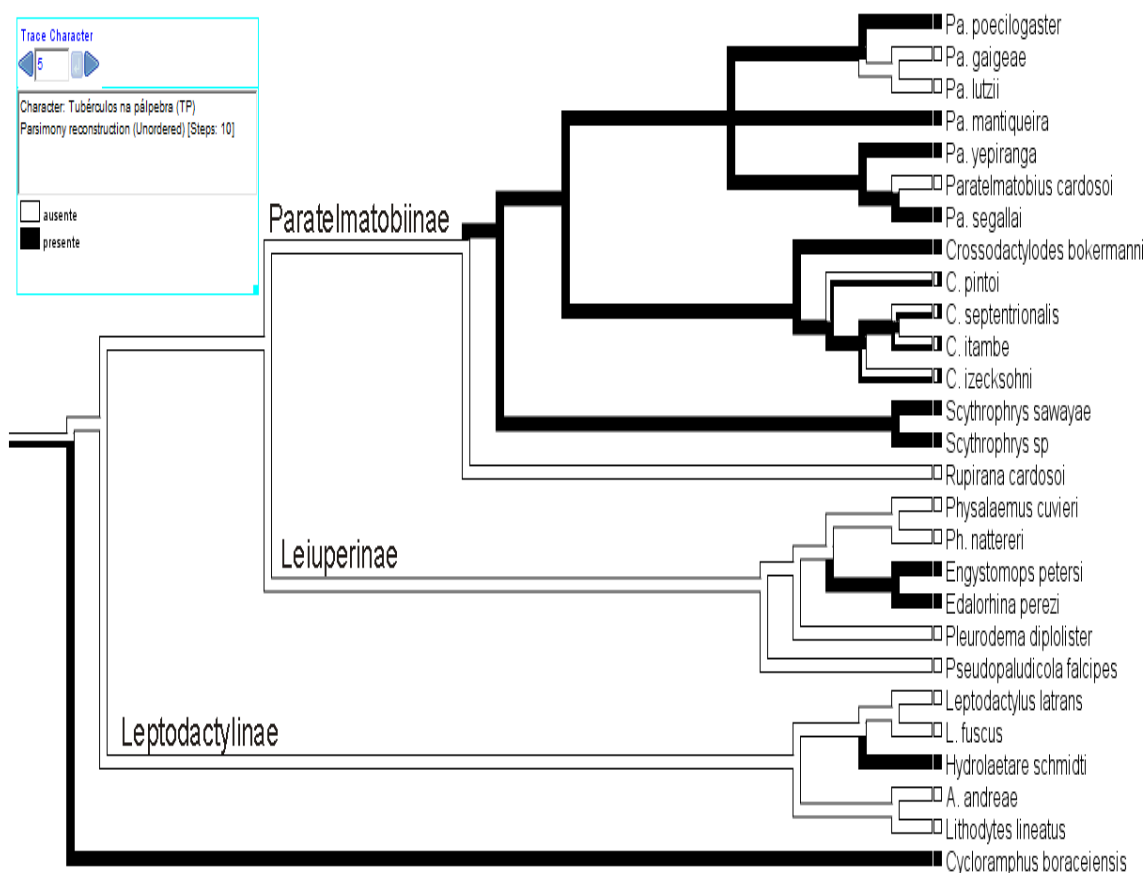


Figura 64. Otimização do caráter 5, tubérculos na pálpebra, visibilidade externa. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Pregas transversais nas tíbias (Figura 65)

As pregas sobre as tíbias foram propostas por Garcia (2009) como caráter para avaliação do posicionamento filogenético de *Paratelmatoobius* e *Scythrophrys* em Leptodactylidae. Garcia aponta que as pregas estão presentes em todos *Paratelmatoobius* e *Scythrophrys* sendo inclusive uma sinapomorfia putativa homoplástica do grupo (*Scythrophrys* + *Paratelmatoobius*). Aqui a característica não foi observada em *P. gaigeae* e *P. lutzii*.

A ausência de pregas transversais na tíbia é uma plesiomorfia de Leptodactylidae. Em Paratelmatoobiinae a reconstrução é ambígua em (*Scythrophrys* (*Paratelmatoobius*, *Crossodactylodes*)). A presença de pregas ocorre desde os ramos basais em *Paratelmatoobius*, com mudança de estado em (*P. gaigeae*, *P. lutzii*). Pela ambiguidade da reconstrução não é possível se estabelecer se há convergência da ausência com *Crossodactylodes* e da presença com *Scythrophrys*, ou manutenção do estado ancestral. A presença de pregas também ocorre independentemente em *E. perezii*.

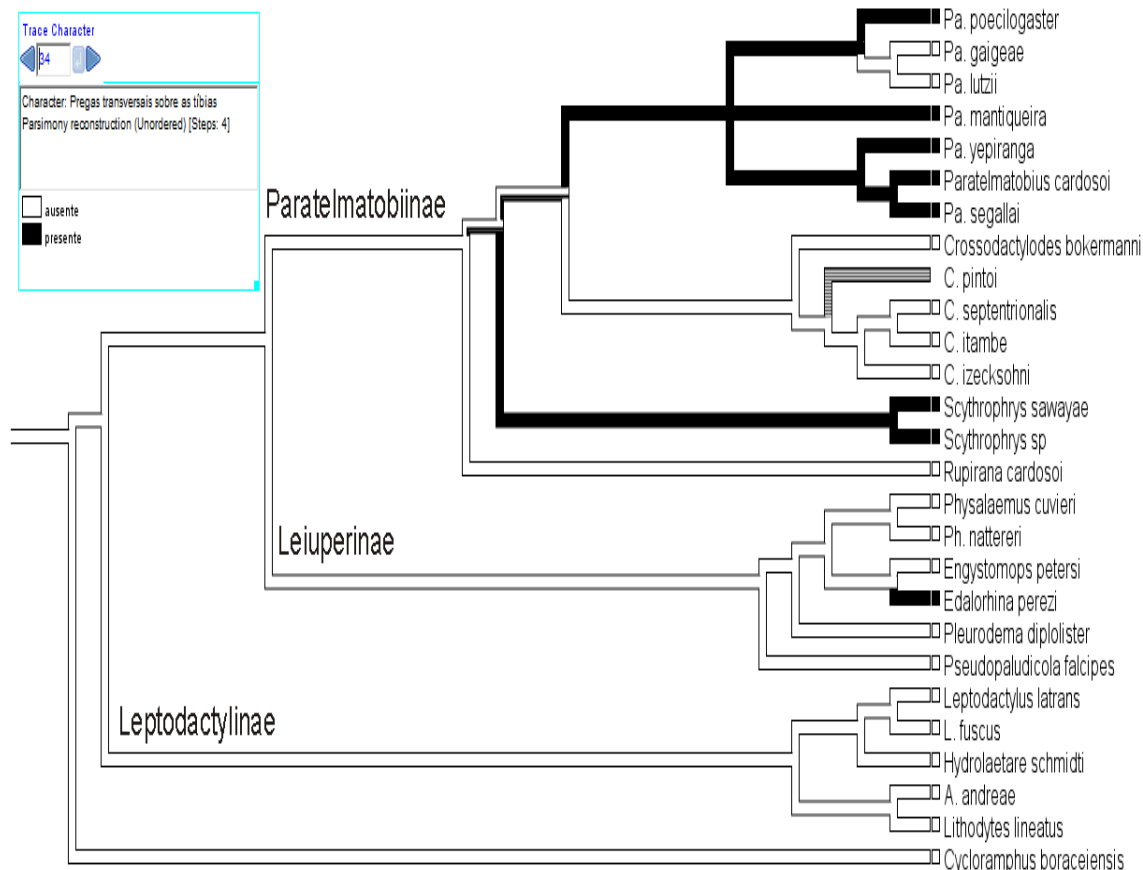


Figura 65. Otimização do caráter 34, pregas transversais nas tíbias. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

Pele ventral da coxa (Figura 53)

Ver comentário e imagem em (*C. septentrionalis*, *C. itambe*).

Crânio, largura em relação ao comprimento (Figura 66)

A relação largura/comprimento geralmente é feita para a cabeça na morfologia externa nas descrições de espécies. Ao utilizar-se o crânio, o erro de compactação de estruturas moles é evitado, entretanto o acesso ao esqueleto nem sempre disponível.

A largura maior que o comprimento é uma plesiomorfia de Leptodactylidae e a diminuição da largura resultando em medidas aproximadamente iguais ocorre em várias espécies independentemente. Em Paratelmatoibiinae, a equivalência ocorre em *Scythrophrys*, (*P. gaigeae*, *P. lutzii*), e (*P. yepiranga* (*P. cardosoi*, *P. segallai*)) independentemente. Ressalta-se que a resolução das relações filogenéticas de *P. mantiqueira* pode alterar a reconstrução do caráter. A equivalência aproximada de proporções também ocorre convergentemente em *E. petersi* e *L. lineatus*.

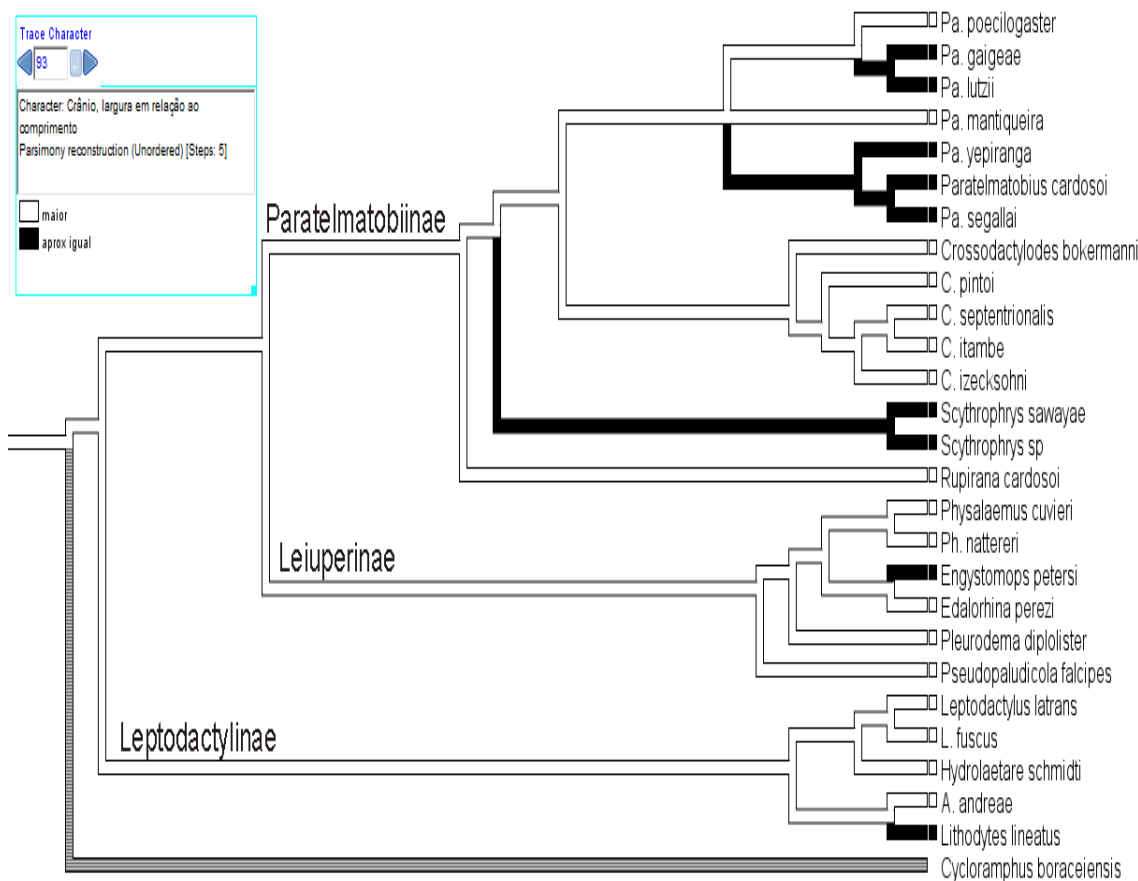


Figura 66. Otimização do caráter 93, crânio, largura em relação ao comprimento. Ramos com linhas mescladas indicam ambiguidade e ramos cinza ausência de informação ou não aplicabilidade.

(*P. yepiranga* (*P. cardosoi*, *P. segallai*))

Pombal & Haddad (1999) propuseram o grupo *P. cardosoi* para alocar *P. cardosoi* e *P. mantiqueira*. O agrupamento foi baseado nas seguintes características morfológicas:

presença de fenda vocal, cabeça não achatada, prega dorsolateral pouco desenvolvida, primeiro dedo tão grande quanto o segundo e região interna do primeiro artelho sem fímbria ou membrana. Esse grupo não foi testado por Santos et al. (2020b), pois a análise só continha *P. cardosoi*. Em Santos et al. (2020a), o grupo também não pode ser testado pela ausência de *P. mantiqueira*. A ausência de dados moleculares impediu o posicionamento de *P. mantiqueira* até o momento e os caracteres levantados no presente estudo, também não foram capazes de criar uma hipótese de parentesco.

P. yepiranga foi considerado pertencente ao grupo *P. cardosoi* em sua descrição (Garcia et al. 2009) embora apresentasse uma prega dorsolateral bem definida (característica do grupo *P. lutzii*) e no mesmo trabalho é sugerida a modificação do tubérculo tarsal interno em calosidade nupcial como característica diagnóstica do grupo *P. lutzii*. *P. segallai* também foi endereçado ao grupo *P. cardosoi* em sua descrição baseado nos resultados de uma análise molecular ((*P. poecilogaster*, *P. gaigae*) (*P. cardosoi*, *P. segallai*)) e características morfológicas (Santos et al. 2019).

O grupo recuperado por Santos et al. (2020a) (*P. yepiranga* (*P. cardosoi*, *P. segallai*)) teve alto suporte (100% probabilidade posterior e verossimilhança). Neste trabalho o suporte foi consideravelmente menor (62%/1). Aqui o clado apresentou apenas uma sinapomorfia putativa morfológica homoplástica condicionada à resolução das relações de *P. mantiqueira*, sendo, portanto, bastante frágil.

Crânio, largura em relação ao comprimento (Figura 66)

Ver comentário e ilustração de (*P. gaigae*, *P. lutzii*).

(P. cardosoi, P. segallai)

Esse agrupamento só foi realizado recentemente (com ampla amostragem no grupo *P. cardosoi*) por Santos et al. (2020a) com grande suporte (100% probabilidade posterior e verossimilhança). Entretanto não há nenhuma sinapomorfia morfológica para o grupo. Na análise do presente trabalho, o agrupamento foi feito apenas baseado em caracteres moleculares e apresentou suporte relativamente baixo (63%/1). O clado permanece então sem uma característica morfológica que o defina.

Rupirana cardosoi

Na descrição do gênero e espécie, Heyer (1999) se depara com a dificuldade de posicionar o novo táxon entre Leptodactylidae. Embora consiga relacionar *Rupirana* a *Thoropa* (Telmatobiinae: Alsodini) por comparação de características morfológicas, sua análise filogenética resulta em uma grande politomia. Heyer conclui então que as características compartilhadas pelos gêneros se tratam de plesiomorfias. O gênero não foi amostrado pelos estudos de filogenia de anuros realizados a partir de então, embora tenha sido realocado sem justificativa para Cycloramphidae por Dubois (2005) e permanecido neste grupo por longo tempo (Juncá & Lugli 2009). A falta de amostragem nas análises filogenéticas e o resultado de Heyer (1999) deram ao gênero o status de problemático e de afinidades incertas. Apenas 14 anos depois a espécie foi testada novamente num contexto filogenético por Fouquet et al. (2013) que resultou em seu agrupamento com as espécies que atualmente compartilham Paratelmatoibiinae. As características morfológicas citadas por Fouquet et al. (2013) para a nova subfamília encontrada (Crossodactylodinae) são sugestões para investigações posteriores (Ver discussão acima sobre Paratelmatoibiinae) e possuem evolução com diversas transformações (convergências) dentro do clado, o que não as torna menos importantes.

Seria razoável se pensar que devido às limitações no número de caracteres utilizados por Heyer (1999), seus resultados estivessem predestinados à politomia (37 caracteres para 11 táxons avaliados). Entretanto o posicionamento de *Rupirana* apenas quando considerados os dados morfológicos foi incerto no presente trabalho (com um número de caracteres significativamente maior que o de Heyer), formando uma politomia com *Engystomops petersi* e *Edalorhina perezi* + Paratelmatoibiinae (exceto *Rupirana*). Isso indica que possivelmente o que foi proposto por Heyer em termos morfológicos é plausível, que *Rupirana* seja um mosaico de características autapomórficas e plesiomórficas pouco informativas para estabelecer suas afinidades filogenéticas. Ou que ainda não conseguimos detectar morfológicamente os caracteres que apontem seus relacionamentos. Parece claro que existe um viés no que diz respeito ao que se espera encontrar nos relacionamentos filogenéticos do gênero, pois já existe uma hipótese molecular bem suportada. Dessa maneira, uma hipótese morfológica que apresente uma topologia distinta possa ser malquista. Talvez não haja consenso entre os diferentes dados e as histórias contadas podem realmente ser distintas, entretanto, mais análises precisam ser realizadas para tal afirmação.

5. Conclusões

- Paratelmatoibiinae e todos seus gêneros foram recuperados monofiléticos.
- As relações de parentesco em Paratelmatoibiinae foram quase todas resolvidas (com variados suportes), exceto o posicionamento de *P. mantiqueira* que necessita de mais exemplares para análises posteriores.

- A análise combinada de diferentes tipos de caracteres (moleculares e morfológicos) possibilitou o estabelecimento de relações ainda não conhecidas na subfamília (posicionamento basal de *C. pintoi* em *Crossodactylodes* e o agrupamento de *P. gaigeae* e *P. lutzii* como espécies irmãs).
- As sinapomorfias previamente propostas para Paratelmatobiinae e seus relacionamentos internos foram novamente testadas, parte delas corroboradas e novas sinapomorfias propostas.
- Caracteres foram analisados com detalhamento superior aos de estudos anteriores abrindo novas possibilidades de análises e demonstrando a importância da investigação exaustiva. Um exemplo é a descoberta do tubérculo mandibular como um agregado de glândulas.
- Alguns caracteres foram baseados em topologia e estrutura macroscópica, mas que precisam de posterior investigação. Esse é o caso das glândulas dérmicas averiguadas neste trabalho. Estudos posteriores de histologia da pele devem ser conduzidos para verificação de que os tipos glandulares são realmente similares entre si.
- Embora o índice de resolutividade de Paratelmatobiinae tenha sido elevado (14/15), algumas de suas espécies carecem maiores investigações. A falta de exemplares tanto para análises moleculares quanto para acesso à morfologia interna impossibilitou um maior preenchimento da matriz de caracteres. Dessa forma, é possível que as relações filogenéticas ainda variem.

Referências bibliográficas

Antoniazzi, M.M., Neves, P.R., Mailho-Fontana, L., Rodrigues, T., Jared, C. 2013. Morphology of the parotoid macroglans in *Phyllomedusa* leaf frogs. *Journal of Zoology*, 291: 42–50.

Barata, I.M., Santos, M.T.T., Leite, F.S.F., Garcia P.C.A. 2013. A new species of *Crossodactylodes* (Anura: Leptodactylidae) from Minas Gerais, Brazil: First record of genus within the Espinhaço Mountain Range. *Zootaxa*, 3731, 552–560.

Bornschein M.R., Ribeiro L.F., Blackburn D.C., Stanley E.L., Pie M.R. 2016. A new species of *Brachycephalus* (Anura: Brachycephalidae) from Santa Catarina, southern Brazil. *PeerJ*, 4, 2629. doi: 10.7717/peerj.2629.

Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D.J., Ostell, J., Sayers, E.W. 2006. GenBank. *Nucleic Acids Research*, 44, 67–72.

Colaço, G., Bittencourt-Silva, G.B., Silva, H.R. 2020. Can a shade shed light on the monophyly of Cycloramphidae (Lissamphibia: Anura)? *Zoologischer Anzeiger*, 285, 18–26.

Dangelo, J.G., Fattini, C.C. Anatomia sistêmica e segmentar. 3.ed. São Paulo: Atheneu, 2007.

Dingerkus, G., Uhler, L.D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52 (4), 229–232.

Dubois, A. 2005. Amphibia Mundi 1.1. An ergotaxonomy of recent amphibians. *Alytes*, 23, 1–24.

Duellman, W.E. 1970. Hylid frogs of Middle America. *Monographs of the Museum of Natural History*, University of Kansas, 1–2, 1–753.

Duellman, W.E. Trueb, L. 1994. Biology of amphibians. Baltimore, *Johns Hopkins University Press*.

Duellman, W.E. 2001. Hyloid frogs of Middle America. 2^o Edition. *Ithaca*, New York, U.S.A: Society for the Study of Amphibians and Reptiles/Natural History Museum of the University of Kansas. pp. 1–1158.

Epstein, M.S., Blackburn, D.G. 1997. Histology and Histochemistry of androgen-stimulated nuptial pads in the leopard frog, *Rana pipens*, with notes on nuptial gland evolution. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 472–477.

Fabrezi, M. 1992. El carpo de los anuros. *Alytes*, 10, 1–29.

Fabrezi, M. 1993. The anuran tarsus. *Alytes*, 11, 47–63.

Fabrezi, M. 2001. A survey of prepollex and prehallux variation in anuran limbs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131, 227–248. doi: 10.1006/zjls.2000.0234

Faivovich, J., Nicoli, L., Blotto, B.L., Pereyra, M.O., Baldo, D., Barrionuevo, J.S., Fabrezi, M., Wild, E.R., Haddad C.F.B. 2014. "Big, Bad, and Beautiful: Phylogenetic Relationships of the Horned Frogs (Anura: Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology*, 9(3), 207-227. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-14-00032.1>

Fanali, L.Z., Freitas, J.S., Franco-Belussi, L., Taboga, S.R., Oliveira, C. 2021. Liver description in three neotropical anuran species: from anatomy to ultrastructure. *Acta Zoologica*, 00, 1–10. <https://doi.org/10.1111/azo.12373>

Ferraro, D.P., Pereyra, M.O., Topa, P.E., Faivovich, J. 2020. Evolution of macroglands and defensive mechanisms in Leiuperinae (Anura: Leptodactylidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2020, XX, 1–25.

Franco-Belussi, L., Zieri, R., Santos, L.R.S., Moresco, R.M., Oliveira, C. 2009. Pigmentation in anuran testes: anatomical pattern and variation. *The Anatomical Record*, 292, 178–182.

Franco-Belussi, L., Castucci A.M.L., Oliveira, C. 2013. Responses of melanocytes and melanomacrophages of *Eupemphix nattereri* (Anura: Leiuperidae) to Nle⁴, D-Phe⁷- α -melanocyte stimulating hormone and lipopolysaccharides. *Zoology*, 116, 316– 324.

Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., de Sa, R.O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A., Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M. and Wheeler, W.C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297, 1-370.

Fouquet, A., Blotto, B.L., Maronna, M.M., Verdade, V.K., Juncá, F.A., de Sá, R.O., Rodrigues, M.T. 2013. Unexpected phylogenetic positions of the genera *Rupirana* and *Crossodactylodes* reveal insights into the biogeography and reproductive evolution of leptodactylid frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 67, 445–457.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.02.009>

Garcia, P.C.A. 1996. Recaracterização de *Scythrophrys sawayae* (Cochran, 1953) baseada em morfologia, osteologia e aspectos da miologia e história natural (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). Dissertação de Mestrado. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS). 78p.

Garcia, P.C.A., Berneck, B.V.M., Costa, C.O.R. 2009. A new species of *Paratelmatobius* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Atlantic Rain Forest of

Southeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 4, 217–224.

<https://doi.org/10.2994/057.004.0303>

Goloboff, P.A. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15, 415–428. <https://doi.org/10.1006/clad.1999.0122>

Goloboff, P., Farris, J., Nixon, K. 2003. T.N.T.: tree analysis using new technology. Program and documentation available from the authors and <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>

Goloboff, P.A., Farris, J.S. Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>

Gomes, N., 1988. Osteologia comparada de duas espécies do gênero *Crossodactylodes* Cochran, 1938 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Memórias do Instituto Butantan*, 50, 51–61.

Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J.P., Gagliardo, R., Haddad, C.F.B., Kok, P.J.R., Means, D.B., Noonan, B.P., Schargel, W.E., Wheeler, W. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299:1-262. DOI: 10.1206/0003-0090(2006)299[1:PSODFA]2.0.CO;2

Haddad, C.F.B., Prado, C.P.A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience*, 55, 207–217.

Heyer, W. R. 1974. Relationships of the *marmoratus* species group (Amphibia, Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. *Contributions in Science*, 253, 1–46.

Heyer, W.R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frogs family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 199, i–iii, 1–55.

Heyer, W.R. 1979. Systematics of the *pentadactylus* Species Group of the Frog Genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). *Smithsonian contributions to zoology*, number 31.

Juncá, F.A., Lugli, L. 2009. Reproductive biology, vocalizations, and tadpole morphology of *Rupirana cardosoi*, an anuran with uncertain affinities. *South American Journal of Herpetology*, 4, 173–178. <https://doi.org/10.2994/057.004.0208>.

Kardong, K. V. 2016. Vertebrados - Anatomia Comparada, Função e Evolução. 7ª edição. Editora Roca, São Paulo. 2016. 824p.

Kearney M. 2002. Fragmentary taxa, missing data, and ambiguity: mistaken assumptions and conclusions. *Systematic Biology*, 51(2), 369–381.

Keeffe, R., Blackburn, D.C. 2020. Comparative morphology of the humerus in forward-burrowing frogs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 131(2), 291–303. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa092>

Kluge, A.G., Grant, T. 2006. From conviction to anti-superfluity: old and new justifications for parsimony in phylogenetic inference. *Cladistics*, 22, 276–288. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00100.x>

Langowski, J.K.A., Schipper, H., Blij, A., van den Berg, F.T., Gussekloo, S.W.S., van Leeuwen, J.L. 2018. Force-transmitting structures in the digital pads of the tree frog *Hyla cinerea*: a functional interpretation. *Journal of anatomy*, 233(4), 478–495. doi: 10.1111/joa.12860

Liu, C.C. 1935. Types of vocal sac in the Salientia. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, 19–40.

Lobo, F. 1995. Análisis filogenéticos del género *Pseudopaludicola* (Anura: Leptodactylidae). *Cuadernos de Herpetología*, 9, 21–43.

Lourenço, L.B., Bacci-Júnior, M., Martins, V.G., Recco-Pimentel, S.M., Haddad, C.F.B. 2008. Molecular phylogeny and karyotype differentiation in *Paratelmatobius* and *Scythrophrys* (Anura, Leptodactylidae). *Genetica*, 132, 255–266. DOI 10.1007/s10709-007-9169-y

Luna, M.C., McDiarmid, R.W., Faivovich, J. 2018. From erotic excrescences to pheromone shots: structure and diversity of nuptial pads in anurans. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20,1–44.

Lynch, J. 1971. Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of Leptodactyloid frogs. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History, Miscellaneous Publications*, 53, 1–238.

Maddison, W. 1993. Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 42, 576–581.

Magalhães, F.M., Loebmann, D., Kokubum, M.N.C., Haddad, C.F.B., Garda A.A. 2014. A new species of *Pseudopaludicola* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae) from northeastern Brazil. *Herpetologica*, 70, 77–88. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-13-00054>

Mailho-Fontana, P.L., Antoniazzi, M.M., Cavalcanti, I.R., Sciani, J.M., Pimenta, D.C., Brodie, E.D., Rodrigues, M.T., Jared, C. 2017. Parotoid, radial, and tibial macroglands of the

frog *Odontophrynus cultripes*: Differences and similarities with toads. *Toxicon*, 129, 123–133.

Mason M.J. 2007. Pathways for sound transmission to the inner ear in amphibians. In: Narins PM, Feng AS, Fay RR, Popper AN, editors. Hearing and sound communication in amphibians. Vol. 28. New York (NY): Springer Handbook of Auditory Research; p. 147–183. doi:10.1007/978-0-387-47796-1_6.

Nascimento, L.B., Caramaschi, U., Cruz, C.A.G. 2005. Taxonomic Review of the species groups of the genus *Physalaemus* Fitzinger, 1826 with revalidation of the genera *Engystomops* Jiménez-de-la-Espada, 1872 and *Eupemphix* Steindachner, 1863 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Arquivos do Museu Nacional*, 63, 297–320.

Nixon, K.C. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*, 15, 407–414. <https://doi.org/10.1006/clad.1999.0121>

Ohler, A., Dubois, A. 2012. Validation of two familial nomina nuda of Amphibia Anura. *Alytes*, 28, 162–167.

Pereyra, M.O., Womack, M.C., Barrionuevo, J.S., Blotto, B.L., Baldo, D., Targino, M., Ospina-Sarria, J.J., Guayasamin J.M., Coloma, C.A., Hoke, K.L., Grant, T., Faivovich, J. 2016. The complex evolutionary history of the tympanic middle ear in frogs and toads (Anura). *Scientific Reports*, 6, 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep34130>

Pombal Jr., J.P., Haddad, C.F.B. 1999. Frogs of the genus *Paratelmatobius* (Anura: Leptodactylidae) with descriptions of two new species. *Copeia*, 1999, 1014–1026. <https://doi.org/10.2307/1447976>

Ponssa, M.L., Jowers, M., de Sá, R. 2010. Osteology, natural history notes, and phylogenetic relationships of the poorly known Caribbean frog *Leptodactylus nesiotus* (Anura, Leptodactylidae). *Zootaxa*, 2646, 1–25. <https://doi.org/10.1111/10.11646/zootaxa.2646.1.1>

Ponssa, M.L., Goldberg, J., Abdala, V. 2010. Sesamoids in anurans: new data, old issues. *Anatomical Record*, 293, 1646–1668. <https://doi.org/10.1002/ar.21212>

Pugener, L.A. Maglia, A.M. 2007. Skeletal morphology and development of the olfactory region of *Spea* (Anura: Scaphiropodidae). *Journal of Anatomy*, 211, 754–768. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2007.00826.x>

Pyron, R.A., Wiens, J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(2), 543–583. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.06.012>

Rodrigues, I.F. 2016. Morfologia e histologia de calosidades nupciais em Leiuperinae e Paratelmatoibiinae (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): descrição, busca de caracteres filogenéticos e comentários evolutivos. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais. Minas Gerais, Brasil.

De Sá, R.O., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W.R., Ponssa, M.L., Stanley, E. 2014. Systematics of the Neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): Phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9, 1–100.

Santos, M.T.T., Oliveira, S.H., Carvalho, T.R., Zaidan, B.F., Silva, N.R., Berneck, B.V., Garcia, P.C.A. 2019. A new species of *Paratelmatoibius* (Anura: Leptodactylidae:

Paratelmatobiinae) from the Atlantic Forest of southern Brazil. *Zootaxa*, 4648, 473–493. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4648.3.4>.

Santos, M.T.T., Magalhães, R.F., Lyra, M.L., Santos, F.R., Zaher, H., Giasson, L.O.M., Garcia, P.C.A., Carnaval, A.C., Haddad, C.F.B. 2020a. Multilocus phylogeny of Paratelmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) reveals strong spatial structure and previously unknown diversity in the Atlantic forest hotspot. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 148, 106819. doi:10.1016/j.ympev.2020.106819.

Santos, M.T.T., Magalhães, R.F., Ferreira, R.B., Vittorazzi, S.E., Dias, I.R., Leite, F.S.F., Lourenço, L.B., Santos, F.R., Haddad, C.F.B., Garcia, P.C.A. 2020b. Systematic revision of the rare bromeligenous genus *Crossodactylodes* Cochran, 1938 (Anura: Leptodactylidae: Paratelmatobiinae). *Herpetological Monographs* <https://doi.org/10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-19-00008>.

Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23, 565–587. doi:10.1111/j.1096-0031.2007.00161.x

Starnberger, S., Preininger, D., Hodl, W. 2014. The anuran vocal sac: a tool for multimodal signaling. *Animal Behaviour*, 97, 281–288. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.07.027>

Teixeira Jr., M., Recoder, R.S., Amaro, R.C., Damasceno, R.P., Cassimiro, J., Rodrigues, M.T. 2013. A new *Crossodactylodes* Cochran, 1938 (Anura: Leptodactylidae: Paratelmatobiinae) from the highlands of the Atlantic Forests of southern Bahia, Brazil. *Zootaxa*, 3702, 459–472. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3702.5.5>.

Toledo R.C., Jared C. 1993. Cutaneous adaptations to water balance in amphibians. *Comparative Biochemistry Physiology*, 105: 593–608.

Tyler, M.J. 1971. The phylogenetic significance of vocal sac structure in hylid frogs. *University of Kansas Publications Museum of Natural History*, 19(4), 319 –360. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.15451>

Wells, K.D. 2007. The ecology and Behavior of Amphibians. *The university of Chicago Press*.

Willaert, B., Bossuyt, F., Janssenswillen, S., Adriaens, D., Baggerman, G., Matthijs, S., Pauwels, E., Proost, P., Raepsaet, A., Schoofs, L., Stegen, G., Treer, D., Van Hoorebeke, L., Vandebergh, W., Van Bocxlaer, I. 2013. Frog nuptial pads secrete mating season-specific proteins related to salamander pheromones. *The Journal of Experimental Biology*, 216, 4139–4143.

VanBuren C.S., Evans D.C. 2017. Evolution and function of anterior cervical vertebral fusion in tetrapods. *Biological Reviews*, 92, 608-626. <https://doi.org/10.1111/brv.12245>.

Vaidya G., Lohman, D.J., Meier, R. 2011. SequenceMatrix: Concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics*, 27(2), 171–180. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2010.00329.x>

Vera, M.C., Ferretti, J.L., Abdala, V., Cointry, G.R. 2019. Biomechanical properties of anuran long bones: correlations with locomotor modes and habitat use. *Journal of Anatomy*, 239(6), 1112–1125. <https://doi.org/10.1111/joa.13161>

Verdade, V.K. 2005. Relações filogenéticas entre as espécies dos gêneros *Cycloramphus* Tschudi, 1838 e *Zachaenus*, Cope 1866 (Anura: Leptodactylidae). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil.

Zaidan, B.F. 2019. Sistemática Filogenética de *Physalaemus* Fitzinger (Anura: Leptodactylidae) combinando dados moleculares e morfológicos. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais. Minas Gerais, Brasil.

Zieri, R., de Souza Santos, L.R., Taboga, S.R., de Oliveira, C., Franco-Belussi, L. 2015. Sex hormones change visceral pigmentation in *Eupemphix nattereri* (Anura): effects in testicular melanocytes and hepatic melanomacrophages. *Animal Biology*, 65(1), 21–32. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002457>

APÊNDICE 1 - lista de material analisado

Morfologia externa

Paratelmatobiinae

Crossodactylodes bokermanni: BRASIL: ESPÍRITO SANTO: Santa Teresa (EI-UFRRJ 7174-7176, 7180-7189 e UFMG 14188-14190).

Crossodactylodes itambe: BRASIL: MINAS GERAIS: Santo Antônio do Itambé (UFMG 11236-11249, 13375-13387, 14031-14040).

Crossodactylodes izecksohni: BRASIL: ESPÍRITO SANTO: Santa Teresa (EI-UFRRJ 7193-7224 e UFMG 13743-13747, 13753, 13757, 13759, 13760, 13791-13793, 14029, 14030, 14174-14186, 14214-14224).

Paratelmatobius cardosoi: BRASIL: SÃO PAULO: Paranapiacaba (CFBH 3262-3268, 11622, 12006-12011, 28957, 28958, 28969, 28975, 29001, 29004); São Bernardo do Campo (MZUSP 125002-125007); Mogi das Cruzes (UFMG 20709-20710, 21325-21326).

Paratelmatoobius gaigeae: BRASIL: SÃO PAULO: Bananal (MZUSP 138657-138662); São José Barreiro (UFMG 15004-15008).

Paratelmatoobius lutzii: BRASIL: MINAS GERAIS: Itamonte (MZUSP 94622-94654).

Paratelmatoobius mantiqueira: BRASIL: SÃO PAULO: Campos do Jordão (MZUSP 15128-15141).

Paratelmatoobius poecilogaster: BRASIL: SÃO PAULO: Bertioga (UFMG 3238-3240, 21318-21321).

Rupirana cardosoi: BRASIL: BAHIA: Morro do Chapéu (UFMG 21519-21523, 21531-21543); Mucugê (UFMG 4252-4258, 4274, 7915-7924).

Scythrophrys sawayae: BRASIL: SANTA CATARINA: Blumenau (UFMG 7504-7507, 18741-18743); Joinville (UFMG 13896, 14470, 15668, 15676-15678, 16359, 16363).

Scythrophrys sp. nova: BRASIL: SANTA CATARINA: Rancho Queimado (CFBH 3390-3392 e UFMG 20656).

Leiuperinae

Edalorhina perezi: MZUSP 94848

Engystomops petersi: MZUSP 62051

Physalaemus cuvieri: BRASIL: MINAS GERAIS: Catas Altas (UFMG 5170, 7959); Conceição do Mato Dentro (UFMG 11131); PARÁ: São Geraldo do Araguaia (UFMG 2646).

Physalaemus nattereri: BRASIL: MINAS GERAIS: Ibiá (UFMG 12439); Uberlândia (UFMG 2342); MATO GROSSO DO SUL: Caarapó (UFMG 8275).

Pseudopaludicola falcipes: BRASIL: SANTA CATARINA: Uruguaiana (UFMG 2778, 2781); MARANHÃO: Carolina (UFMG 8463-8465).

Pleurodema diplolister: BRASIL: BAHIA: Umburanas (UFMG 6239); Riacho Santana (UFMG 4827); PERNAMBUCO: Buíque (UFMG 19905-19906).

Leptodactylidae

Adenomera andreae: BRAZIL: PARÁ: Vitória do Xingu (UFMG 18039-18042); Oriximiná (UFMG 16535).

Leptodactylus fuscus: BRAZIL: MINAS GERAIS: Brumadinho (UFMG 9279); Catas Altas (UFMG 5234, 6541); Casa Branca (UFMG 4687); Mariana (UFMG 9538, 11683).

Leptodactylus latrans: BRASIL: MINAS GERAIS: Conceição do Mato Dentro (UFMG 6366-6368).

Lithodytes lineatus: BRASIL (MZUSP 95543, 95551, 95557).

Hydrolaetare schmidti: BRAZIL: PARÁ: Belém (MZUSP 23075, 23076).

Morfologia interna

Paratelmatoibiinae

Crossodactylodes bokermanni: BRAZIL: ESPÍRITO SANTO: Castelo (UFMG 13769); Santa Teresa (UFMG 14188).

Crossodactylodes itambe: BRAZIL: MINAS GERAIS: Santo Antônio do Itambé (UFMG 14033, 14036).

Crossodactylodes izecksohni: BRAZIL: ESPÍRITO SANTO: Santa Teresa (UFMG 14178, 14219).

Paratelmatoobius cardosoi: BRAZIL, SÃO PAULO, Paranapiacaba (CFBH 12010, 3261).

Paratelmatoobius gaigae: BRAZIL: SÃO PAULO: Bananal (MZUSP 138661,132608).

Paratelmatoobius lutzii: BRASIL: MINAS GERAIS: Itamonte (MZUSP 94624, 94627, 94630).

Paratelmatoobius poecilogaster: BRASIL: SÃO PAULO: Bertiooga (UFMG 3240; MZUSP 135745).

Scythrophrys sawayae: BRAZIL: PARANÁ: Piraquara (UFMG 20658, 20659; CFBH 6063).

Scythrophrys sp. nova: BRASIL: SANTA CATARINA: Rancho Queimado (UFMG 20656).

Rupirana cardosoi: BRAZIL: BAHIA: Mucugê (UFMG 4274).

Leiuperinae

Edalorhina perezii: MZUSP 94848

Engystomops petersi: MZUSP 62051

Physalaemus cuvieri: BRASIL: MINAS GERAIS: Catas Altas (UFMG 5170, 7959);
Conceição do Mato Dentro (UFMG 11131).

Physalaemus nattereri: BRASIL: MINAS GERAIS: Ibiá (UFMG 12439); Uberlândia
(UFMG 2342).

Pseudopaludicola falcipes: BRASIL: SANTA CATARINA: Uruguaiana (UFMG 2781).

Pleurodema diplolister: BRASIL: BAHIA: Umburanas (UFMG 6239).

Leptodactylidae

Adenomera andreae: BRAZIL: PARÁ: Oriximiná (UFMG 16535).

Leptodactylus fuscus: BRAZIL: MINAS GERAIS: Mariana (UFMG 9538).

Leptodactylus latrans: BRASIL: MINAS GERAIS: Conceição do Mato Dentro (UFMG 6368).

Lithodytes lineatus: BRASIL (MZUSP 95557).

Hydrolaetare schmidti: BRAZIL: PARÁ: Belém (MZUSP 23075).

APÊNDICE 2 - número de acesso do GenBank das sequências moleculares utilizadas.

Espécie	VOUCHER	Localidade	H1	COI	CYT-B	POM C	RAG-1	RHO D	TYR
<i>Rupirana cardosoi</i>	JC 1112	Mucugê, BA	MN917595	MN93 2492	MN93 2662	MN93 2837	MN933012	KC604 106	MN93 3347
<i>Scythrophrys sawayae</i>	CFBH 44876	Parque Estadual Pico do Marumbi, Piraquara, PR	MN917606	MN93 2503	MN93 2673	MN93 2846	MN933023	MN93 3165	MN93 3358
<i>Scythrophrys sp.</i>	UFMG 20657	Sítio Soapé, Rancho Queimado, SC	MN917643	MN93 2539	MN93 2709	MN93 2880	MN933059	MN93 3189	MN93 3391
<i>Paratelmatobius gaigeae</i>	MZUSP 153317	Estação Ecológica do Bananal, Bananal, SP	MN917537	MN93 2433	MN93 2601	MN93 2780	MN932950	MN93 3115	MN93 3304
<i>Paratelmatobius cardosoi</i>	MZUSP 145375 / 145374	Paranapiacaba, Santo André, SP	MN917504	MN93 2405	MN93 2572	MN93 2748	MN932919	MN93 3098	MN93 3291
<i>Paratelmatobius poecilogaster</i>	CFBH 28960	Paranapiacaba, Santo André, SP	MN917545	MN93 2440	MN93 2608	MN93 2787	MN932957	MN93 3121	MN93 3309
<i>Paratelmatobius segallai</i>	CFBH 35790	Parque Estadual Pico do Marumbi, Piraquara, PR	DQ283098	MN93 2455	MN93 2626	MN93 2803	MN932976	MN93 3134	MN93 3327
<i>Paratelmatobius yepiranga</i>	MZUSP 136697	Parque das Neblinas, Bertiooga, SP	MN917590	MN93 2487	MN93 2657	MN93 2832	MN933007	MN93 3153	MN93 3342
<i>Crossodactylodes septentrionalis</i>	MZUSP 150209	Parque Nacional da Serra das Lontras, Arataca, BA	MN917470	KC603 985	MN93 2545	MN93 2715	MN932885	MN93 3084	MN93 3268
<i>Crossodactylodes itambe</i>	UFMG 13381	Parque Estadual do Pico do Itambé, Santo Antônio do Itambé, MG	MN610848	KY362 551	MN61 0737	MN61 0774	MN609885	MN93 3072	MN61 0811
<i>Crossodactylodes izecksohni</i>	UFMG 14180	Alto Santo Antônio, Santa Teresa, ES	MN610858	MN61 0712	MN61 0749	MN61 0786	MN609897	MN93 3076	MN61 0823
<i>Crossodactylodes bokermanni</i>	UFMG 14188	Penha, Santa Teresa, ES	MN610833	MN61 0691	MN61 0723	MN61 0760	MN609872	MN93 3063	MN61 0797
<i>Adenomera andreae</i>	GB	–	KC520683	KC520 689	JQ321 766	KC604 061	KC604037 / KF674220	KC604 094	KC520 698
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	GB	–	DQ283097	DQ502 856	DQ502 588	–	DQ503357	DQ283 813	DQ282 924
<i>Edalorhina perezii</i>	GB	–	AY843585	–	AY843 807	–	KP145992	AY844 558	–

<i>Engystomops petersi/ E. pustulosus</i>	GB	–	FJ668193	KR862 978	GU086 762	KC604 054	GQ375544	FJ6682 41	–
<i>Hydrolaetare cf. caparu</i>	GB	–	KC603953 / KC603954	KC603 988	KC603 975	KC604 050	KC604035	KC604 107	KC604 081
<i>Leptodactylus latrans</i>	GB	–	AY843688	KC603 989	KC603 976	KC604 055	AY844470	AY844 681	KC604 082
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	GB	–	MN958079	KC603 992	KC603 979	KC604 058	KC604036	KC604 108	JN691 817
<i>Lithodytes lineatus</i>	GB	–	AY843690	KC604 003	JQ321 833	KC604 060	AY844472	AY844 683	AY844 129
<i>Physalaemus cuvieri</i>	GB	–	AY843729	JQ627 310	AY843 975	AY819 096	AY844499	AY844 717	–
<i>Physalaemus nattereri</i>	GB	–	DQ337208	KC603 984	KC603 965	KC604 053	–	–	KC604 079
<i>Pleurodema brachyops</i>	GB	–	AY843733	KP295 702	AY843 979	KP295 582	AY844503	AY844 721	–
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	GB	–	AY843741	KP295 703	KC593 350	KC604 051	AY844507	AY844 728	AY844 168

Sequências cedidas por Marcus Thadeu Teixeira Santos.

APÊNDICE 3 - Matriz morfológica

Matriz dos caracteres morfológicos. “-“ representa não aplicável, “?” representa informação não disponível e “&” representa polimorfismo.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Crossodactylodes bokermanni</i>	1	1	-	0	1	0	-	-	0	-	-	1	1	0	0	-	0	-	1
<i>C. itambe</i>	0	-	-	0	0&1	0	-	-	0	-	-	1	1	0	0	-	0	-	1
<i>C. izecksohni</i>	0	-	-	0	0&1	0	-	-	0	-	-	1	1	0	0	-	0	-	1
<i>C. septentrionalis</i>	0	-	-	0	0&1	0	-	-	0	-	-	0	1	0	0	-	0	-	1
<i>C. pinto</i>	0	-	-	0	0&1	0	-	-	0	-	-	1	1	0	0	-	0	-	1
<i>Paratelmatoobius cardosoi</i>	1	1	-	0	0	-	0	1	0	-	-	1	0	1	0	-	0	-	1
<i>Pa. gaigeae</i>	0	-	-	0	0	-	0	0	1	1	1	1	0	1	0	-	0	-	1
<i>Pa. poecilogaster</i>	0	-	-	0	1	0	0	0	0	-	-	1	0	1	0	-	0	-	1
<i>Pa. lutzii</i>	0	-	-	?	0	-	-	-	1	1	0	1	0	0	0	-	0	-	1
<i>Pa. yepiranga</i>	1	1	-	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	-	0	-	1
<i>Pa. mantiqueira</i>	1	1	-	?	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	-	0	-	1
<i>Pa. segallai</i>	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	-	0	-	1
<i>Scythrophrys sawayae</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	0	-	-	1	0	0	0	-	0	-	1
<i>Scythrophrys sp.</i>	1	0	0	?	1	?	0	1	0	-	-	1	0	0	?	?	0	-	1
<i>Rupirana cardosoi</i>	1	1	-	0	0	-	1	1	1	1	0	1	0	0	0	-	0	-	1
<i>Leptodactylus latrans</i>	1	0	1	0	0	-	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	-	0
<i>L. fuscus</i>	1	0	0	0	0	-	1	1	1	1	1	1	0	1	0	-	0	-	0
<i>Adenomera andreae</i>	1	0	1	0	0	-	1	1	1	1	0	1	0	0	0	-	0	-	0
<i>Lithodytes lineatus</i>	1	1	-	0	0	-	1	1	1	1	1	1	0	1	0	-	0	-	0
<i>Hydrolaetare schmidti</i>	1	1	-	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>Physalaemus cuvieri</i>	1	0	0	0	0	-	0	0	1	1	0	1	0	0	0	-	1	0	1
<i>Ph. nattereri</i>	1	0	0	0	0	-	0	0	1	1	0	1	0	0	0	-	0	-	1

<i>Edalorhina perezii</i>	1	1	-	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	?	?	1	?	1
<i>Engystomops petersi</i>	1	1	-	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	?	?	0	?	0
<i>Pleurodema diplolister</i>	1	0	0	0	0	-	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	-	1
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	1	0	0	0	0	-	0	0	0	-	-	1	0	2	1	0	1	0	1
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	1	1	-	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	1	0	0

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
<i>Crossodactyloides bokermanni</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	-	0	0	-	1	0	0	0	0	0
<i>C. itambe</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	-	0	0	-	1	0	0	0	0	0
<i>C. izecksohni</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	-	0	0	-	1	0	0	0	0	0
<i>C. septentrionalis</i>	0	0	0	1	?	1	0	1	1	-	0	0	-	1	0	0	0	0	0
<i>C. pintoii</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	-	0	0	-	1	?	0	0	?	0
<i>Paratelmatoobius cardosoi</i>	0	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>Pa. gaigeae</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0
<i>Pa. poecilogaster</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>Pa. lutzii</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0
<i>Pa. yepiranga</i>	0	0	?	1	2	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>Pa. mantiqueira</i>	0	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>Pa. segallai</i>	0	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>Scythrophrys sawayae</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Scythrophrys sp.</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Rupirana cardosoi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Leptodactylus latrans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	0	0	1
<i>L. fuscus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	0	0	1
<i>Adenomera andreae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	1	0	0	0	0	1
<i>Lithodytes lineatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	0	1	1
<i>Hydrolaetare schmidti</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	0	0	0	0	1	1
<i>Physalaemus cuvieri</i>	1	1	1	0	-	1	1	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ph. nattereri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1
<i>Edalorhina perezii</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	0	?	0	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Engystomops petersi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pleurodema diplolister</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	1	1
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	0	0	0	0	0	0	1

	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
<i>Crossodactylodes bokermanni</i>	-	-	0	0	0	0	0	1	1	0	-	-	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. itambe</i>	-	-	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. izecksohni</i>	-	-	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. septentrionalis</i>	-	-	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. pintoii</i>	-	-	?	?	0	?	?	1	1	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0
<i>Paratelmatoobius cardosoi</i>	-	-	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	0	0	1	0	0	0	0
<i>Pa. gaigeae</i>	-	-	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pa. poecilogaster</i>	-	-	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	0	0	1	0	0	0	0
<i>Pa. lutzii</i>	-	-	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pa. yepiranga</i>	-	-	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	0	0	1	0	0	0	0
<i>Pa. mantiqueira</i>	-	-	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	0	0	1	1	0	0	0
<i>Pa. segallai</i>	-	-	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	0	0	1	0	0	0	0
<i>Scythrophrys sawayae</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	-	-	0	0	1	0	0	1	0
<i>Scythrophrys sp.</i>	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	-	-	0	0	1	0	0	?	0
<i>Rupirana cardosoi</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Leptodactylus latrans</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	-	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>L. fuscus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	-	0	-	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Adenomera andreae</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0&1
<i>Lithodytes lineatus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Hydrolaetare schmidti</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Physalaemus cuvieri</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	-	-	0	0	1	1	1	0&1	0&1
<i>Ph. nattereri</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	1	1	1	0	1
<i>Edalorhina perezii</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Engystomops petersi</i>	0&1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Pleurodema diplolister</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	-	0	-	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	?	?	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0

	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
<i>Crossodactylodes bokermanni</i>	0	-	-	0	1	1	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	0
<i>C. itambe</i>	0	-	-	0	?	0	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	0
<i>C. izecksohni</i>	0	-	-	0	1	0	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	0
<i>C. septentrionalis</i>	0	-	-	0	?	0	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	0
<i>C. pintoii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	-	0	-	?	0	0	?	?	0	?
<i>Paratelmatoobius cardosoi</i>	0	-	-	0	1	1	0	0	1	1	0&1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Pa. gaigeae</i>	1	0	-	0	1	1	1	0	0	-	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Pa. poecilogaster</i>	1	0	-	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Pa. lutzii</i>	1	0	-	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	?
<i>Pa. yepiranga</i>	?	?	?	?	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Pa. mantiqueira</i>	0	-	-	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?
<i>Pa. segallai</i>	0	-	-	0	1	1	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1	0
<i>Scythrophrys sawayae</i>	0	-	-	0	1	1	0	0	0	-	1	1	1	0	1	1	0	0	0
<i>Scythrophrys sp.</i>	0	-	-	0	1	1	0	0	0	-	1	1	?	?	?	?	0	0	0
<i>Rupirana cardosoi</i>	1	0	-	0	1	1	0	1	0	-	1	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>Leptodactylus latrans</i>	0	-	-	0	0	-	-	0	0	-	0	-	0	0	0	1	0	0	0
<i>L. fuscus</i>	0	-	-	0	0	-	-	0&1	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0
<i>Adenomera andreae</i>	0	-	-	0	1	0	-	1	0	-	0	-	0	0	0	1	0	0&1	0
<i>Lithodytes lineatus</i>	0	-	-	1	1	0	-	1	1	0	0	-	1	0	0	1	0	0	1
<i>Hydrolaetare schmidti</i>	0	-	-	0	1	0	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	0
<i>Physalaemus cuvieri</i>	1	0	-	0	1	1	1	0	0	-	1	0&1	1	0	0	1	0	1	0
<i>Ph. nattereri</i>	1	1	1	0	1	0	-	0	0	-	0	-	1	0	0	0&1	0	0	1
<i>Edalorhina perezii</i>	1	1	2	1	1	1	1	0	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Engystomops petersi</i>	1	0	-	1	1	0	-	0	1	1	0	-	1	0	0	1	1	0	0
<i>Pleurodema diplolister</i>	1	0	-	0	0	-	-	0	0	-	0	-	0	-	0	1	0	0	0
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	0	-	-	0	?	0	-	0	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0&1	0
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	1	1	?	0	?	0	-	0	0	-	0	-	0	0	0	1	0	0&1	0

	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114
<i>Crossodactylodes bokermanni</i>	-	2	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>C. itambe</i>	-	2	0	0	0	1	1	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>C. izecksohni</i>	-	2	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>C. septentrionalis</i>	-	2	0	1	0	1	1	0	1	0	?	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>C. pintoii</i>	-	2	0	0	0	1	1	0	1	?	?	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Paratelmatoobius cardosoi</i>	-	2	0	0	0	1	0	-	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Pa. gaigeae</i>	-	2	0	0	0	1	0	-	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Pa. poecilogaster</i>	-	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Pa. lutzii</i>	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Pa. yepiranga</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pa. mantiqueira</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pa. segallai</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Scythrophrys sawayae</i>	-	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Scythrophrys sp.</i>	-	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Rupirana cardosoi</i>	-	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Leptodactylus latrans</i>	2	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1
<i>L. fuscus</i>	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1
<i>Adenomera andreae</i>	-	2	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Lithodytes lineatus</i>	-	2	1	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Hydrolaetare schmidti</i>	3	2	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	-
<i>Physalaemus cuvieri</i>	2	2	0	0	0	1	1	1	0	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Ph. nattereri</i>	2	2	1	0	0	1	1	1	0	0	2	1	0	1	0&1	0	-	1	1
<i>Edalorhina perezii</i>	-	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1
<i>Engystomops petersi</i>	-	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-
<i>Pleurodema diplolister</i>	3	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	-	2	1	0	0	1	1	2	0	0	2	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	-	0	1	?	1	0	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?

	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133
<i>Crossodactylodes bokermanni</i>	0	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	-	-	-	-	-	0
<i>C. itambe</i>	0	1	2	1	0&1	0	1	0	1	1	0	0	0	-	-	-	-	-	0
<i>C. izecksohni</i>	0	1	2	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	-	-	-	-	-	0
<i>C. septentrionalis</i>	0	1	2	2	1	0	1	0	1	1	0	0	0	-	-	-	-	-	?
<i>C. pintoii</i>	1	1	2	2	0	0	1	0	1	1	0	1	0	-	-	-	-	-	?
<i>Paratelmatoobius cardosoi</i>	1	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	2	1	1	0
<i>Pa. gaigeae</i>	1	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>Pa. poecilogaster</i>	1	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	2	0
<i>Pa. lutzii</i>	1	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	-	-	-	-	-	0
<i>Pa. yepiranga</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pa. mantiqueira</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pa. segallai</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Scythrophrys sawayae</i>	2	1	2	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	0
<i>Scythrophrys sp.</i>	2	1	2	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	0
<i>Rupirana cardosoi</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	2	0	0	1
<i>Leptodactylus latrans</i>	0	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	3	0	0	1
<i>L. fuscus</i>	1	1	2	2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1
<i>Adenomera andreae</i>	1	1	3	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Lithodytes lineatus</i>	0	1	2	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	2	0	0	1
<i>Hydrolaetare schmidti</i>	0	1	2	2	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1
<i>Physalaemus cuvieri</i>	1	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>Ph. nattereri</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Edalorhina perezii</i>	0	1	3	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Engystomops petersi</i>	0	1	3	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>Pleurodema diplolister</i>	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	0	0	-	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	?	0	-	2	?	?	?	1	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	?

	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152
<i>Crossodactylodes bokermanni</i>	-	2	2	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>C. itambe</i>	-	2	2	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>C. izecksohni</i>	-	2	2	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>C. septentrionalis</i>	?	2	2	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>C. pintoii</i>	?	2	2	0	-	1	1	1	0	1	?	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>Paratelmatoobius cardosoi</i>	-	2	2	0	-	-	-	1	0	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Pa. gaigeae</i>	-	2	2	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Pa. poecilogaster</i>	-	2	2	0	-	-	-	1	0	1	1	1	1	-	0	1	-	1	0
<i>Pa. lutzii</i>	-	2	2	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Pa. yepiranga</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pa. mantiqueira</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pa. segallai</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Scythrophrys sawayae</i>	-	2	2	0	-	1	0	0	0	1	1	0	-	-	-	-	-	-	0
<i>Scythrophrys sp.</i>	-	2	2	0	-	-	-	-	-	1	-	0	-	-	-	-	-	-	0
<i>Rupirana cardosoi</i>	0	0	1	0	-	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>Leptodactylus latrans</i>	2	2	2	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>L. fuscus</i>	2	2	2	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0&1
<i>Adenomera andreae</i>	0	0	1	0	-	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Lithodytes lineatus</i>	1	2	2	0	-	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0	1	-	1	0
<i>Hydrolaetare schmidti</i>	1	2	1	0	-	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	-	1	1
<i>Physalaemus cuvieri</i>	0	0	2	0	-	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Ph. nattereri</i>	0	0	1	0	-	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Edalorhina perezii</i>	-	2	2	0	-	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Engystomops petersi</i>	1	0	1	0	-	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	-	0	0
<i>Pleurodema diplolister</i>	0	1	2	0	-	1	2	1	0	1	1	1	1	0	1	1	-	0	0
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	0&1	2	2	0	-	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	1	1	?	1

	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222	223	224
<i>Crossodactylodes bokermanni</i>	1	2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	-	0	0	1
<i>C. itambe</i>	1	2	1	0	1	1	1	0	1	0	0	-	0	0	1
<i>C. izecksohni</i>	1	2	1	1	1	2	1	0	1	0	0	-	0	0	1
<i>C. septentrionalis</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	-	0	?	?
<i>C. pintoii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paratelmatoobius cardosoi</i>	1	2	1	0	1	1	1	0	0	0	0	-	0	1	1
<i>Pa. gaigeae</i>	1	2	1	0	1	1	1	0	0	0	0	-	0	1	1
<i>Pa. poecilogaster</i>	1	2	1	0	1	1	1	1	-	0	0	-	0	1	1
<i>Pa. lutzii</i>	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	0	-	0	1	1
<i>Pa. yepiranga</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	-	0	1	1
<i>Pa. mantiqueira</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	-	0	1	1
<i>Pa. segallai</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	-	0	1	1
<i>Scythrophrys sawayae</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	-	0	1	1
<i>Scythrophrys sp.</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	-	0	1	1
<i>Rupirana cardosoi</i>	1	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	-	0	2	0
<i>Leptodactylus latrans</i>	1	2	2	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	3	0
<i>L. fuscus</i>	0	-	-	-	1	0	2	1	-	1	1	1	0	2	0
<i>Adenomera andreae</i>	0	-	-	-	0	-	2	1	-	1	1	1	1	1	0
<i>Lithodytes lineatus</i>	0	-	-	-	0	-	2	0	0	1	1	0	0	2	0
<i>Hydrolaetare schmidti</i>	1	1	0	0	0	-	1	?	?	?	?	?	0	?	?
<i>Physalaemus cuvieri</i>	1	1	1	0	0	-	0	0	0	1	1	0	0	2	0
<i>Ph. nattereri</i>	1	1	1	0	0	-	0	0	0	1	1	0	0	3	0
<i>Edalorhina perezi</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Engystomops petersi</i>	0	-	-	-	0	-	0	0	0	1	1	0	0	2	0
<i>Pleurodema diplolister</i>	0	-	-	-	0	-	2	0	0	1	1	0	0	2	0
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	1	0	0	0	0	-	1	0	0	1	1	0	0	2	0
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	-	0	0	-	0	2	0

Capítulo 2: Osteological data reveal new synapomorphies for the bromeliad-dwelling genus *Crossodactylodes* (Anura: Leptodactylidae: Paratelmatoibiinae)

Igor Rodrigues Fernandes^{1, 3}, Bárbara Fernandes Zaidan¹, Marcus Thadeu Teixeira Santos^{1,2}, Paulo Christiano de Anchieta Garcia¹.

¹*Instituto de Ciências Biológicas, UFMG – Universidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Zoologia, Laboratório de Herpetologia, Avenida Antônio Carlos, 6627, Pampulha, 31270-910, Belo Horizonte, MG, Brazil.*

²*Laboratório de Herpetologia, Departamento de Biodiversidade e Centro de Aquicultura (CAUNESP), Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (UNESP), 13506-900, Rio Claro, SP, Brazil.*

³*Corresponding author. E-mail: rodriguesigor@yahoo.com.br*

Abstract

Crossodactylodes is a leptodactylid genus of tiny bromeligenous frogs endemic to Brazil. Phylogenetic studies of the genus have increased in recent years; however, studies focused on its osteology and on recognizing morphological synapomorphies for the genus and its close relatives are still scant. Here we provide detailed osteological descriptions and comparisons for three of the five species currently recognized in *Crossodactylodes* and investigate the phylogenetic relationships within the genus by a total evidence analysis, combining molecular, morphological, and natural history characters. The osteology of the studied species shows little variation, and most of the differences involve the relative size of structures. Three discrete differences were

especially noted (presence vs. absence of a vertebral fusion; presence vs. absence of a humeral crest fusion; and presence vs. absence of a lateral process on the frontoparietal). The recovered phylogenetic relationships generally agree with those of previous studies and the analysis reveal new synapomorphies for clades and taxa. The relationship of *Crossodactylodes* with its sister genus *Paratelmatobius* is supported by eight characters including: ventral crest/humerus width proportion ≥ 1 ; medial crest/humerus width proportion ≥ 1 ; and lateral crest/humerus width proportion ≥ 1 . The monophyly of *Crossodactylodes* is supported by 13 synapomorphies including: nasals closely separated or in contact; nasal in contact with maxilla; absence of columella; lateral orientation of the sacral diapophysis; and terminal phalanges T-shaped. The analysis also recovered synapomorphies for some clades within *Crossodactylodes* (e.g., the clade comprising all species but *C. bokermanni* is supported for instance by the absence of vomerine teeth, vocal slit and dorsolateral fold; and the clade comprising *C. izecksohni*, *C. itambe*, and *C. septentrionalis* is supported by the anterior ramus of the pterygoid-maxilla joint position aligned to the optic fenestra.

Key words: anatomy, systematics, evolution, morphology.

Research highlights

The osteology of *C. bokermanni*, *C. izecksohni* and *C. itambe* varies little.

New morphological support was found for *Crossodactylodes* + *Paratelmatobius* and *Crossodactylodes*.

C. pinto is the sister group of *C. izecksohni*, *C. itambe* and *C. septentrionalis*.

Introduction

Crossodactylodes Cochran 1938 is a Leptodactylidae Werner 1896 genus of tiny endemic Brazilian frogs (Santos et al., 2020a). It is allocated in the subfamily Paratelmatobiinae Ohler and Dubois 2012 and composed by five species: *C. pinto* Cochran 1938; *C. bokermanni* Peixoto 1983 “1982”; *C. izecksohni* Peixoto 1983 “1982”; *C. septentrionalis* Teixeira, Recoder, Amaro, Damasceno, Cassimiro, and Rodrigues 2013; and *C. itambe* Barata, Santos, Leite, and Garcia 2013 (Santos et al., 2020a). Unlike the other genera embedded within the Paratelmatobiinae, species of *Crossodactylodes* are strictly associated with bromeliads (Santos et al., 2020a). They occur in the Atlantic Forest domain in the states of Bahia, Espírito Santo, and Rio de Janeiro (*C. pinto*, *C. bokermanni*, *C. izecksohni*, and *C. septentrionalis*) and in a transition area between the Atlantic forest and the Cerrado domains in the state of Minas Gerais (*C. itambe*). The species are, so far as known, almost always restricted to their type localities (Santos et al., 2020b).

Crossodactylodes was originally described in the family Leptodactylidae (Cochran, 1938) and later the same author suggested a close relationship with the genus *Crossodactylus* Duméril and Bibron 1841 (Cochran, 1955). After these works, the genus was placed in the Grypiscini tribe of Telmatobiinae (Leptodactylidae) together with *Cycloramphus* Tschudi 1838 and *Zachaenus* Cope 1866 (Lynch, 1971). A few years later, Heyer (1975) grouped *Crossodactylodes* with *Paratelmatobius* Lutz and Carvalho 1958, *Scythrophrys* Lynch 1971 and other genera, such as *Cycloramphus*, *Hylodes* Fitzinger 1826, and *Thoropa* Cope 1865 in the informal unit named Grypiscines. Later, the genus was, for the first time, included in a phylogenetic analysis based on extensive taxon and gene sampling and it was unambiguously grouped with the genera *Rupirana* Heyer 1999, *Paratelmatobius*, and *Scythrophrys* (Fouquet et al.,

2013). Based on this arrangement, the authors proposed the new subfamily Crossodactylodinae, but this name is a junior synonym of Paratelmatoibiinae (Dubois, 2013). Subsequently, the monophyly of *Crossodactylodes* as well as the intergeneric relationships among the Paratelmatoibiinae has been corroborated by other studies (Teixeira et al., 2013; Santos et al., 2020a, b).

Despite being described many years ago, studies with the genus *Crossodactylodes* have only increased in recent years (Santos et al., 2020a, b; 2021). However, studies focused on testing and recognizing morphological synapomorphies for the genus are still scarce. Furthermore, there are almost no papers related to its osteology. Basically, Lynch (1971), in a study with a broad taxon sampling, provided the osteological description of *C. pintoi* as well as a comparison with other Leptodactylidae genera. Gomes (1988) provided an osteology description and comparison of *C. bokermanni* and *C. izecksohni*, only available in Portuguese. Then, in the description of *C. septentrionalis*, Teixeira et al. (2013) provided a succinct comparison of the skull osteology of the species until then described.

Osteological data have already provided informative characters to assess the phylogenetic relationships and to recognize synapomorphies for clades and species in other leptodactylids (Ponssa, Jowers and de Sá, 2010a). To address this knowledge shortfall in *Crossodactylodes*, we here comparatively describe the osteology of three species: *C. bokermanni*, *C. izecksohni* and *C. itambe*; used the newly acquired information to assemble a combined character matrix consisting of morphological, natural history and molecular data; and investigate the phylogenetic relationships within the genus by a total evidence analysis, providing new synapomorphies for clades and taxa.

Material and Methods

To describe the osteological anatomy, we used two males of each of the following species: *Crossodactylodes bokermanni*, *C. itambe* and *C. izecksohni*. For the phylogenetic purposes, we also analyzed the osteology of two males of *Paratelmatobius cardosoi* Pombal and Haddad 1999, two males of *Paratelmatobius gaigeae* (Cochran 1938), three males of *Scythrophrys sawayae* (Cochran 1953) and one male of *Rupirana cardosoi* Heyer 1999. Specimens are housed at Coleção de anfíbios do Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil (CCT-UFMG), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, São Paulo, Brazil (MZUSP) and Coleção de Anfíbios Célio F. B. Haddad, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brazil (CFBH) (Fernandes 2022, Appendix 1).

To access bone morphology, we used clarification and staining technic (Dingerkus and Uhler 1972). To illustrate the structures, photographs were taken using the Leica stereoscopic microscope M205A and the Leica Application Suite 4.0 software (Leica Microsystems, Switzerland). The anatomical nomenclature followed Lynch (1971) and Duellman and Trueb (1994) for cranial and postcranial general morphology, Pugener and Maglia (2007) for olfactory capsule, Fabrezi (1992) for carpus, Fabrezi (1993) for tarsus, Fabrezi (2001) for prepollex and prehallux and Ponssa, Goldberg and Abdala (2010b) for sesamoids.

For the phylogenetic analyses, we assembled a combined matrix (Fernandes 2022) consisting of molecular, morphological (external morphology and osteology) and natural history data (non-molecular matrix in the Supplementary file S1). The molecular

characters comprised sequences generated by Santos et al. (2020a,b) for three mitochondrial: the heavy strand transcription unit 1 (12S and 16S rRNA genes, plus the intervening tRNAvaline gene), the cytochrome c oxidase subunit I, the cytochrome b; and five nuclear: proopiomelanocortin A, recombination-activating protein 1, rhodopsin, tensin 3, and tyrosinase gene fragments, totaling ~ 6360 base pairs. Voucher and GenBank accession numbers are given in the Supplementary File S2 (Fernandes 2022). The non-molecular matrix comprises 97 characters, including 25 characters of external morphology and natural history, which were adapted from Santos et al. (2020a), and 72 osteological characters (Supplementary file S3). Of these, 19 characters are proposed for the first time in this study. The character propositions followed the logical basis of Sereno (2007).

As ingroup, we included the five described species of *Crossodactylodes*. To access a more complete evolutionary picture of species relationships, we opted to include *C. pintoii* and *C. septentrionalis* in the analyses, despite some amount of missing data. These species are known from only a few specimens (Santos et al. 2020a) and, therefore, it was not possible to apply the clarification and staining technic to them. To codify the character states for these species, we used information available in Lynch (1971) and Teixeira et al. (2013). As outgroup, we used species of the other genera of the subfamily Paratelmatoibiinae: *Paratelmatoibius cardosoi*, *P. gaigeae*, *Scythrophrys sawayae* and *Rupirana cardosoi*.

A total evidence parsimony implicit enumeration analyses was performed in TNT (Goloboff, Farris and Nixon 2003) using the combined matrix aforementioned. Transformational steps were unordered and unweighted and molecular gaps were considered a fifth state. The memory settings were adjusted to retain 10000 trees and the outgroup (*Rupirana cardosoi*) was selected based on previous phylogenetic studies

(Fouquet et al. 2013; Santos et al. 2020a, b). The Bremer support values were calculated with 30 steps suboptimal trees and Jackknife with 100000 replications.

Results

Crossodactylodes osteological description

Skull, shape and proportions (Fig. 1)

Cranium is wider than long. Its maximum width is at the maxillar-quadratojugal articulation level, in the orbital caudal third length. Rostrum, orbits and prootics with $1/4$, $1/2$ and $1/3$ of the cranium total length respectively. Orbits anterior borders aligned to the sphenetmoid anterior margin (slightly trespassing in *C. itambe*). Braincase is about $1/3$ of the cranium's total width. Prootic is longer than wide.

Neurocranium (Fig. 1 and 2)

The paired nasal capsules form the anteriormost part of the neurocranium. The capsules are completely cartilaginous, except the septomaxilla and the *septum nasi*, which are almost totally mineralized. Together they are trapezoid shaped with the anterior region slightly wider than the posterior. Along its anteroposterior length, the width decreases to the final third and then increases from there. The *septum nasi* divides the nasal capsules, leaving a small gap between them. This gap progressively widens posteriorly. There is no prenasal process and the anterior nasal plates are straight (slightly concave in *C. izecksohni*). The alary cartilages, anterolaterally located to the anterior nasal plate, have a concave posterior margin, connecting the premaxillae to the olfactory apparatus and forming part of the fenestra endonarina. Posteriorly to the alary cartilages, the oblique cartilage extends posterolaterally from the anterior nasal plate,

forming the posteromedial part of the fenestra endonarina (Fig. 2). The septomaxilla fills laterally nearly half of the fenestra endonarina's area (Fig. 2). The *paries nasi* is located ventrally to the oblique cartilage and projects anterolaterally connecting with the maxilla near the premaxilla articulation. From the intermediate region of the *paries nasi* arises a posterolaterally oriented process with approximately 1/3 of the nasal capsule's length. Another process arises posteromedially from the *planum antorbitale* intermediate region and projects against the posterolaterally oriented process almost forming a bridge. The *planum triangulare* connects laterally with the maxilla through two cartilage processes. The anterior process is smaller than the posterior and the last one is connected with the pterygoid's anterior process. The postnasal wall articulates with the sphenetmoid.

Sphenetmoid, prootics and exoccipitals form a cohesive structure, completely ossified and without defined limits. The sphenetmoid can be seen dorsally and ventrally. Dorsally it is seen as a strip anterior to the frontoparietals, covered mostly by the frontoparietals and slightly by the nasals. Ventrally, it invests the optic fenestra forming part of its anterodorsal margin and is partially covered medially by the cultriform process of the parasphenoid and anteriorly by neopalatines and vomers.

Posterior to the sphenetmoid, the prootics invest both the oculomotor and the prootic foramina. Between the prootic foramina and the axilla of the posterolateral process of the parasphenoid there is a crest. The crest form follows the parasphenoid lateral margin shape and extends until the optic fenestra. Laterally the rectangular shape auditory capsules occupy a vast part of the posterior braincase. The alar process of the parasphenoid covers ventrally part of the prootic and extends to the medial third of the auditory capsules. In dorsal view the prootics are partially covered by the frontoparietals. Its medial margins that contact the frontoparietals and the exoccipitals

are higher than the lateral margins, forming well-developed epiotic eminence and otic crest. In dorsal view, laterally to the auditory capsules the parotic crest region is ossified medially and cartilaginous laterally. In ventral view the prootic is partially ossified in the lateral region.

The optic fenestra is larger anteroposteriorly and represents about 20% of the orbital length. The prootic foramen is larger laterally and its size is equivalent to the optic foramen (smaller in *C. izecksohni*). The oculomotor foramen is circular, smaller than the other foramina and well delimited.

Medially to the prootics there is the exoccipital. Its medial junction delimits the magnum foramen and posteriorly their condyle connects the cranium to the vertebral spine.

Dorsal dermal investing bones (Fig. 1a)

The nasals are the most rostral dermic bones. They are rectangular, widening laterally, with relatively straight edges (except for the medial edge, which is convex). They are slightly inclined anteromedially and medially separated by a large gap. Dorsally, they invest the *tectum nasi* (except the anterior 1/4). Posteromedially, they articulate with the sphenetmoid and laterally with the preorbital process in the *pars facialis* of the maxilla.

Posterior to the nasals, the frontoparietals, are rectangular widening anteroposteriorly. Their anterior and posterior margins are convex. In *C. izecksohni*, from the anterior third of the lateral margins arises a small process. In their posterior third, adjacent to the auditory capsule, there is a short lateral expansion that narrows subtly to the posterior end of the frontoparietals.

Ventral dermal investing bones (Fig. 1b)

The vomers are the anteriormost ventral bones. They are poorly developed and largely separated medially. They are composed by anterior, prechoanal, postchoanal and posterior processes. The anterior process extends until the *paries nasi* posterolateral process basis. The pre and postchoanal processes form the anterior and posteromedial parts of the choanal fenestra. The posterior process is toothless (teeth present in *C. bokermanni*), projects posteromedially and overlaps the *solum nasi* extending to the anterior third of the sphenethmoid. In *C. bokermanni*, the vomerine teeth (2-3) lie on a mediolaterally oriented plate.

The neopalatines are posteriorly located to the vomer. They are long, slender and concave posteriorly. They overlap the *planum orbitale* ventrally and go along with it from the sphenethmoid to the maxilla. The sphenethmoid articulation is laterally located in relation to the vomerine articulation.

The parasphenoid has an inverted T-shape. The cultriform process extends to the posterior third of the sphenethmoid. Its posterior margin is convex. Its lateral margins do not reach any of the ventral foramina or fenestra. It is wider in the optic fenestra region alignment which corresponds to the half of the braincase width at the same level. Posteriorly it narrows down to the alary processes. The alary process has approximately 1/3 of the cultriform process length and extends laterally up to half of the auditory capsule width. They are slightly posterolaterally directed. The posteromedial process is distinct, has half of the alar process length and do not reach the magnum foramen.

Maxillary arcade (Fig. 1)

The maxillary arcade is complete and unfused. It is composed by premaxillae, maxillae and quadratojugal. Only the latter is toothless. The premaxillary and maxillary

teeth are conical and bicuspid (lingual and lateral separated by a depression). The premaxillae are medially separated by a narrow gap and laterally overlapped by the maxillae. The palatine processes of the premaxillae are slightly separated (about the *septum nasi's* width) and together form a triangular projection. This process extends to the anterior third of the nasal capsule's length. The alary processes of the premaxillae have a posterior concavity and slightly narrow basis. They have about half of the premaxillaries' width. In relation to the mediolateral axis, they are dorsally oriented. In relation to the anteroposterior axis, they are posteriorly directed. The maxilla bears an anteriorly well-developed *pars facialis*. In its posterior region, overlapping the antorbital cartilage, the orbital process articulates with the nasal. The quadratojugal is slender anteriorly and widens posteriorly to form the mandibular articular surface, along with the palatoquadrate. The quadratojugal articulates anteriorly and posteriorly with the maxilla. Laterally, it articulates with the ventral ramus of the squamosal and medially with the posterior ramus of the pterygoid.

Mandible (Fig. 3)

The mandible is posteriorly concave. There is an enlargement from its posterior third. The mentomeckelian is rectangular and its medial articulation is straight or slightly concave. The dentary extends to the second third of the mandible's total length. It articulates anterolaterally with the Meckel's cartilage. The Meckel's cartilage articulates anteriorly with the mentomeckelian and posteromedially with the angulosplenic. The angulosplenic covers most of the mandible medial surface, investing in about 90% of it. The pars articularis region is cartilaginous. The coronoid process is elliptic and have approximately the same width as the angulosplenic.

Hyolaringeal apparatus (Fig. 3)

The hyoid is almost completely cartilaginous, except for its posteromedial process. The hyoid is longer than wider (65%). The hyoglossal sinus is U-shaped and its concavity reaches about the anterolateral process base. The anterolateral process is short (20% the hyoid body's length) and relatively narrow. Its base is thinner than its top. The alary process is slender and posterolaterally curved. It bears an anteriorly directed, slender, straight anterior process. The anterior process is approximately half of the hyoid body's length. The posterolateral process is thin and posteromedially oriented. It is about 1/3 of the hyoid body's length. The posteromedial process is osseous, straight, and cylindrical, with dilated ends. It is about the same hyoid body's length.

The larynx is a globular structure. The arytenoid cartilages are valve-shaped, separated medially. The cricoid cartilage forms a complete ring, perpendicularly oriented to the anteroposterior axis. The esophagic process is distinct (indistinct in *C. izECKsohni*) and thin. The bronchial processes are slender and distally divided.

Suspensory apparatus (Fig. 1b and 2)

The pterygoids are slender and partially cartilaginous. They are triradiated with anterior, posterior and medial ramus. The anterior ramus is the longest. The length proportion of the posterior/anterior ramus is 1/2, and of the medial/anterior ramus is 1/3. The anterior ramus articulates with the maxilla at the level of the optic fenestra (beyond the anterior margin level of the optic fenestra in *C. itambe*). The medial ramus articulates with the prootic.

The squamosal is T-shaped and bears an anterior zygomatic ramus, a posterior otic ramus and a ventral ramus (Fig. 2). In dorsal view, the zygomatic and otic rami together are S-shaped. The three rami are about the same length. The ventral ramus narrows at its base where its width is about 1/3 of the ramus length (1/5 in *C. itambe*).

The zygomatic ramus extends to the posterior third of the orbit (to the midpoint in *C. izecksohni*) and do not articulate with other cranial components. The anterior end of the zygomatic ramus does not extend beyond the anterior margin of the optic fenestrae (does or does not extend in *C. itambe*). The free end of the zygomatic ramus is pointed; of the otic ramus is rounded. The otic ramus articulates with the cartilaginous part of the parotic crest.

Pletral apparatus (Fig. 2)

The operculum is discoid, partially mineralized (mainly on its anterior margin) and leaves a small anteromedial slit in the exposed oval window (semicircular). Degrees of mineralization vary between individuals of the same species. This is the only structure present in this apparatus.

Axial post cranial skeleton (Fig. 4)

The axial skeleton is composed of eight presacral vertebrae, sacral vertebra and urostyle, all procelic elements. Presacral vertebra VIII and the sacral vertebra are fused (except in *C. bokermanni*). These fused vertebrae bear the transverse process of vertebra VIII and the sacral diapophysis. Due to this fusion, the spinal nerve that normally exits the medulla between consecutive vertebrae centers is placed in a foramen of the synostotic structure. Cervical cotyles follow the class I Lynch's (1971) arrangement. The intercotylar region is straight in *C. bokermanni*, slightly concave in *C. itambe* and slightly convex in *C. izecksohni*. The vertebral center of the atlas is larger than that of the other vertebrae. Neural spines are present in all vertebrae. The neural spines decrease in size from the anterior to the posterior region, forming a slightly concavity in vertebral column, that can be seen in lateral view. The neural spines of the presacral vertebrae I and II articulate. The orientation of the transverse processes of the presacral

vertebrae is: II, VII and VIII - anterolateral; III, IV, V - posterolateral; VI - posterolateral or lateral. The relative size of the transverse processes is: III > IV > V > VI > VII > VIII \approx II. The transverse process of the presacral vertebra III is the largest one. Presacral vertebra I lacks transverse process.

The sacral vertebrae diapophysis progressively expands laterally. The distal portion is approximately two times larger than the proximal. The shape of its lateral margin is convex. The size of the sacral diapophysis is approximately the same as of the presacral vertebra VII (in *C. bokermanni* \approx IV). The sacral diapophysis is laterally oriented. The ilio-sacral joint appears to be Emerson's (1982) type II B and has a mineralized sesamoid.

The urostyle is slender and unfused to the sacral vertebra. The intervertebral joint is bicondylar, and the length of the urostyle is slightly shorter than that of the preurostylar vertebral region. In the urostyle dorsal region, a crest extends to its posterior third (in *C. bokermanni* up to the middle). The height of the crest decreases from the anterior to the posterior region.

Pelvic girdle (Fig. 5)

The pelvic girdle is formed by the ilium, the ischium and the pubis. The medial margins of the ilium are U-shaped. Each half of the ilium articulates medially with the opposite half in its posterior region without fusing. Anteriorly to the medial articulation region, the ilium presents a short oval process with the same width of the body of the ilium and laterally directed. Anteriorly to this process, there is a rudimentary ridge that runs along almost the entire ilium length. On its anterior margin, the ilium articulates with the sacral vertebra, posteriorly with the ischium and posteroventrally with the pubis. The pelvic plate is rounded with the acetabular fossa at its center. The fossa is

formed anterodorsally by the ilium, posterodorsally by the ischium and ventrally by the pubis. The supra-acetabular expansion of the ischium is as rudimentary as the pre-acetabular expansion of the ilium. The pubis is the only element of the pelvic girdle that has non-ossified regions.

Hind limb and pes (Fig. 7)

The femur is slightly sigmoid in dorsal and ventral views. Femur and tibiofibula are approximately the same length. The femur bears a lateral crest over 2/3 of its length that begins near the acetabular joint. The proximal region of the crest is oval shaped. It has about 20% of the femur width (30% in *C. izecksohni*) and tapers distally. The tibiofibula is completely fused medially and has a conspicuous intermediate sulcus. In the proximolateral region of the tibia, there is a short ridge (1/7 of the tibial length) and approximately 30% of the tibial head width. Within the femur-tibiofibula joint, the graciella sesamoid is mineralized, rounded and medially located.

The tarsus is composed of Tibiale, Fibulare, Y element, Distal tarsal I and Distal tarsal 2-3. Tibiale and fibulare are fused at their proximal and distal ends and have a free middle region with a large separation. Their lengths correspond to 2/3 of the femur. On the plantar surface, near the tibulare/fibulare-tibiofibula joint, there is a mineralized and laterally convex sesamoid cartilage. The element y is oval-shaped and articulates with the tibiale, proximal element of the prehallux, Distal tarsal I and Metatarsal I. Distal tarsal I is trapezoidal, short and articulates with the tibiale, Metatarsals I and II, and Distal tarsal 2-3. The Distal tarsal 2-3 is laterally elongated and articulates with the tibiale, fibulare, Metatarsals II and III. Fibulare articulates directly with Metatarsals IV and V. On the plantar surface, adjacent to the Metatarsal IV-fibulare joint, there is a mineralized (plantar) sesamoid.

The phalangeal formula is: 2-2-3-4-3. The end phalanxes are T-shaped. The prehallux is composed of three elements: the two proximal elements are quadrangular and the distal one is conical with a rounded end.

Pectoral girdle (Fig. 6)

The pectoral girdle is arciferal. It is wider than long (considering clavicles and coracoid only) and its length is about 70% of the width (except in *C. bokermanni*, in which is 50%). There are no visible boundaries between omosternum and episternum. The undivided structure may have proximal mineralization (the episternal region). Its shape is cylindrical with a dilated or narrowed end in the omosternum region. Epicoracoids are partially mineralized, curved, and their middle region completely overlaps one to another. In ventral view, the right epicoracoid overlaps the left. The clavicles are “C” shaped with anterior concavity. They do not reach the glenoid fossa. Procoracoids have the shape of the clavicles and can be completely mineralized laterally.

Coracoids are cylindrical with dilated ends. Its lateral end forms the caudal part of the glenoid fossa. The lateral end width corresponds to approximately 60% of the medial (equal sized in *C. bokermanni*).

The mesosternum and xiphisternum are not differentiable. The proximal part may be mineralized and the distal part is usually cartilaginous.

The scapula is rectangular with dilated ends and its length is similar to that of the coracoid. Both its anterior and posterior margins are S-shaped. Its proximoposterior margin forms part of the glenoid fossa and articulates with the procoracoid. The proximoanterior margin articulates with the clavicle. Dorsally, the scapula articulates with the cleithrum, a laminar structure with a bifid distal end. The anterior branch is

longer than the posterior and bears a longitudinal crest. The suprascapular cartilage rests dorsally on the cleithrum and extends from the lateral to the medial region, surpassing the cleithrum medial margins. The scapula-clavicle suture is visible.

Fore limb and manus (Fig. 7)

The humerus is robust and remarkably differentiated from the other bones. It bears a well-developed lateral ridge, which is as wide as the humerus. It extends from the distal articular region to the half of the humerus length, where it fuses with the medial crest (equally developed) on the dorsal surface of the humerus (in *C. itambe* it is unfused and it extends up to the distal third of the humerus). The ventral crest is well developed and wider than the humerus. It extends, in *C. bokermanni*, from the humeral head to the end of the distal part of the humerus (*eminentia capitata*). In *C. izecksohni*, it extends to the proximal third of the humerus (near the head of the humerus). In *C. itambe* it extends to half of the humerus length.

The radioulna is fused along its entire length. However, in the proximal region, the sutures are less visible, and the intermediate sulcus is thinner.

The carpus consists of 6 elements, ulnar, radial, Distal carpal element 3-4-5, Distal carpal element 1, Y element and proximal element of the prepollex. This conformation represents the type C of Fabrezi (1992). Metacarpal I bears a rounded nuptial process on the medial surface of its distal end. The process width is equivalent to the metacarpal and is restricted to its distal third. On the hand dorsal surface, a bony sesamoid (pararadial) overlies the distal radial end close to the joint region. The palmar sesamoid is mineralized and rounded and overlies the distal carpal element 3-4-5.

The phalangeal formula is 0-2-2-3-3 and the relative finger size is IV>V>III>II. The distal end of the terminal phalanges is T-shaped.

The prepollex has two ossified elements. The proximal element is squared, and the distal element is finger-shaped. The distal element seems to result from the fusion of two distinct elements. The distal element has a proximoabaxial process that extends to half of the proximal element.

Crossodactylodes brief osteological comparison

Osteological comparison was performed with the species *C. pintoi* (Lynch 1971), *C. bokermanni* (Gomes 1988), *C. izecksohni* (Gomes 1988) and *C. septentrionalis* (Teixeira et al. 2013) and the differences are summarized in Table 1.

Phylogenetic analysis, support and morphological synapomorphies (Fig. 8)

A single most-parsimonious tree of 2891 steps was found and recovered *Crossodactylodes* as most closely related to *Paratelmatobius* with strong support (99% Jackknife and 15 Bremer). The clade formed by these two genera is supported by 8 morphological putative synapomorphies: squamosal ramus extending until the posterior third of the orbit; presence of posterior narrowing of the cultriform process of the parasphenoid; coracoid posteriorly directed; ventral crest/humerus width proportion ≥ 1 ; medial crest/humerus width proportion ≥ 1 ; lateral crest/humerus width proportion ≥ 1 ; lateral crest/humerus length proportion 1/3-2/3; and absence of tarsal fold (Fig. 8; Supplementary file S3).

The genus *Paratelmatobius* (100% Jackknife and 22 Bremer) is supported by the putative synapomorphies: sphenethmoid-nasal contact absent; pterygoid's anterior ramus-maxilla joint region aligned to the optic fenestra (homoplastic with *C. izecksohni*,

C. itambe and *C. septentrionalis*); alary process of the premaxilla dorsally oriented; contact between vomer and neopalatine; one element composing the distal part of the prepollex; humerus paraventral crest present; distal end of finger I acuminate (homoplastic with *C. septentrionalis*); and belly ventral skin contrast present (Fig. 8; Supplementary file S3).

Crossodactylodes (99% Jackknife and 13 Bremer) is recovered as monophyletic and supported by the following putative synapomorphies: nasals closely separated or in contact; nasal in contact with maxilla; absence of columella; lateral orientation of the sacral diapophysis; terminal phalanges T-shaped; lateral crest/femur width proportion of 1/5; nuptial pads spicules number < 20; nuptial pads spicules large; disc on fingers II–IV; toes II–IV without integument projection; cloacal flap length/width proportion \geq 1/2; oviposition in bromeliads; and deposition of a single egg (Fig. 8; Supplementary file S3).

The clade formed by all species of *Crossodactylodes* but *C. bokermanni* (94% Jackknife and 4 Bremer) is supported by the putative synapomorphies: vomerine teeth absent; vocal slit absent (homoplastic with *P. gaigeae*); dorsolateral fold absent; and male dorsal skin coarsely granular (Fig. 8; Supplementary file S3). A single ambiguous synapomorphy: pterygoid's anterior ramus-maxilla joint region aligned to the optic fenestra supported the clade formed by *C. izecksohni* + *C. itambe* + *C. septentrionalis* (35% Jackknife and 1 Bremer). This character evolved independently in *Paratelmatoobius* (Fig. 8; Supplementary file S3). Finally, the clade formed by *C. itambe* + *C. septentrionalis* (25% Jackknife and 1 Bremer) does not have any morphological synapomorphy (Fig. 8).

Discussion

The phylogenetic relationships recovered in our analysis (Fig. 8) generally agreed with previous molecular and combined analyses (Santos et al. 2020 a, b) and showed a new phylogenetic hypothesis for *C. pinto* among their close relatives *C. izecksohni*, *C. itambe* and *C. septentrionalis*.

The character optimization analysis performed by Santos et al. (2020a) suggested some morphological synapomorphies for the recovered clades. In that study, the clade formed by *Paratelmatobius* + *Crossodactylodes* was supported by the absence of a tarsal fold and here we identified seven additional putative synapomorphies for this clade. For *Paratelmatobius*, Santos et al. (2020a) suggested the belly ventral skin contrast color as a putative synapomorphy and here we recovered seven additional putative synapomorphies for the genus (Fig. 8; Supplementary file S3).

For *Crossodactylodes*, Santos et al. (2020a) suggested the following diagnostic characters: absence of middle ear; nuptial pads as few well-developed spines; fingers II-IV apex expanded; toe membranes absent; conspicuous cloacal flap; reproductive mode 6 and single eggs laid separately from each other. Herein, we found five additional putative synapomorphies for the genus. Furthermore, we separated one composed character (nuptial pad) to better fit in a variable independent proposition (detailed in Supplementary file S3).

Within *Crossodactylodes*, Santos et al. (2020a) suggested three putative synapomorphies for the clade comprising *C. izecksohni* + *C. itambe* + *C. septentrionalis* (i.e., absence of vocal slit; absence of dorsolateral fold; and male dorsal skin coarsely granular. In our analysis, these putative synapomorphies as well as the absence of vomerine teeth, grouped a more inclusive clade (adding *C. pinto*). This difference is

probably due to the absence of *C. pintoi* in the character optimization analysis of Santos et al. (2020a). In our analyses, the clade formed by *C. izecksohni* + *C. itambe* + *C. septentrionalis* has only one putative homoplastic synapomorphy, the anterior ramus of the pterygoid-maxilla joint region aligned to the optic fenestra.

Finally, according to Santos et al. (2020a), the clade comprising *C. itambe* and *C. septentrionalis* share a long zygomatic process of the squamosal bone, passing the anterior margin of the optic foramen. Here, we do not corroborate this finding and this clade lack morphological synapomorphies. This difference is probably due to the polymorphic states found for this character in *C. itambe*, which do not appear in the matrix of Santos et al. (2020a). This character was first proposed as diagnostic for *C. septentrionalis* (Teixeira et al., 2013) and studies with larger sample sizes must be carried out to verify it.

The osteology of the studied species of *Crossodactylodes* shows little variation, and most of the differences involve the relative size of structures. Further analyses may indicate variations in some of these proportions. Regarding to the discrete characters, three differences among the species were especially noted: the presacral vertebra VIII fused to the sacral vertebra (except in *C. bokermanni*); the lateral/medial humeral crest fusion (except in *C. itambe*); and the presence of a lateral process in the frontoparietal (only in *C. izecksohni*).

Vertebral fusion is common in amphibians, particularly of the anterior vertebrae, (Duellman and Trueb, 1994) and can vary intraspecifically (Bornschein, Ribeiro, Blackburn, Stanley and Pie, 2016). This type of synostosis prevents the movement of particular parts, forming an akinetic structure and is frequent among tetrapods in the sacral region due to force demands (Vanburen and Evans, 2016). The species of

Crossodactylodes seem to have similar habits (life cycle associated with bromeliads; Santos et al., 2020a) and changes in this structure are not expected. However, *C. bokermanni*, the species without the vertebral fusion, prefers bromeliads in higher vertical strata (Santos et al., 2020a) and broader vertebral mobility may favor a specific locomotion request. Another hypothesis is that this type of fusion may be related to miniaturization, as occurs in *Brachycephalus* (Ribeiro, Alves, Haddad, and Reis, 2005; Alves, Ribeiro, Haddad, and Reis, 2006; Bornschein et al., 2016). For a better understanding of the evolution of this trait in *Crossodactylodes*, it is mandatory the analysis of specimens of *C. septentrionalis* and *C. pintoii*.

Santos et al. (2020a) mention a greater hypertrophy in the forearm and arm in *C. itambe* and *C. izecksohni* when compared to *C. bokermanni*. Despite arm hypertrophy is related to the humeral crests development (Lynch, 1971), no bone structure matches this observation. In fact, an inverse relationship is shown when we observe the extension of the medial crest, which is greater in *C. bokermanni* compared to the other species. Therefore, humeral crest development may not be so closely related to the apparent hypertrophy in this genus.

The expanded finger tips recovered by Santos et al. (2020a) and here as a putative synapomorphy of *Crossodactylodes* can be related to the terminal phalanx shape. However, the size of the lateral expansions of the terminal phalanx probably affects more the external shape than the phalanx form (different variables). Lynch (1971) considers this phalangeal form and the expanded lateral projections as diagnostic characters for *Crossodactylodes*. The discoid expanded shape of finger tips is related to the enhancement of the contact surface area (Langowski et al., 2018) and this broader surface can promote the adhesive connection necessary to walk on vertical bromeliads leaves (Santos et al., 2020a).

Some species of *Crossodactylodes* are rare, for which an insufficient number of specimens are available in zoological collections (i.e., *C. pintoi* is only known for its type series collected in 1909 and only three adult specimens of *C. septentrionalis* are recorded to date; Santos et al., 2020a). This hampers a broader osteological analysis of the genus. Additional field trips to the type localities of these species and methodologies such as detailed CT scans can fulfill this knowledge gap and better clarify the morphological variation in the genus.

Conclusions

Osteology is a classical taxonomic tool. Even so, there are some Brazilian anuran groups with scarce knowledge about its anatomical features. In our work we found some consistent osteological characters that can diagnose and group the sampled species of *Crossodactylodes* (as the presacral vertebra VIII fused to the sacral vertebra; the lateral/medial humeral crest fusion; and the presence of a lateral process in the frontoparietal). In our phylogenetic parsimony total evidence analysis we found new support for the relationships of: *Crossodactylodes* with its sister genus *Paratelmatoobius* (as the ventral crest/humerus width proportion ≥ 1 ; the medial crest/humerus width proportion ≥ 1 ; and the lateral crest/humerus width proportion ≥ 1); *Crossodactylodes* (as the nasals closely separated or in contact; the nasal in contact with maxilla; and the absence of columella); and clades within *Crossodactylodes* with a new phylogenetic hypothesis for *C. pintoi*. Our results highlight the value of morphological data as an important source of phylogenetic information and contribute to a better understanding of the morphological similarities and variations in *Crossodactylodes*.

Author contributions

Igor Rodrigues Fernandes: conceptualization (equal), formal analysis, investigation (lead), writing - original draft. Bárbara Fernandes Zaidan: investigation (supporting), writing - review. Marcus Thadeu Teixeira Santos: conceptualization (equal), investigation (supporting), writing - review. Paulo Christiano de Anchieta Garcia: conceptualization (equal), supervision (mentorship).

Acknowledgments

This research had the financial support of Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq grant #441497/2020-9 and #477943/2012-8). IRF (grant #381374/2019-01) and BFZ thank Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (IRF FAPEMIG grant #APQ-00290-21) for scholarships. CNPq (grant #151193/2021-5) and FAPESP (grant #2021/06575-1) provided postdoctoral fellowships to MTTs. PCAG thanks CNPq (grant #306777/2014-2) for financial support.

We declare no conflict of interest.

Dataset

Fernandes, I.R., 2022. Crossodactylodes phylogenetics. *Figshare*.
<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.19137845>

References

- Bornschein M.R., Ribeiro L.F., Blackburn D.C., Stanley E.L., Pie M.R., 2016. A new species of *Brachycephalus* (Anura: Brachycephalidae) from Santa Catarina, southern Brazil. *PeerJ*, 4, 2629. doi: 10.7717/peerj.2629.
- Dingerkus, G. and Uhler, L.D., 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52 (4), 229–232.
- Dubois, A. 2013. Crossodactylodinae Fouquet, Blotto, Maronna, Verdade, Juncá, de Sá and Trefaut Rodrigues, 2013 is an invalid junior synonym of Paratelmatobiinae Ohler and Dubois, 2012 (Amphibia, Anura). *Zootaxa* 3700:499–500.
- Duellman, W.E. and Trueb, L., 1994. Biology of amphibians. Baltimore, *Johns Hopkins University Press*.
- Fabrezi, M., 1992. El carpo de los anuros. *Alytes*, 10, 1–29.
- Fabrezi, M., 1993. The anuran tarsus. *Alytes*, 11, 47–63.
- Fabrezi, M., 2001. A survey of prepollex and prehallux variation in anuran limbs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131, 227–248. doi: 10.1006/zjls.2000.0234
- Fernandes, I.R., 2022. Crossodactylodes phylogenetics. *Figshare*. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.19137845>
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., de Sa, R.O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A., Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M., Wheeler, W.C., 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297, 1–370.
- Fouquet, A., Blotto, B.L., Maronna, M.M., Verdade, V.K., Juncá, F.A., de Sá, R.O.,

- Rodrigues, M.T., 2013. Unexpected phylogenetic positions of the genera *Rupirana* and *Crossodactylodes* reveal insights into the biogeography and reproductive evolution of leptodactylid frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 67, 445–457. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.02.009>
- Goloboff, P., Farris, J., Nixon, K., 2003. T.N.T.: tree analysis using new technology. Program and documentation available from the authors and <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>
- Gomes, N., 1988. Osteologia comparada de duas espécies do gênero *Crossodactylodes* Cochran, 1938 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Memórias do Instituto Butantan*, 50, 51–61.
- Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J.P., Gagliardo, R., Haddad, C.F.B.; Kok, P.J.R.; Means, D.B., Noonan, B.P., Schargel, W.E., Wheeler, W., 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299:1-262. DOI: 10.1206/0003-0090(2006)299[1:PSODFA]2.0.CO;2
- Heyer, W.R., 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frogs family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 199, i–iii, 1–55.
- Langowski, J.K.A., Schipper, H., Blij, A., van den Berg, F.T., Gussekloo, S.W.S., van Leeuwen, J.L., 2018. Force-transmitting structures in the digital pads of the tree frog *Hyla cinerea*: a functional interpretation. *Journal of anatomy*, 233 (4), 478-495. doi: 10.1111/joa.12860
- Lynch, J., 1971. Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of Leptodactylid frogs. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History, Miscellaneous Publications*, 53, 1–238.

- Ponssa, M.L., 2008. Cladistic analysis and osteological descriptions of the species of the *L. fuscus* species group of the genus *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46, 249–266.
- Ponssa, M.L., Jowers, M., de Sá, R., 2010a. Osteology, natural history notes, and phylogenetic relationships of the poorly known Caribbean frog *Leptodactylus nesiotus* (Anura, Leptodactylidae). *Zootaxa*, 2646, 1–25. <https://doi.org/10.1111/10.11646/zootaxa.2646.1.1>
- Ponssa, M.L., Goldberg, J., Abdala, V., 2010b. Sesamoids in anurans: new data, old issues. *Anatomical Record*, 293, 1646–1668. <https://doi.org/10.1002/ar.21212>
- Pugener, L.A. and Maglia, A.M., 2007. Skeletal morphology and development of the olfactory region of *Spea* (Anura: Scaphiropodidae). *Journal of Anatomy*, 211, 754–768. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2007.00826.x>
- De Sá, R.O., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W.R., Ponssa, M.L., Stanley, E., 2014. Systematics of the Neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): Phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9, 1–100.
- Santos, M.T.T., Magalhães, R.F., Ferreira, R.B., Vittorazzi, S.E., Dias, I.R., Leite, F.S.F., Lourenço, L.B., Santos, F.R., Haddad, C.F.B., Garcia, P.C.A., 2020a. Systematic revision of the rare bromeligenous genus *Crossodactylodes* Cochran, 1938 (Anura: Leptodactylidae: Paratelmatobiinae). *Herpetological Monographs*, 34, 1–38. <https://doi.org/10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-19-00008>.
- Santos, M.T.T., Magalhães, R.F., Lyra, M.L., Santos, F.R., Zaher, H., Giasson, L.O.M., Garcia, P.C.A., Carnaval A.C., Haddad C.F.B. 2020b. Multilocus phylogeny of Paratelmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) reveals strong spatial structure and

- previously unknown diversity in the Atlantic forest hotspot. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 148, e106819. doi:10.1016/j.ympev.2020.106819.
- Santos, M.T.T., Barata, I.M., Ferreira, R.B., Haddad, C.F.B., Gridi-Papp, M., de Carvalho, T.R., 2021. Complex acoustic signals in *Crossodactylodes* (Leptodactylidae, Paratelmatobiinae): a frog genus historically regarded as voiceless, *Bioacoustics*. doi: 10.1080/09524622.2021.1904443
- Sereno, P.C., 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23, 565–587. doi:10.1111/j.1096-0031.2007.00161.x
- Teixeira Jr. M., Recoder, R.S., Amaro, R.C., Damasceno, R.P., Cassimiro, J., Rodrigues, M.T., 2013. A new *Crossodactylodes* Cochran, 1938 (Anura: Leptodactylidae: Paratelmatobiinae) from the highlands of the Atlantic Forests of southern Bahia, Brazil. *Zootaxa* 3702, 459–472. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3702.5.5>.
- VanBuren C.S., and Evans D.C., 2017. Evolution and function of anterior cervical vertebral fusion in tetrapods. *Biological Reviews*, 92, 608-626. <https://doi.org/10.1111/brv.12245>.
- Zaidan, B.F., 2019. Sistemática Filogenética de *Physalaemus* Fitzinger (Anura: Leptodactylidae) combinando dados moleculares e morfológicos. PhD. Thesis. Universidade Federal de Minas Gerais.

Table 1. Osteological differences between *Crossodactylodes* species. The parenthesis indicates the character correspondence in our analysis. (?) means information not available.

Character	<i>C. bokermanni</i>	<i>C. itambe</i>	<i>C. izecksohni</i>	<i>C. pinto</i>	<i>C. septentrionalis</i>
Orbit, anterior margin, position related to the anterior margin of sphenethmoid (ch 9)	aligned	exceed	aligned	aligned	aligned
Frontoparietal, anterior third, lateral process (ch 5)	absent	absent	present	absent	present
Anterior nasal plate form (ch 10)	straight	straight	concave	?	?
Vomerine odontophores (ch 35)	present	absent	absent	absent	present
Esophagic process (ch 42)	distinct	distinct	indistinct	?	?
Pterygoid, anterior ramus, maxillary joint position related to the optic fenestra (ch 12)	aligned	exceed	aligned	exceed	aligned
Squamosal, ventral ramus, basal narrowing width/ventral ramus length proportion (ch 20)	1/3	1/5	1/3	1/5	1/6
Squamosal, zygomatic ramus, extension related to the orbital length (ch 17)	posterior third	posterior third	half	posterior third	posterior third

Presacral VIII and sacral vertebral fusion (ch 53)	absent	present	present	?	?
Sacral diapophysis length equivalence to the other vertebra (ch 55)	IV	VII	VII	?	?
Dorsal crest/urostyle extension proportion (ch 56)	half	posterior third	posterior third	?	?
Femur, lateral crest width related to the femoral width (ch 71)	20%	20%	30%	?	?
Coracoid, lateral/medial margin width proportion (ch 49)	equivalent	60%	60%	?	?
Pectoral girdle width/length proportion (ch 43)	50%	70%	70%	?	?
Ventral crest/humerus extension proportion	distal third	half	proximal third	?	?
Humerus, lateral crest-medial crest fusion (ch 69)	absent	present	absent	?	?

APPENDIX 1 - Specimens examined

Crossodactylodes bokermanni: BRAZIL: ESPÍRITO SANTO: Castelo (CCT 13769, adult male); Santa Teresa (CCT 14188, adult male).

Crossodactylodes itambe: BRAZIL: MINAS GERAIS: Santo Antônio do Itambé (CCT 14033, 14036, adult males).

Crossodactylodes izecksohni: BRAZIL: ESPÍRITO SANTO: Santa Teresa (CCT 14178, 14219, adult males).

Paratelmatoobius cardosoi: BRAZIL: SÃO PAULO: Santo André (CFBH 12010, 3261, adult males)

Paratelmatoobius gaigae: BRAZIL: SÃO PAULO: Bananal (MZUSP 138661, 132608, adult males).

Scythrophrys sawayae: BRAZIL: PARANÁ: Piraquara (CCT 20658, 20659; CFBH 6063, adult males).

Rupirana cardosoi: BRAZIL: BAHIA: Mucugê (CCT 4274, adult male).

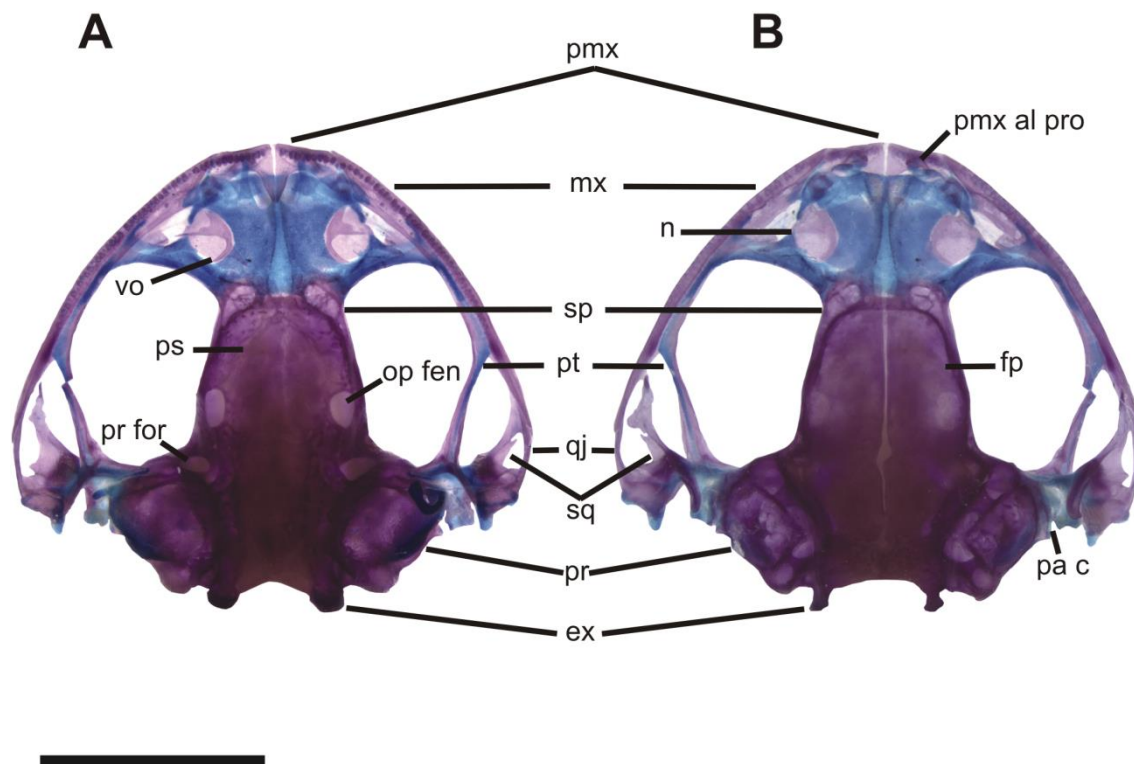


Figure 1. Skull of adult male *Crossodactylodes itambe* (UFMG 14033) in dorsal (A) and ventral (B) views. Cartilages are stained in blue and mineralized structures in red. Abbreviations: ex, exoccipital; fp, frontoparietal; mx, maxilla; n, nasal; op fen, optic fenestra; pa c, parotic crest region; pmx, premaxilla; pmx al pro, premaxilla alary process; pr, prootic; pr for, prootic foramen; ps, parasphenoid; pt, pterygoid; qj, quadratojugal; sp, sphenetmoid; sq, squamosal; vo, vomer. Scale bar 2mm.

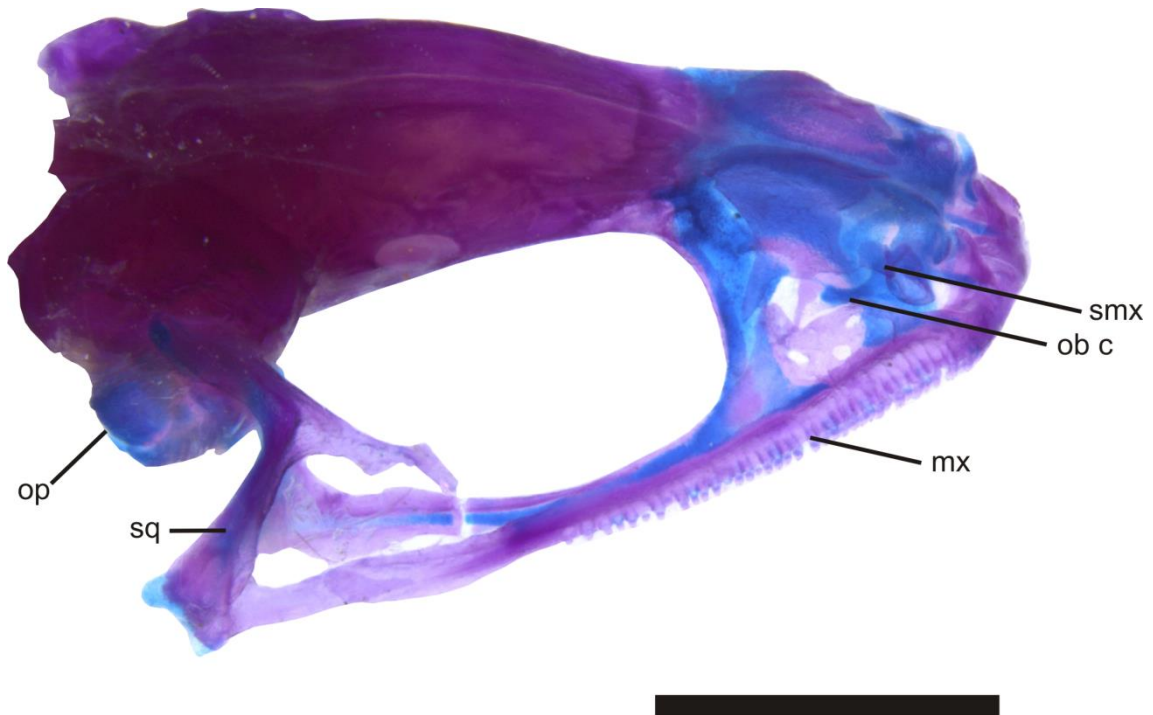


Figure 2. Skull lateral view of adult male *Crossodactylodes itambe* (UFMG 14033). Cartilages are stained in blue and mineralized structures in red. Abbreviations: mx, maxilla; ob c, oblique cartilage; op, operculum; sq, squamosal. Scale bar 2mm.

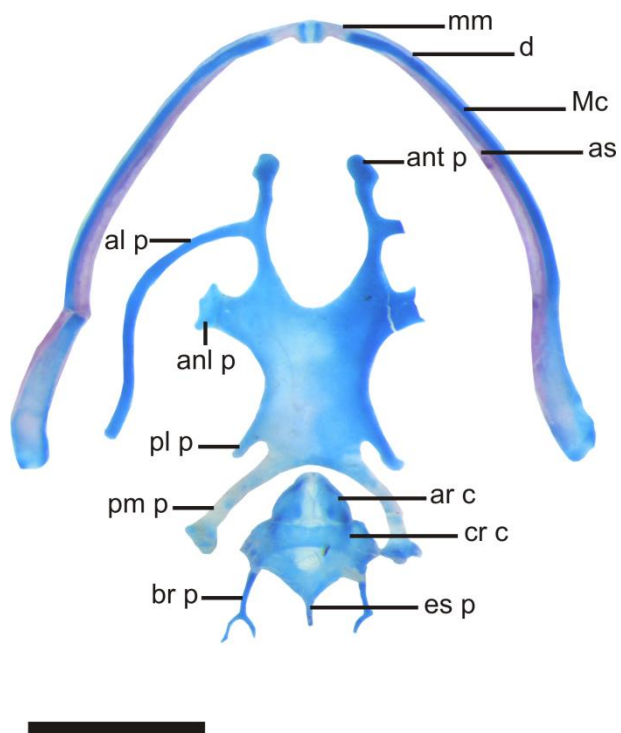


Figure 3. Mandible, hyoid and laryngeal cartilages of adult male *Crossodactylodes itambe* (UFMG 14033). Cartilages are stained in blue and mineralized structures in red. Abbreviations: al p, alary process; anl p, anterolateral process; ant p, anterior process; ar c, arytenoid cartilage; as, angulosplenic; br p, bronchial process; cr c, cricoid cartilage; d, dentary; es p, esophageic process; Mc, Meckel's cartilage; mm, mentomeckelian; pl p, posterolateral process; pm p, posteromedial process; smx, septomaxilla. Scale bar 2mm.

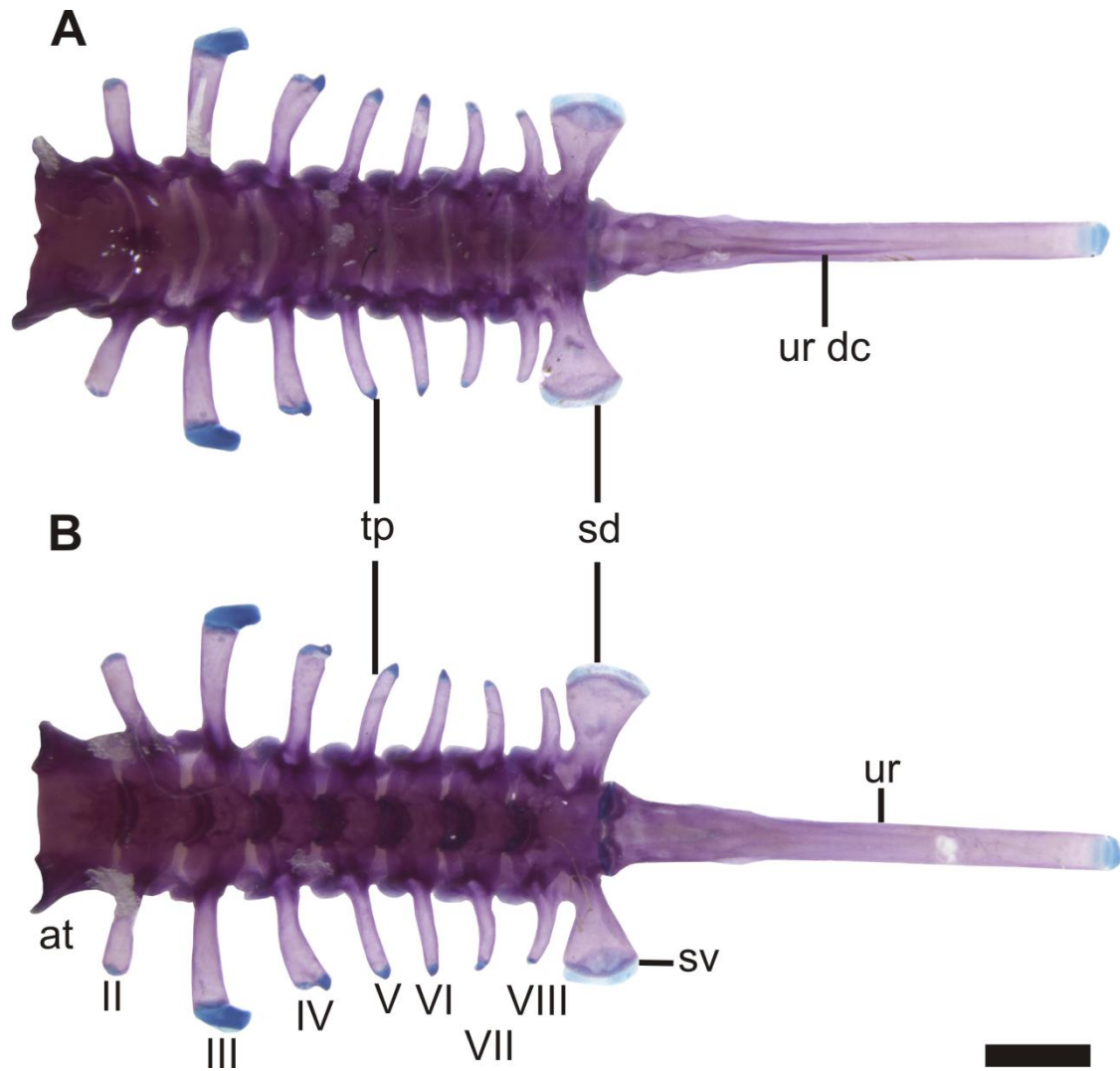


Figure 4. Axial postcranial skeleton of adult male *Crossodactylodes itambe* (UFMG 14033) in dorsal (A) and ventral (B) views. Cartilages are stained in blue and mineralized structures in red. Abbreviations: at, atlas; sd, sacral diaphragm; sv, sacral vertebra; tp, transverse process; ur, urostyle; ur dc, urostyle dorsal crest. Scale bar 1mm.

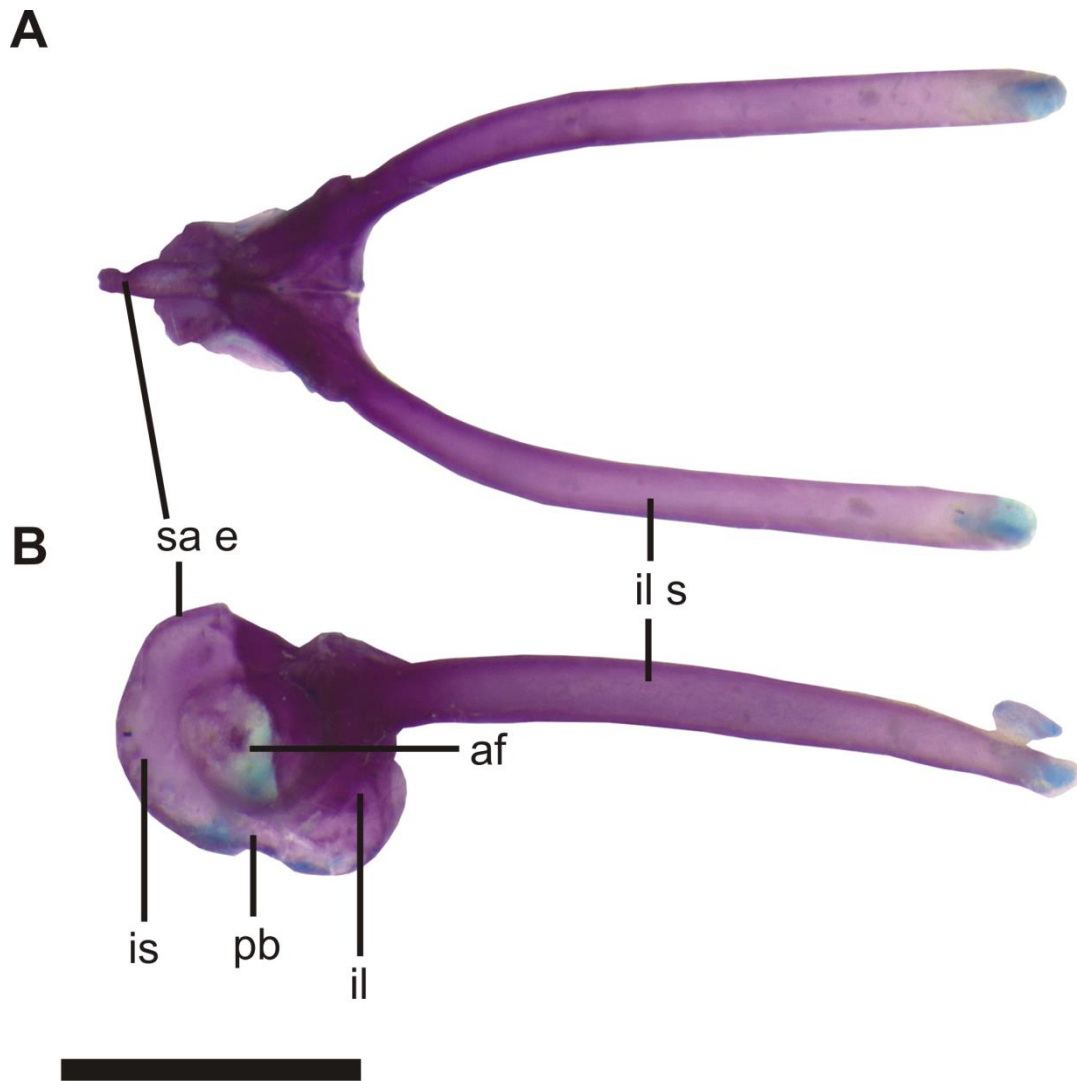


Figure 5. Pelvic girdle of adult male *Crossodactylodes itambe* (UFMG 14033) in dorsal (A) and lateral (B) views. Cartilages are stained in blue and mineralized structures in red. Abbreviations: af, acetabular fossa; il, ilium; il s, ilium shaft; is, ischium; pb, pubis; sa e, supraacetabular expansion. Scale bar 2mm.

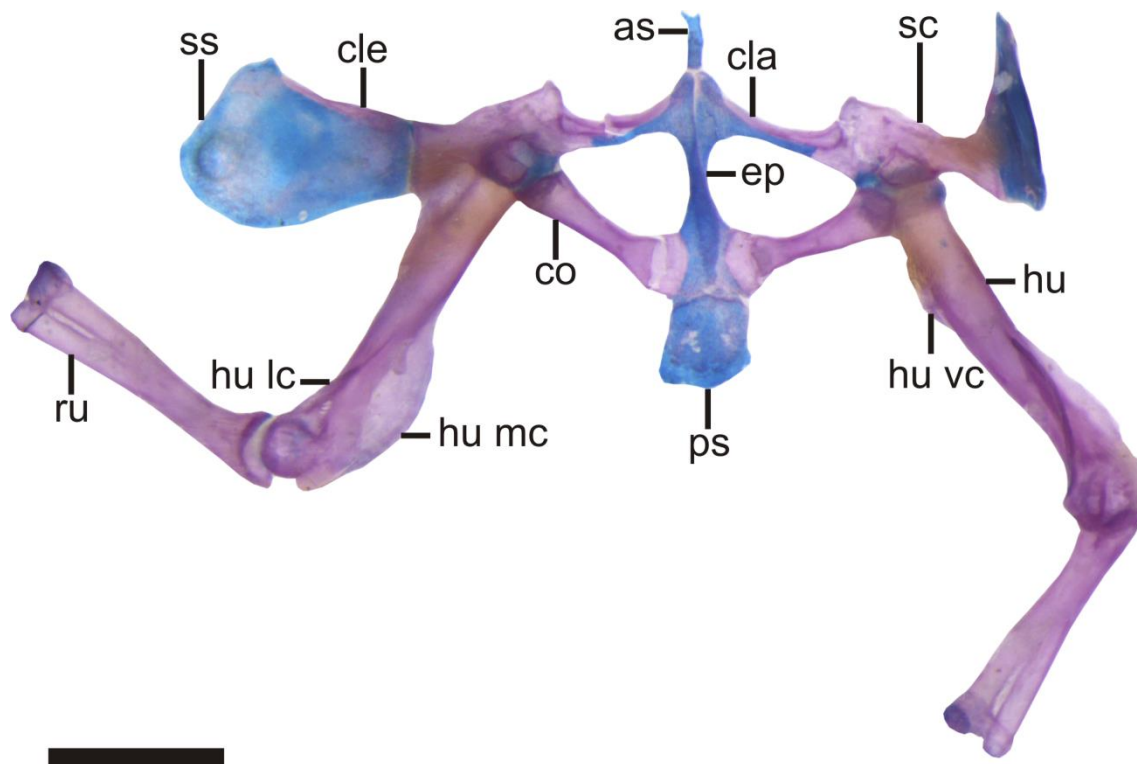


Figure 6. Pectoral girdle of adult male *Crossodactylodes itambe* (UFMG 14033). Cartilages are stained in blue and mineralized structures in red. Abbreviations: as, anterior sternum; cla, clavicle; cle, cleithrum; co, coracoid; ep, epicoracoid; hu, humerus; hu lc, humerus lateral crest; hu mc, humerus medial crest; hu vc, humerus ventral crest; ps, posterior sternum; ru, radioulna; sc, scapula; ss, suprascapular cartilage. Scale bar 2mm.

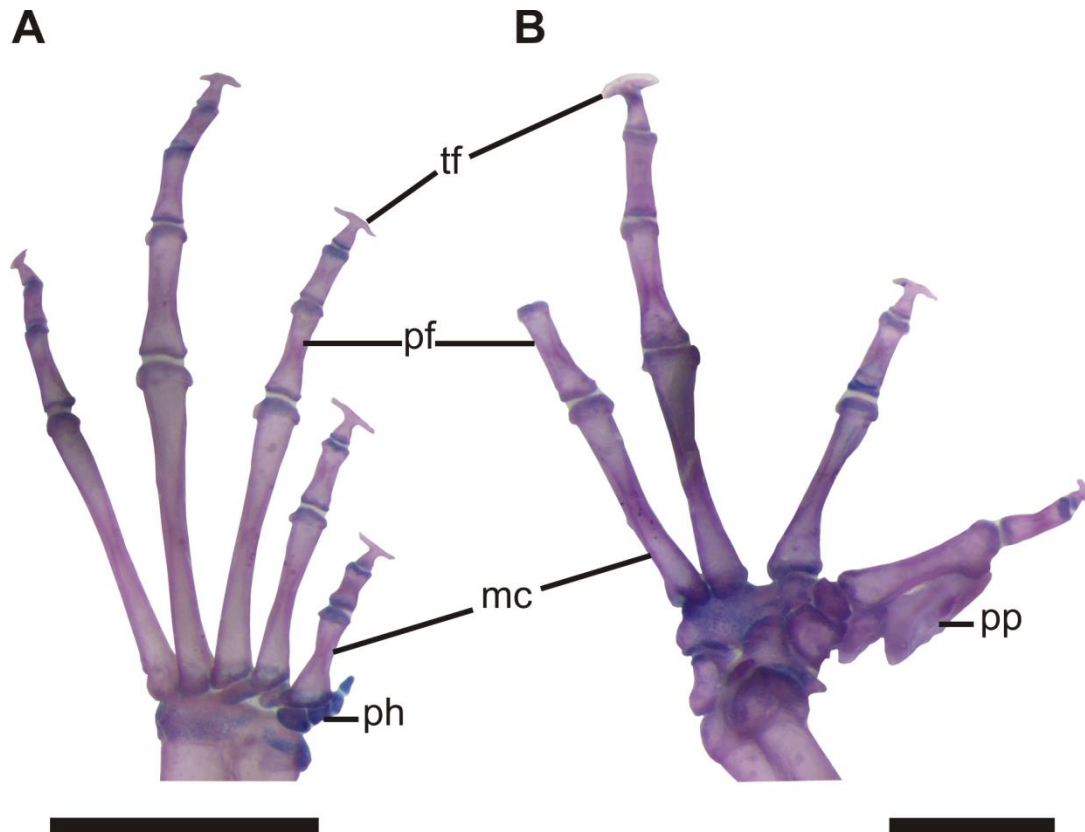


Figure 7. Pes (A) and manus (B) of adult male *Crossodactylodes itambe* (UFMG 14033). Cartilages are stained in blue and mineralized structures in red. Abbreviations: mc, metacarpal; pf, proximal phalanx; ph, prehallux; pp, prepollex; tf, terminal phalanx. Scale bar (A) 2mm; and (B) 1mm.

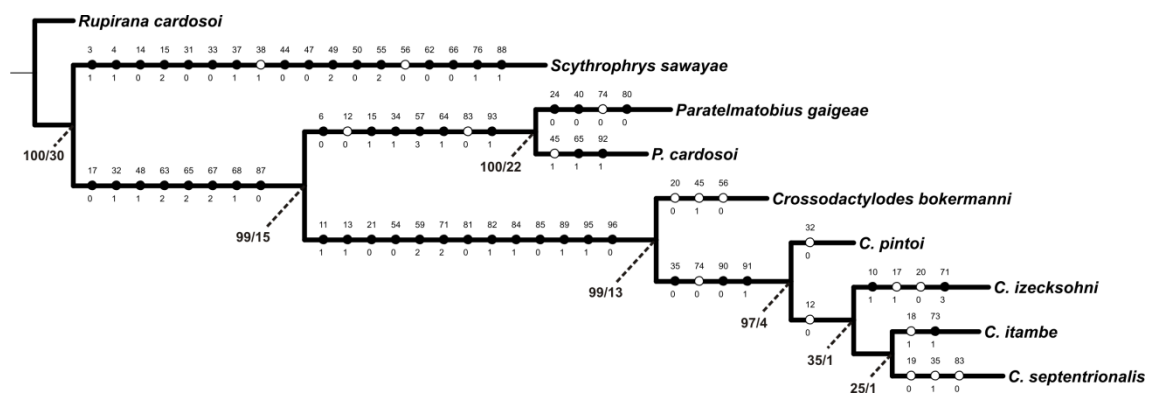


Figure 8. A simplified phylogenetic tree of Paratelmatobiinae showing the unambiguous morphological and natural history characters (see Supplementary file S1 and S3), and

the support values. Black circles represent non-homoplastic synapomorphies, and white circles homoplastic synapomorphies. The numbers upper and lower the circle indicate the character number and the character state respectively. The dashed lines arising from the nodes shows the Jackknife/Bremer supports.

Continued

	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74
<i>R. cardosoi</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1
<i>S. sawayae</i>	0	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1
<i>P. gaigeae</i>	1	1	0	0	1	0	1	3	1	0	0	1	1	2	1	2	1	2	1	0	1	1	1	0	0
<i>P. cardosoi</i>	1	1	0	0	1	0	1	3	1	0	0	1	1	2	1	1	1	2	1	0	1	1	1	0	1
<i>C. bokermanni</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	2	0	2	2	2	1	1	1	2	1	0	1
<i>C. itambe</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2	0	1	1	2	0	2	1	2	1	0	1	2	1	1	0
<i>C. septentrionalis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0
<i>C. izecksohni</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	0	2	2	2	1	1	1	3	1	0	0
<i>C. pintoii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0

Continued

	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	
<i>R. cardosoi</i>	1	0	0	-	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>S. sawayae</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>P. gaigeae</i>	-	0	0	-	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>P. cardosoi</i>	0	0	0	-	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>C. bokermanni</i>	1	0	1	0	-	-	0	1	1	1	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>C. itambe</i>	-	0	0	0	-	-	0	1	1	1	0	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>C. septentrionalis</i>	-	0	0	0	-	-	0	1	0	1	0	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	?	?
<i>C. izecksohni</i>	-	0	0	0	-	-	0	1	1	1	0	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>C. pintoii</i>	?	0	0	0	-	-	0	1	1	1	0	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	?	?

SUPPLEMENTARY FILE 2 - GenBank accession numbers.

SPECIES	VOUCHER	LOCALITY	H1	COI	CYT-B	POMC	RAG-1	RHOD	TNS3	TYR
<i>Rupirana cardosoi</i>	JC 1112	Mucugê, BA	MN917 595	MN932 492	MN932 662	MN932 837	MN933 012	KC604 106	MN933 248	MN933 347
<i>Scythrophrys sawayae</i>	CFBH 44876	Parque Estadual Pico do Marumbi, Piraquara, PR	MN917 606	MN932 503	MN932 673	MN932 846	MN933 023	MN933 165	MN933 252	MN933 358
<i>Paratelmatobius gaigeae</i>	MZUSP 153317	Estação Ecológica do Bananal, Bananal, SP	MN917 537	MN932 433	MN932 601	MN932 780	MN932 950	MN933 115	MN933 224	MN933 304
<i>Paratelmatobius cardosoi</i>	MZUSP 145375 / 145374	Paranapiacaba, Santo André, SP	MN917 504	MN932 405	MN932 572	MN932 748	MN932 919	MN933 098	MN933 217	MN933 291
<i>Crossodactylodes septentrionalis</i>	MZUSP 150209	Parque Nacional da Serra das Lontras, Arataca, BA	MN917 470	KC603 985	MN932 545	MN932 715	MN932 885	MN933 084	MN933 202	MN933 268
<i>Crossodactylodes itambe</i>	UFMG 13381	Parque Estadual do Pico do Itambé, Santo Antônio do Itambé, MG	MN610 848	KY362 551	MN610 737	MN610 774	MN609 885	MN933 072	MN933 198	MN610 811
<i>Crossodactylodes izecksohni</i>	UFMG 14180	Alto Santo Antônio, Santa Teresa, ES	MN610 858	MN610 712	MN610 749	MN610 786	MN609 897	MN933 076	–	MN610 823
<i>Crossodactylodes bokermanni</i>	UFMG 14188	Penha, Santa Teresa, ES	MN610 833	MN610 691	MN610 723	MN610 760	MN609 872	MN933 063	MN933 192	MN610 797

SUPPLEMENTARY FILE 3 - Character propositions.

1. Skull, width/length proportion (Zaidan 2019 character 101)
 - 0 bigger
 - 1 smaller
 - 2 approximately equal

2. Frontoparietals, medial separation (Ponssa 2008 character 46 modified)
 - 0 absent or closely related
 - 1 widely separated

3. Frontoparietals, posterior margin, form (Ponssa 2008 character 46)
 - 0 concave
 - 1 straight
 - 2 convex

4. Frontoparietals, posterolateral process (Ponssa 2008 character 47)
 - 0 absent
 - 1 present

5. Frontoparietals, anterior third, lateral process
 - 0 absent
 - 1 present

6. Sphenethmoid, nasal contact (Ponssa 2008 character 44 modified)
 - 0 absent

- 1 present
7. Sphenethmoid, nasal contact, extension (Ponssa 2008 character 44 modified)
- 0 only ventromedially
- 1 posteromedially
8. Sphenethmoid, optic fenestra, contact (de Sá et al. 2014 character 57)
- 0 absent
- 1 present
9. Orbit, anterior margin, range related to the anterior margin of the sphenethmoid
- 0 don't reach
- 1 aligned
- 2 exceed
10. Anterior nasal plate, margin, form
- 0 straight
- 1 concave
11. Nasals, proximity (Ponssa 2008 character 52 modified)
- 0 widely separated
- 1 absent or closely related
12. Pterygoid, anterior ramus, maxillary joint region related to the optic fenestra
- 0 aligned

1 exceed

13. Maxilla, nasals, contact (Grant et al. 2006 character 134)

0 absent

1 present

14. Maxilla, teeth extension (Zaidan 2019 character 117)

0 orbital anterior third length

1 orbital half length

2 quadratojugal

15. Premaxilla, alary process, longitudinal orientation (Grant et al. 2006 character 131)

0 dorsomedial

1 dorsal

2 dorsolateral

16. Squamosal, zygomatic ramus, length related to the anterior margin of the optic foramen (Santos et al. 2020a)

0 don't exceed

1 exceed

17. Squamosal, zygomatic ramus, extension related to the orbit (based on Gomes 1988 observation)

0 posterior third

1 half

18. Squamosal, zygomatic ramus, length, related to the otic ramus (Ponssa 2008

character 68 modified)

0 smaller

1 approximately equal

2 longer

19. Squamosal, otic ramus, length, related to the ventral ramus (Ponssa 2008

character 68 modified)

0 smaller

1 approximately equal

2 bigger

20. Squamosal, ventral ramus, basal narrowing related to the ramus length

0 $\geq 30\%$

1 $<30\%$

21. Columella (based on Lynch 1971)

0 absent

1 present

22. Tympanic annulus (Zaidan 2019 character 128)

0 absent

1 present

23. Tympanic annulus, parotic crest, fusion (Zaidan 2019 character 129)

0 absent

1 present

24. Tympanic annulus, maximum diameter related to the orbit length (dorsal view)

(Zaidan 2019 character 130)

0 21-30%

1 31-40%

2 41-50%

3 51-60%

25. Pars externa plectri, anterior end dilatation (Zaidan 2019 character 131)

0 absent

1 present

26. Pars externa plectri, anterior end size related to the tympanic annulus (Zaidan 2019 character 132)

0 = 50%

1 51-55%

2 \geq 56%

27. Orbital cartilage (Zaidan 2019 character 133)

0 absent

1 present

28. Orbital cartilage, mineralization degree (Zaidan 2019 character 134)

0 absent

1 partial

2 total

29. Oculomotor foramen, constitution (Zaidan 2019 character 135)

0 completely cartilaginous

1 partially cartilaginous

2 closed by the prootic

30. Prootic foramen, constitution (Zaidan 2019 character 136)

0 completely cartilaginous

1 partially closed by the prootic

2 closed by the prootic

31. Parasphenoid, cultriform process, anterior margin form (Zaidan 2019 character 140)

0 rounded

1 triangular

2 straight

32. Parasphenoid, cultriform process, posterior narrowing (Zaidan 2019 character 139)

0 absent

1 present

33. Neopalatines (Zaidan 2019 character 145)

0 absent

1 present

34. Vomer, neopalatines, contact (Ponssa 2008 character 66)

0 absent

1 present

35. Vomerine teeth (Santos et al. 2020a character 8)

0 absent

1 present

36. Hyal, cartilaginous plate (Zaidan 2019 character 157)

0 absent

1 present

37. Hyoid, alar process, maximum width related to the medial length of the hyoid body (Zaidan 2019 character 161)

0 narrow, 31-50%

1 medium sized, 51-69%

2 large, 70-89%

3 very large, 90-100%

38. Hyoid, alar process, base width related to the maximum process width (Zaidan 2019 character 162)

0 < 50%

1 \geq 50%

39. Hyoid plate, medial length related to the minimum width (de Sá et al. 2014 character 95)

0 bigger

1 smaller

2 equal

40. Hyoid, posteromedial process, length related to the hyoid medial length (modified Zaidan 2019 character 164)

0 short, <89%

1 medium, 90% a 120%

2 long, >121%

41. Larynx, esophagic process, anterior region, form (Zaidan 2019 character 168)

0 V

1 U

2 W

42. Larynx, esophagic process

0 indistinct

1 distinct

43. Pectoral girdle, width related to the length

0 50%

1 70%

2 >1

44. Cleitrum, distal end, form (Zaidan 2019 character 171)

0 not bifurcated

1 bifurcated

45. Mesosternum, medium length, narrowing (Zaidan 2019 character 174)

0 absent

1 present

46. Xifisternum, medial division (Zaidan 2019 character 175)

0 absent

1 present

47. Clavicle, position related to the anteroposterior axis

0 lateral

1 caudal

48. Coracoid, position related to the anteroposterior axis

0 lateral

1 caudal

49. Coracoid, lateral end width related to the medial end width

0 equal

1 \cong 60%

2 >

50. Scapula, medial joint, width related to the coracoid lateral end width

0 equal

1 bigger

51. Presacral vertebrae, transverse process, length reduction in posterior direction

(based on Lynch 1971 observation)

0 absent

1 present

52. Presacral vertebra VIII, transverse process, length related to the sacral vertebra

0 smaller

1 equal

53. Presacral vertebra VIII, fusion with sacral vertebra (based on Gomes 1988 observation)

0 absent

1 present

54. Sacral vertebra, transverse process, direction (based on Lynch 1971 observation)

0 lateral

1 lateroposterior

55. Sacral vertebra, transverse process, length equivalence related to the presacral vertebrae

0 IV

1 VII

2 III

56. Urostyle, dorsal crest, extension related to urostyle length

0 half

1 posterior third

57. Prepollex, distal elements, number (Ponssa 2008 character 83)

0 2

1 3

2 4

3 1

58. Prepollex, distal segment, end shape (Zaidan 2019 character 187)

0 rounded

1 triangular

59. Terminal phalanxes, shape (based on Ponssa 2008 character 86)

0 knobbed

1 rounded

2 T-shaped

60. Finger II, distal phalanx, medial division (Zaidan 2019 character 189)

0 absent

1 present

61. Finger I, distal phalanx, reduction related to the other distal phalanxes (Zaidan 2019 character 190)

0 absent

1 present

62. Finger I, metacarpus, nuptial tuberosity

0 absent

1 present

63. Humerus, ventral crest, width related to the humerus width (based on Zaidan 2019 character 195)

0 $\leq 1/3$

1 $> 1/3 < 1$

2 ≥ 1

64. Humerus, paraventral crest

0 absent

1 present

65. Humerus, medial crest, width related to the humerus width (modified Zaidan 2019 character 195)

$0 \leq 1/3$

$1 > 1/3 < 1$

$2 \geq 1$

66. Humerus, medial crest, extension related to the humerus length (Zaidan 2019 character 196)

$0 < 1/3$

$1 \geq 1/3 \leq 2/3$

2 1

67. Humerus, lateral crest, width related to the humerus width (Zaidan 2019 character 198 modified)

$0 \leq 1/3$

$1 > 1/3 < 1$

$2 \geq 1$

68. Humerus, lateral crest, extension related to the humerus length (Zaidan 2019 character 199)

$0 < 1/3$

$1 \geq 1/3 \leq 2/3$

2 1

69. Humerus, lateral crest, fusion with the medial crest

0 absent

1 present

70. Femur, lateral crest

0 absent

1 present

71. Femur, lateral crest, width related to the femur width

1 < 1/5

2 1/5

3 1/3

72. Prehallux, distal elements, number (Zaidan 2019 character 200)

0 1

1 2

2 3

73. Upper lip, anterior projection (Santos et al. 2020a character 1)

0 absent

1 present

74. Vocal slit (Santos et al. 2020a character 6)

0 absent

1 present

75. Vocal sac, external visibility (modified Santos et al. 2020a character 7)

0 absent

1 present

76. Superior iris, meniscus (Santos et al. 2020a character 11)

0 absent

1 present

77. Tubercle on upper eyelid (Santos et al. 2020a character 9)

0 absent

1 present

78. Tubercle on upper eyelid, form (Santos et al. 2020a character 10)

0 rounded

1 acuminate

79. Tympanic membrane (Santos et al. 2020a character 3)

0 absent

1 present

80. Tympanic annulus, visibility (Santos et al. 2020a character 4)

0 absent

1 present

81. Nuptial pads, spicules number (modified Santos et al. 2020a character 13)

0 <20

1 >20

Santos et al. (2020a) suggested the character: Nuptial pads: (0) numerous (more than 20) small spicules; (1) few (less than 20) well developed spines. This statement merges two independent variables, number of spicules and size of the spicule. Here we detach the variables in separated characters (81 and 82) to fulfill the independent variables precept (Serenó 2007).

82. Nuptial pads, spicules size (modified Santos et al. 2020a character 13)

0 small

1 big

83. Hand, finger I, distal end form (Santos et al. 2020a character 17)

0 acuminate

1 rounded

84. Hand, fingers II-IV, disc (Santos et al. 2020a character 18)

0 absent

1 present

85. Feet, toes I-IV integument projection (Santos et al. 2020a character 21)

0 absent

1 present

86. Feet, toes I-IV integument projection, development (Santos et al. 2020a character 22)

0 ridges

1 flexible fringes

87. Tarsal fold (Santos et al. 2020a character 20)

0 absent

1 present

88. Heel, outer margin, tubercle (Santos et al. 2020a character 19)

0 absent

1 present

89. Cloacal flap, length/width proportion (Santos et al. 2020a character 23 modified)

0 $< 1/2$

1 $\geq 1/2$

90. Dorsolateral fold (Santos et al. 2020a character 14)

0 absent

1 present

91. Male, skin, dorsum texture (Santos et al. 2020a character 25)

0 shagreen

1 coarsely granular

92. Mandibular tubercle (Santos et al. 2020a character 12)

0 absent

1 present

93. Belly, ventral skin, contrasting coloration (in life) (Santos et al. 2020a character

26)

0 absent

1 present

94. Arms, ventral skin, contrasting coloration (in life) (Santos et al. 2020a character

27)

0 absent

1 present

95. Oviposition place (modified Santos et al. 2020a character 29)

0 terrestrial

1 bromeliads

96. Eggs, number (Santos et al. 2020a character 30 modified)

0 1

1 2-49

2 >50

97. Eggs, deposition arrangement (Santos et al. 2020a character 30 modified)

0 attached to each other

1 separated from each other