

UFRRJ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIOLOGIA ANIMAL

TESE

Sistemática Filogenética de Thoropa Cope, 1865
(Anura: Cycloramphidae) com base em Caracteres
Larvais e Adultos

GUSTAVO COLAÇO GONÇALVES

2023



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DE *THOROPA* COPE, 1865
(ANURA: CYCLORAMPHIDAE) COM BASE EM
CARACTERES LARVAIS E ADULTOS**

GUSTAVO COLAÇO GONÇALVES

Sob a Orientação do Professor
Dr. Hélio Ricardo da Silva

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Biologia Animal**, no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração em Biodiversidade Animal.

Seropédica, RJ
Janeiro de 2023

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
Biblioteca Central / Seção de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

C683s Colaço, Gustavo, 1991-
Sistemática filogenética de Thoropa Cope, 1865
(Anura: Cycloramphidae) com base em caracteres
larvais e adultos / Gustavo Colaço. - Seropédica, 2023.
110 f.: il.

Orientador: Helio Ricardo Silva.
Tese(Doutorado). -- Universidade Federal Rural do Rio
de Janeiro, Pós-graduação em Biologia Animal, 2023.

1. afloramento-rochoso. 2. evolução. 3. hipótese
filogenética. 4. rã-das-rochas. 5. semaforontes. I.
Silva, Helio Ricardo , 1961-, orient. II Universidade
Federal Rural do Rio de Janeiro. Pós-graduação em
Biologia Animal III. Título.



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL



TERMO Nº 85 / 2023 - PPGBA (12.28.01.00.00.00.42)

Nº do Protocolo: 23083.005292/2023-02

Seropédica-RJ, 02 de fevereiro de 2023.

Seropédica, 03 de fevereiro de 2023

GUSTAVO COLAÇO GONÇALVES

Tese submetida como requisito parcial para a obtenção do grau de **Doutor(a)** no Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração em Biodiversidade Animal

TESE APROVADA EM 25/01/2023

Conforme deliberação número 001/2020 da PROPPG, de 30/06/2020, tendo em vista a implementação de trabalho remoto e durante a vigência do período de suspensão das atividades acadêmicas presenciais, em virtude das medidas adotadas para reduzir a propagação da pandemia de Covid-19, nas versões finais das teses e dissertações as assinaturas originais dos membros da banca examinadora poderão ser substituídas por documento(s) com assinaturas eletrônicas. Estas devem ser feitas na própria folha de assinaturas, através do SIPAC, ou do Sistema Eletrônico de Informações (SEI) e neste caso a folha com a assinatura deve constar como anexo ao final da tese / dissertação.

HÉLIO RICARDO DA SILVA
(ORIENTADOR)

JOÃO VICTOR ANDRADE DE LACERDA (INMA)

RENATO NEVES FEIO (UFV)

RACHEL MONTESINOS MARTINS PEREIRA (UFMG)

VICTOR GOYANNES DILL ORRICO (UESC)

(Assinado digitalmente em 07/02/2023 11:27)

HELIO RICARDO DA SILVA
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR
DeptBOT (12.28.01.00.00.00.46)
Matrícula: 1289640

(Assinado digitalmente em 07/02/2023 10:42)

JOÃO VICTOR ANDRADE DE LACERDA
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 011.209.155-54

(Assinado digitalmente em 12/02/2023 10:30)

VICTOR GOYANNES DILL ORRICO
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 090.516.467-98

(Assinado digitalmente em 07/02/2023 11:32)

RENATO NEVES FEIO
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 645.073.196-68

(Assinado digitalmente em 12/02/2023 10:30)

RACHEL MONTESINOS MARTINS PEREIRA
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 106.123.807-50

À minha avó Maria José,
retirante e visionária,
revolucionária.

“O aspecto mais impressionante do mundo vivo é a sua diversidade. Não existem dois indivíduos iguais em populações que se reproduzem sexuadamente, nem duas populações, espécies ou táxons mais elevados que sejam iguais. Para onde quer que olhemos na natureza, encontramos singularidade”.

- Ernst Mayr

AGRADECIMENTOS

Refletindo sobre a quem agradecer aqui, pensei sobre quando esse projeto começou. No meu Doutorado? Mestrado? Bacharelado? Mas espera, que projeto? Minha tese ou eu mesmo? Percebi que quando você gosta muito de algo e passa tanto tempo envolvido com isso, como em um projeto de doutorado, se torna difícil discernir criador e criatura. O quanto de mim está aqui e o quanto disto ficou em mim? Se você reflete mais um pouco sobre a construção do seu trabalho percebe que de alguma forma sua família faz parte, seus amigos fazem parte, seus professores fazem parte, os faxineiros fazem parte e o jardineiro também. Quanta gente para agradecer. Infelizmente de alguém, nesse momento, eu vou esquecer. Mas obrigado.

Esse projeto começou em um lar suburbano da Baixada Fluminense. Um lar de muita luta e muito amor. Por isso, primeiro gostaria de agradecer minha família, meus primeiros professores, Marcia e Orivaldo, pelo apoio e incentivo incondicionais na vida e nos estudos e meu irmão Marcos, que ultrapassou as relações familiares e agora também é um parceiro na ciência, orgulhando mamãe e papai por mais um motivo.

Agradeço demais aos meus irmãos da República Salve os Panda por terem participado dessa jornada comigo, principalmente Gabriel Soares, Júlio Lopes e o Ozzy pela parceria, irmandade e de diferentes formas terem participado do desenvolvimento desse projeto.

Agradeço também a todos os amigos de laboratório, principalmente Marcelo Batista, Gabriel Limp e Mendel Fonseca que foram essenciais para o desenvolvimento desse projeto, com discussões e muito trabalho, mas que também tornaram o dia a dia mais divertido e agradável. Agradeço ao meu camarada Vinicius Miranda pelas discussões, ajudas (e aulas) com fotografias e churrascos.

Agradeço a minha professora de inglês e amiga Barbara Silva por me ajudar na caminhada da conquista de uma nova língua e do mundo.

Gostaria de agradecer aos amigos e colaboradores, integrantes e ex-integrantes do Laboratório de Física Aplicada às Ciências Biomédicas e Ambientais da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Regina Cely, Gabriel Fidalgo, Liebert Parreira Nogueira, Katrine Paiva, Gabriela Sena e Renan Barcellos, por terem feito a conversa entre a biologia e a física acontecer de forma agradável e terem me ensinado muito.

Agradeço também a outros amigos e colaboradores que fizeram parte do desenvolvimento de diferentes partes desse projeto, em especial Gabriela Bittencourt-Silva, Pedro Dias, Florencia Vera Candioti, Ariadne Fares Sabbag, Célio Haddad, Ana Maria Paulino Telles de Carvalho-e-Silva e Taran Grant, pela parceria no estudo, principalmente dos girinos, de Cycloramphidae.

Agradeço imensamente ao meu *sponsor* Kevin de Queiroz pela disposição e envolvimento desde o início da minha proposta de projeto sanduíche até o fim dos meus trabalhos no National Museum of Natural History (NMNH), Smithsonian Institution, Washington, DC, USA. Agradeço também a equipe associada e de curadoria da *Division of Amphibians and Reptiles*, principalmente a Esther Langan, Addison Wynn, Kenneth Tighe, Robert Wilson e Christina Sami por todo apoio durante minha estadia no NMNH. E gostaria de agradecer ao curador emérito Roy McDiarmid pelas conversas sobre girinos e pelo exemplar do livro *Tadpoles* que foi recebido com muito carinho e entusiasmo pelo jovem “girinólogo”.

Agradeço demais a todos os amigos que fiz durante minha estadia em Washington – DC, do NMNH ou não, em especial ao Murilo Pastana e a Paula Galdini, por terem ajudado a tornar o inverno do hemisfério norte mais caloroso com direito a pão de queijo e os passeios mais aleatórios e divertidos possíveis naquela cidade.

Não cabe nessas palavras o quanto gostaria de agradecer ao meu orientador Helio Ricardo da Silva por essa década como professor, mentor, conselheiro, amigo e inspiração na minha ainda jovem trajetória como cientista, impactando não somente na minha formação, mas de todos aqueles os quais eu tiver a oportunidade de cruzar o caminho no futuro, exercendo essa mesma profissão com o mesmo amor e dedicação.

Ao amor da minha vida, Elisabeth Mureb, refleti sobre pelo que agradecer e por onde começar, mas são tantas coisas e tantas dimensões, que eu fico com os considerados corriqueiros, o café quentinho toda manhã, o jantar na cumbuca, o amor pelos animais, as a frequentes risadas, enfim, todas as traduções de amor no dia a dia, os motivos pelos quais sobreviver ao fim do mundo.

Não poderia deixar de agradecer a todas as políticas públicas que promovem a inclusão de jovens e adultos em uma sociedade tão desigual quanto a nossa por meio da educação, em especial a Universidade Pública, Gratuita e de Qualidade e as agências de fomento. O presente trabalho foi realizado com apoio Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) Código de Financiamento 001. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001.

E por último, gostaria de agradecer a Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, por ter sido minha casa por todos esses anos, onde cresci, fiz amigos para a vida toda, me tornei cientista e cidadão, e conheci o amor da minha vida.

RESUMO

COLAÇO, Gustavo. Sistemática filogenética de *Thoropa* Cope, 1865 (Anura: Cycloramphidae) com base em caracteres larvais e adultos. 2023. 110 p. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2023.

O gênero neotropical *Thoropa* Cope é conhecido por reunir espécies que apresentam reprodução e desenvolvimento associados à finas lâminas de água que escorrem sobre afloramentos rochosos. Espécies no gênero apresentam girinos exotróficos e quase-terrestres com adaptações morfológicas que permitem a sobrevivência nesse micro-habitat. Atualmente, sete espécies são reconhecidas para o gênero e hipóteses filogenéticas recentes sugerem possibilidades distintas quanto aos táxons relacionados a *Thoropa*. O consenso é de que *Thoropa* componha a família Cycloramphidae junto das espécies de *Cycloramphus*. Análises realizadas até aqui com base em morfologia, avaliaram uma gama de táxons ou caracteres limitada frente à diversidade morfológica do grupo. Aqui, com avaliação de um conjunto de atributos morfológicos larvais e adultos, investigo que hipóteses podem resultar e o que estas indicam sobre a proposição de táxons e origem e fixação de caracteres associados a evolução do gênero. Para tal, foram incluídas as sete espécies nominais do gênero e mais 28 para o grupo externo, entre membros do gênero *Cycloramphus* e das famílias Alsodidae, Batrachylidae, Hylodidae, Rhinodermatidae e Telmatobidae, todos associados a Cycloramphidae em hipóteses anteriores. Foram observados e descritos 125 caracteres de diferentes fontes que subsidiaram a construção de uma matriz contendo variações morfológicas discretas representando alternativas para um mesmo equivalente homologue. As recombinações entre as propostas avaliadas no programa TNT resultaram em 110 cladogramas igualmente parcimoniosos, cada um possuindo 359 passos. Em um resumo desses cladogramas representando um consenso entre esses resultados, as sete espécies de *Thoropa* formam um grupo monofilético que apresenta quatro sinapomorfias. A hipótese sugere ainda que dois grupos existam no gênero, um grupo formado pelas espécies com semaforontes adultos pequenos, grupo *Thoropa petropolitana* e outro com semaforontes de porte maior, grupo *Thoropa miliaris*. A família Cycloramphidae também é recuperada como monofilética. Além dos resultados aqui apresentados, quatro trabalhos em que sou primeiro autor/colaborador foram desenvolvidos e publicados durante o período do doutoramento contendo resultados parciais desta pesquisa e amplas discussões sobre a morfologia larval, ontogenia, sistemática e evolução de *Thoropa* e Cycloramphidae.

Palavras-chave: afloramento-rochoso, evolução, hipótese filogenética, larvas, quase-terrestres, rã-das-rochas, semaforontes.

ABSTRACT

COLAÇO, Gustavo. Phylogenetic systematics of *Thoropa* cope, 1865 (Anura: Cycloramphidae) based on larval and adult characters. 2023. 110 p. Thesis (Doctorate in Animal Biology) Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2023.

The neotropical genus *Thoropa* Cope is known for bringing together species that present reproduction and development associated with thin sheets of water that flow over rocky outcrops. Species in the genus have exotrophic and quasi-terrestrial tadpoles with morphological adaptations that allow survival in this microhabitat. Currently, seven species are recognized for the genus and recent phylogenetic hypotheses suggest distinct possibilities regarding taxa related to *Thoropa*. The consensus is that *Thoropa* composes the Cycloramphidae family together with the *Cycloramphus* species. Analyzes carried out so far based on morphology, evaluated a limited range of characters against the morphological diversity of the group. Here, with the evaluation of a set of larval and adult morphological attributes, I investigate which hypotheses can result and what these indicate about the proposition of taxa and the origin and fixation of characters associated with the evolution of the genus. To this end, the seven nominal species of the genus and 28 more for the outgroup were included, among members of the genus *Cycloramphus*, and of the families Alsodidae, Batrachylidae, Hylodidae, Rhinodermatidae and Telmatobidae, associated with Cycloramphidae in previous hypotheses. 125 characters from different sources were observed and described, which supported the construction of a matrix containing discrete morphological variations representing alternatives for the same homologous equivalent. The recombination between the proposals evaluated in the TNT program resulted in 110 equally parsimonious cladograms, each one having 359 steps. In a summary of these cladograms representing a consensus among these results, the seven species of *Thoropa* form a monophyletic group that presents four synapomorphies. The hypothesis also suggests that two groups exist in the genus, one group formed by species with small adult semaphorons, *Thoropa petropolitana* group and another with larger traffic lights, *Thoropa miliaris* group. The Cycloramphidae family also appears as monophyletic. In addition to the results presented here, four works in which I am first author/collaborator were developed and published during the doctoral period, containing partial results of this research and extensive discussions on the larval morphology, ontogeny, systematics, and evolution of *Thoropa* and Cycloramphidae.

Keywords: rocky-outcrop, evolution, phylogenetic hypothesis, larvae, quasi-terrestrials, rock frogs, semaphorons.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Habitats rochosos típicos das espécies de *Thoropa* na Mata Atlântica brasileira. (A) Uma queda d'água com desvios do córrego principal formando áreas úmidas e filmes d'água. (B) filme de água da infiltração do solo acima do costão rochoso exposto próximo ao mar em uma ilha; e (C) micro-habitat próximo a um córrego florestal onde indivíduos de *Thoropa* são encontrados em três estágios de vida: (D) um adulto, (E) uma desova e (F) um girino e um recém-metamorfoseado. Setas brancas: ocorrência de ovos, larvas e recém-metamorfoseados. Imagem já publicada em Colaço & Silva (2022) 2
- Figura 2.** As diferentes classes de hipóteses na sistemática utilizadas no presente estudo. (adaptada de Fitzhugh, 2016; Mortimer et al., 2021; baseada em Hennig, 1966) 13
- Figura 3.** Menisco nos olhos dos Cycloramphidae. (A) girino e (C) adulto de *C. lithomimeticus*, (B) girino de *T. saxatilis* e (D) adulto de *T. miliaris* 16
- Figura 4.** Margem prosterolateral do corpo nas larvas de Cycloramphidae. (A) *T. miliaris* e (B) *C. lithomimeticus* 19
- Figura 5.** Nadadeiras e tubo de evacuação. (A) *C. lithomimeticus*, (B) *T. miliaris*, (C) *T. lutzi*, (D) *C. brasiliensis* 21
- Figura 6.** Disco oral dos girinos de Cycloramphidae. (A) *T. miliaris* e (B) *C. stejneri* 24
- Figura 7.** Morfologia esquelética cartilaginosa em Cycloramphidae. *C. lithomimeticus* em (A) Visão dorsal do Condrocânio, (B) suprarrostral, (C) Detalhe da região rostral e como suas peças se encaixam; *T. saxatilis* em (D) Visão dorsal do Condrocânio, (E) suprarrostral, (F) Detalhe da região rostral e como suas peças se encaixam Barras de escala = 0,5mm 31
- Figura 8.** Musculatura larval em Cycloramphidae. (A) Vista ventral do girino de *T. lutzi*; (B) Vista dorsal do girino de *T. saxatilis* 35
- Figura 9.** Vista lateral da região da cabeça de (A) *T. megatympanum*, (B) *T. petropolitana*, (C) *C. granulatus* e (D) *H. sylvatica*. Destacados o tímpano e a dobra supratimpânica 38
- Figura 10.** Membrana interdigital (A) *T. miliaris*, (B) *C. ohausi*, (C) *C. brasiliensis* 53
- Figura 11.** Projeções tarsais. (A) *T. taophora*, (B) *H. sylvatica*, (C) *C. fuliginosus* e (D) *C. eleutherodactylus* 53
- Figura 12.** Vista dorsal e tubérculos na pele de (A) *T. miliaris* e (B) *C. ohausi* 55
- Figura 13.** Vista lateral da região inguinal dos machos de (A) *T. taophora* e (B) *C. fuliginosus* 57
- Figura 14.** Raio X do crânio de (A) *T. taophora*, (B) *T. lutzi*, (C) *A. patagonicus* e (D) *C. brasiliensis* 60
- Figura 15.** Raio X do da região sacral de (A) *T. taophora*, (B) *T. miliaris*, (C) *T. lutzi* e (D) *T. petropolitana* 64
- Figura 16.** Raio X das mãos de (A) *T. saxatilis* e (B) *C. fuliginosus* 66
- Figura 17.** Resultados da análise filogenética. Árvore de consenso estrito para 110 cladogramas igualmente parcimoniosos produzidos a partir da matriz de dados do Anexo V. Ampliado o clado monofilético formado pelas espécies de *Thoropa* 68

Figura 18. Hipóteses de origem e fixação de atributos associados a margem posterolateral do corpo/aba abdominal nas espécies de *Thoropa*. Seta preta na base do cladograma indicando que a origem e fixação ocorreu no táxon Cycloramphidae 72

Figura 19. Hipóteses de origem e fixação de atributos associados a projeções papilares epidérmicas nas espécies de *Thoropa*. Seta preta na base do cladograma indicando que a origem e fixação ocorreu em um táxon ao qual Cycloramphidae e *Thoropa* estão inseridos, alguns destes mantendo o estado em táxons no grupo interno 74

Figura 20. Hipóteses de origem e fixação de atributos associados diapófises sacrais nas espécies de *Thoropa*. Seta preta na base do cladograma indicando que a origem e fixação ocorreu em um táxon ao qual Cycloramphidae e *Thoropa* estão inseridos, alguns destes mantendo o estado em táxons no grupo interno 75

Figura 21. Hipóteses de origem e fixação de três atributos importantes para a sistemática de *Thoropa*. Seta preta na base do cladograma indicando que a origem e fixação ocorreu em um táxon ao qual Cycloramphidae e *Thoropa* estão inseridos, alguns destes mantendo o estado em táxons no grupo interno 76

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	1
2 REVISÃO DE LITERATURA	5
3 MATERIAL E MÉTODOS	7
3.1 Grupos interno e externo	7
3.2 Levantamento de caracteres e os métodos para as observações morfológicas	7
3.3 Arcabouço teórico e a determinação dos estados-de-caracteres	12
3.4 A inferência da hipótese filogenética	12
4 RESULTADOS	15
4.1 Descrição dos caracteres em semaforontes larvais	15
4.2 Descrição dos caracteres em semaforontes adultos	37
4.3 Análise filogenética	67
4.3.1 Relação com o grupo externo	68
4.3.2 O monofiletismo de <i>Thoropa</i> e relação entre as espécies no gênero .	69
5 DISCUSSÃO	70
5.1 Comentário sobre a relação com o grupo externo	70
5.2 Sobre o monofiletismo de <i>Thoropa</i>	71
5.3 Hipóteses de origem e fixação de caracteres com base no consenso	72
5.3.1 Aba abdominal	72
5.3.2 Projeções epidérmicas papilares	73
5.3.3 Diapófises sacrais	74
5.3.4 Outros caracteres importantes para a sistemática de <i>Thoropa</i>	75
5.4 Caracteres larvais, ontogenia e sistemática	76
5.5 Evolução da reprodução em <i>Thoropa</i>	78
6 CONCLUSÕES	80
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	81
ANEXOS	89

1 INTRODUÇÃO

A primeira descrição de uma espécie hoje incluída no gênero *Thoropa* Cope, 1865 foi realizada com base em um espécime de *Thoropa miliaris* (Spix, 1824), sob o nome de *Rana miliaris* (ver FROST, 2022). Nesses quase dois séculos, desde a descrição da primeira espécie, a variação da morfologia externa presente nas populações conhecidas ao longo da mata atlântica brasileira foi utilizada para propor diferentes espécies, em gêneros distintos (BOULENGER, 1891; MIRANDA-RIBEIRO, 1926; LUTZ, 1954; COCHRAN, 1955). Outras cinco espécies hoje no gênero foram descritas ao longo do século XX e a última delas descrita muito recentemente (ASSIS *et al.*, 2021). Atualmente, sete espécies das rãs-das-rochas do gênero *Thoropa* são reconhecidas: *T. bryomantis* Assis, Lacerda, Guimarães, Peixoto, Luna, & Feio, 2021, *T. lutzi* Cochran, 1938, *T. megatympanum* Caramaschi & Sazima, 1984, *T. miliaris*, *T. petropolitana* (Wandolleck, 1907), *T. saxatilis* Cocroft & Heyer, 1988 e *T. taophora* (Miranda-Ribeiro, 1923).

As espécies do gênero *Thoropa* possuem populações endêmicas da região oriental brasileira, distribuídas em localidades entre os estados da Bahia, na região nordeste, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo, na região sudeste e Paraná, Rio Grande do Sul e Santa Catarina, na região sul, ocorrendo desde o nível do mar, até aproximadamente 1500m de altitude (COCROFT & HEYER, 1988; FEIO, NAPOLI & CARAMASCHI, 2006; NUNES-DE-ALMEIDA *et al.*, 2016), com apenas uma das espécies (*T. megatympanum*) ocorrendo no ecótono caatinga-cerrado-mata atlântica (CARAMASCHI & SAZIMA, 1984; LEITE *et al.*, 2008; SABBAG *et al.*, 2018). De forma geral, o gênero contém espécies que compreendem adultos de pequeno (3 spp.) e médio (4 spp.) porte (28-102mm) e apresentam coloração dorsal variando da combinação de diferentes tons de cinza, bege, marrom, preto e até mesmo emoldurados em um “fundo” verde, resultando em padrões de colorações crípticas, lembrando a superfície dos afloramentos rochosos, que são a principal paisagem do habitat onde podem ser encontradas (IZECKSOHN & CARVALHO-E-SILVA, 2001).

Todas as espécies do gênero *Thoropa*, as quais se tem informações reprodutivas, depositam seus ovos sobre finas camadas de água que escorrem por afloramentos rochosos e apresentam girinos exotróficos quase-terrestres (Fig. 1) que eclodem em estágios mais avançados de desenvolvimento e permanecem associados exclusivamente a esse micro-habitat até pouco depois da metamorfose (BOKERMANN, 1965; COCROFT & HEYER, 1988; COLAÇO & SILVA, 2022). Os girinos ao eclodirem já possuem a morfologia peculiar dos girinos quase-terrestres, necessária para explorar seu peculiar habitat, *i.e.* corpo achatado, nadadeiras reduzidas/modificadas, um disco oral grande e ventral com bainhas mandibulares comprimidas lateralmente e coloração críptica (BOKERMANN, 1965; DIAS *et al.*, 2021; COLAÇO & SILVA, 2022).



Figura 1. Habitats rochosos típicos das espécies de *Thoropa* na Mata Atlântica brasileira. (A) Uma queda d'água com desvios do córrego principal formando áreas úmidas e filmes d'água. (B) filme de água da infiltração do solo acima do costão rochoso exposto próximo ao mar em uma ilha; e (C) micro-habitat próximo a um córrego florestal onde indivíduos de *Thoropa* são encontrados em três estágios de vida: (D) um adulto, (E) uma desova e (F) um girino e um recém-metamorfoseado. Setas brancas: ocorrência de ovos, larvas e recém-metamorfoseados. Imagem já publicada em Colaço & Silva (2022).

Os machos adultos nas sete espécies de *Thoropa* são comumente encontrados vocalizando durante todas as estações do ano em afloramentos rochosos, associados ou não a rios e riachos encachoeirados principalmente em noites quentes e úmidas (BOKERMANN, 1965; COCROFT & HEYER, 1988) e exibem projeções epidérmicas papilares nos dedos das mãos (ASSIS *et al.*, 2021; SABBAG *et al.*, 2022b). Machos de algumas espécies parecem ser mais sedentários que as fêmeas e exibem comportamentos territoriais e de cuidado parental com as desovas (BOKERMANN, 1965; HEYER & CROMBIE, 1979; CARAMASCHI & SAZIMA 1984; COCROFT & HEYER, 1988; GIARETTA & FACURE 2004; MURALIDHAR *et al.*, 2014; CONSOLMAGNO *et al.*, 2016; DE SÁ *et al.*, 2020b). Nas espécies com indivíduos menores, os machos são frequentemente encontrados vocalizando entre fêmeas e jovens de diferentes idades sobre os afloramentos rochosos (BOKERMANN, 1965). Nas fêmeas, o cuidado parental está presente indiretamente, na maior quantidade de vitelo dos ovos, o que permite que os girinos permaneçam mais tempo dentro dos ovos e eclodam em estágios mais avançados de desenvolvimento (COLAÇO & SILVA, 2022).

Desde suas primeiras descrições, as espécies do gênero *Thoropa* foram agrupadas em gêneros de diferentes famílias (BOULENGER, 1891; MIRANDA-RIBEIRO, 1926; LUTZ, 1954; COCHRAN, 1955; BOKERMANN, 1965; LYNCH, 1971; FROST, *et al.*, 2006; GRANT *et al.*, 2006; PYRON & WIENS, 2011; JETZ & PYRON, 2018). Com o advento da inclusão de sequências de ADN em análises filogenéticas, sugeriu-se *Thoropa* pertencente a uma família própria, Thoropidae (FROST *et al.*, 2006) e em trabalho mais recente passou a ser considerada um Cycloramphidae (*e.g.* GRANT *et al.* 2006; PYRON & WIENS, 2011; JETZ & PYRON, 2018; STREICHER *et al.*, 2018). Além disso, estudos filogenéticos recentes resultaram em hipóteses distintas daquelas propostas por novos dados morfológicos (COLAÇO, BITTENCOURT-SILVA & SILVA, 2020; DIAS *et al.*, 2021) e interpretações de sequências ontogenéticas (COLAÇO & SILVA, 2022) tanto para *Thoropa* (SABBAG *et al.*, 2018) quanto para a família Cycloramphidae (GRANT *et al.*, 2017).

Importante ressaltar que as hipóteses mais antigas que incluíram representantes de *Thoropa* continham apenas duas (HEYER, 1975) ou as três (LYNCH, 1971, 1978) espécies nominais conhecidas para o gênero na época (*T. lutzi*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*). Nos últimos anos, a representação do gênero nas hipóteses diminuiu e incluíram majoritariamente as espécies *T. miliaris* e *T. taophora* (*e.g.* FROST *et al.*, 2006; GRANT *et al.*, 2006, 2017; PYRON & WIENS, 2011; STREICHER *et al.*, 2018), com exceção de Sabbag *et al.* (2018) que incluíram cinco das espécies hoje conhecidas. Até o presente momento, uma avaliação apenas da morfologia das espécies do gênero ainda não foi realizada, essa representaria não somente um estudo da "performance" dessa classe de atributos, mas também uma forma de expandir o conhecimento da morfologia do grupo e seu impacto na formulação de hipóteses filogenéticas. Com isso, o principal objetivo deste estudo é a proposição de uma hipótese filogenética para as espécies do gênero *Thoropa*, baseada exclusivamente em evidências morfológicas. Enfatizando a descrição e utilização caracteres em diferentes semaforontes (larvas e adultos), seguindo ainda as orientações quanto a proposição de diferentes níveis de hipóteses necessários para explicar a ocorrência dos atributos observados e descritos via perguntas de contrastes (FITZHUGH, 2006a).

Com base na possibilidade de que diferentes fontes de caracteres morfológicos possam conter evidências adicionais da ancestralidade comum entre os membros do gênero *Thoropa* (e família Cycloramphidae) e que transformações nas morfologias larvais e adultas, associadas a mudanças no curso do desenvolvimento, podem ter desempenhado um papel central na evolução dos membros desse grupo, bem como na evolução de suas adaptações reprodutivas, investimentos em investigações morfológicas refinadas, que envolvam séries de indivíduos em estágios distintos de desenvolvimento, devem gerar informações adicionais que tem o potencial de expandir nosso conhecimento sistemático sobre o grupo.

Por fim, durante o período do doutoramento, busquei discutir as novas informações e interpretações possíveis, junto à literatura pertinente, que permitiram interpretações evolutivas dos diferentes aspectos da morfologia, história natural e desenvolvimento das espécies de *Thoropa* (e *Cycloramphus*). Como resultado, durante o desenvolvimento do presente estudo, diferentes questões que tangenciam ou estão no centro das perguntas que me propus a responder resultaram em artigos científicos que ajudaram a guiar e complementar toda a forma de pensamento utilizada aqui. Alguns desses estudos foram realizados em parceria com o orientador, membros e ex-membros do laboratório e com conjuntos de outros pesquisadores do Brasil e do Exterior, interessados ou em evolução de *Thoropa*, Cycloramphidae ou de larvas de anuros:

“**COLAÇO, G.**; BITTENCOURT-SILVA, G.B.; SILVA, H.R. Can a shade shed light on the monophyly of Cycloramphidae (Lissamphibia: Anura)? Zoologischer Anzeiger, v. 285, p. 18-26, 2020.” (Anexo I)

“DIAS, P.H.S, VERA CANDIOTI, F., SABBAG, A.F., **COLAÇO, G.**, DA SILVA, H.R., HADDAD, C.F.B., DE CARVALHO-E-SILVA, A.M.P.T. & GRANT, T. Life on the edge: Tadpoles of Cycloramphidae (Amphibia; Anura), anatomy, systematics, functional morphology, and comments on the evolution of semiterrestrial tadpoles. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 59(6), pp.1297-1321. 2021.” (Anexo II)

“**COLAÇO, G.**, BATISTA, M., LIMP, G., & SILVA, H. R. D. The tadpole of an insular population of *Cycloramphus boraceiensis* Heyer, 1983 (Anura: Cycloramphidae) with a review of larval descriptions for species in the genus. Papéis Avulsos de Zoologia, v. 61, p. e20216148-e20216148. 2021.” (Anexo III)

“**COLAÇO, G.**, & DA SILVA, H. R. Finding a pathway through the rocks: the role of development on the evolution of quasi-terrestriality and the origin of endotrophism in cycloramphids (Anura). Biological Journal of the Linnean Society, 137(2), 294-323. 2022.” (Anexo IV)

2 REVISÃO DE LITERATURA

Um breve resumo histórico das hipóteses filogenéticas para *Thoropa*

Ao longo da história das classificações e investigações filogenéticas que incluíram as espécies do gênero *Thoropa*, hipóteses substancialmente diferentes entre si foram propostas. Em uma das maiores e mais importantes revisões da então família Leptodactylidae (que na época incluía *Thoropa*), Lynch (1971), baseando-se principalmente em atributos osteológicos, reconheceu *Thoropa* como membro da subfamília Telmatobiinae, e da Tribo Alsodini, junto com *Batrachyla*, *Eupsophus*, *Hylorina*. Heyer (1975) utilizando traços da morfologia externa, miologia, osteologia, história de vida e morfologia cromossômica, agrupou *Thoropa* com gêneros como *Cycloramphus*, *Crossodactylodes*, *Crossodactylus*, *Hylodes*, *Megaelosia*, *Paratelmatoobius* e *Scythrophrys*, na subfamília de Leptodactylidae, representada por espécies adaptadas a riachos de florestas, denominada Grypiscines. Lynch (1978) considerou *Thoropa* como membro da tribo Batrachylini, juntamente com *Batrachyla*, associando-os em outros níveis a grupos patagônicos e andinos (*Alsodes*, *Atelognathus*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*, *Telmatobius*), reconhecendo-os como os “lower telmatobiines”.

A partir da virada do século, com desenvolvimento e barateamento de técnicas moleculares, o estudo da sistemática de anuros foi dominado por tal tipo de evidência, devido a grande quantidade de informação e a possibilidade de produzir filogenias em larga escala com um grande número de táxons (FROST *et al.*, 2006; WIENS, 2008). Porém, devido a diferentes conjuntos de dados e metodologias de análise dos mesmos, várias hipóteses contraditórias foram geradas e a busca por novas sequências, novas técnicas analíticas tornou-se a norma. Uma outra consequência deste mega investimento na geração de sequências de um número cada vez maior de dados moleculares, foi o quase abandono do treinamento e do investimento em estudos morfológicos, que em geral exigem mais tempo de formação e estudos mais lentos, envolvendo consulta a literatura mais antiga (LEE, 2000). Como resultado, dados de origem na morfologia passaram a ser ignorados, apenas otimizados em filogenias geradas com base em dados moleculares ou integradas com base de dados prioritariamente moleculares.

Em relação ao gênero *Thoropa*, já na primeira década do século XXI, Frost *et al.* (2006) apresentam uma hipótese em que *Thoropa* representa um táxon ao nível de uma família própria e monogenérica (Thoropidae), tendo como grupo irmão Dendrobatoidea. Grant *et al.* (2006) sinonimizaram Thoropidae à Cycloramphidae, que no momento era composto por *Thoropa* como grupo irmão de um clado contendo espécies de *Alsodes*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Limnomedusa*, *Odontophrynus* e *Proceratophrys*, este clado, por sua vez, irmão de um clado contendo *Cycloramphus* e *Rhinoderma*. Pyron & Wiens (2011) propuseram *Thoropa* e *Cycloramphus* como irmãos, formando a família Cycloramphidae, sendo este grupo, irmão do clado contendo as famílias Alsodidae e Hylodidae. Grant *et al.* (2017) reconheceram *Thoropa* como grupo irmão de dendrobatoidea. Jetz & Pyron (2018) encontraram *Thoropa* como grupo irmão de *Cycloramphus*, e estes como irmãos de um clado contendo Alsodidae, Batrachylidae e Hylodidae. Em uma análise sobre Hyloidea, Streicher *et al.* (2018) mantiveram o reconhecimento de *Thoropa* + *Cycloramphus* formando a família Cycloramphidae e propuseram o nome Neoaustrarana para o clado que contém juntamente com Cycloramphidae, as famílias Alsodidae, Batrachylidae e Hylodidae. Dubois, Ohler & Pyron (2021) também reconheceram Cycloramphidae formado por *Thoropa* + *Cycloramphus*, sendo a família irmã de um clado formado pelos dos demais táxons de Neoaustrarana.

Estudos dessa natureza, tendo como foco (ou incluindo) o gênero *Thoropa* e a família Cycloramphidae, tem aumentado nos últimos anos, possivelmente pelo barateamento do aparato envolvido nas extrações e sequenciamentos e/ou pela disponibilidade de sequências em repositórios online (e.g. GenBank). Fitzpatrick, *et al.*, (2009) sugeriram que *T. miliaris* se trata de um complexo de espécies formado até então por *T. miliaris* + *T. taophora* (ver FEIO,

NAPOLI & CARAMASCHI, 2006), sendo *T. taophora* uma das várias linhagem de *T. miliaris* (hipótese também sugerida por SABBAG *et al.*, 2018). Além disso, os resultados de Sabbag *et al.* (2018) sugeriram que *Thoropa* não seja monofilético, sendo *T. bryomantis* (então *T. cf. lutzii*) mais próxima das espécies de *Cycloramphus*. Sabbag *et al.* (2022a), em seu estudo sobre o clado das “*Thoropas grandes*” (grupo *T. miliaris*), reconheceram *T. taophora* como uma linhagem independente, além de pelo menos mais sete linhagens geneticamente independentes, consideradas nominalmente como *T. miliaris*, que podem se tratar de novas espécies. Além disso, os autores encontraram *T. megatympanum* como irmão de *T. miliaris* + *T. taophora*, e *T. saxatilis*, como irmão desse clado (*T. megatympanum* + (*T. miliaris* + *T. taophora*)).

Apesar da longa história taxonômica, apenas em uma retomada mais recente dos estudos morfológicos da família Cycloramphidae, Colaço, Bittencourt-Silva & Silva (2020) propuseram que uma pequena estrutura presente na porção superior da íris dos olhos dos girinos, o “menisco” – nome sugerido por Miranda-Ribeiro (1920) – é homologa para todas as espécies da família, tendo reconhecido dois padrões ontogenéticos que ajudaram a explicar o porquê do desaparecimento em adultos de *Thoropa* e da manutenção e desenvolvimento em *Cycloramphus*, ampliando assim a sugestão de Heyer (1983a), desse caráter como sinapomorfia apenas de *Cycloramphus* (presente apenas em adultos). Além disso, apesar de não ter proposto uma hipótese filogenética, Dias *et al.* (2021) em um extenso de anatomia comparada, morfologia funcional e evolução das larvas de Cycloramphidae, propuseram um conjunto de 13 sinapomorfias para a família Cycloramphidae, além de uma para o gênero *Thoropa* (nadadeira ventral modificada em uma calha), que serviram de base para a discussão do impacto da morfologia das larvas para a sistemática da família.

Atualmente a hipótese de maior consenso entre os sistematas de anuros neotropicais é de que o gênero *Thoropa* seja um clado entre os Cycloramphidae, tendo o gênero *Cycloramphus* como grupo irmão (FROST, 2022). Além de semelhanças morfológicas observadas e descritas nas larvas (COLAÇO, BITTENCOURT-SILVA & SILVA, 2020; DIAS *et al.*, 2021), a família Cycloramphidae possui formas que apresentam biologia reprodutiva semelhantes e peculiares, sendo reunidos em dois grupos informais (que não representam propostas taxonômicas), conforme sugestão de Verdade (2005) em sua Tese de Doutorado não publicada, mas citada e seguida por diversos autores (COLAÇO *et al.*, 2021; DIAS *et al.*, 2021; COLAÇO & SILVA, 2022). O primeiro inclui todas as espécies do gênero *Thoropa* (7 spp.) e parte das espécies de *Cycloramphus* (grupos *C. fuliginosus*, *C. granulatus* e *C. ohausi*; c.a 20 spp.). Espécies nesse grupo depositam seus ovos sobre finas camadas de água que escorrem por afloramentos rochosos e apresentam girinos exotróficos (que precisam se alimentar) que eclodem em estágios mais avançados de desenvolvimento e permanecem associados exclusivamente a esse micro-habitat até pouco depois da metamorfose (BOKERMANN, 1965; HEYER, 1983a COLAÇO & SILVA, 2022). O segundo grupo compreende o restante das espécies conhecidas do gênero *Cycloramphus* (grupos *C. bolitoglossus* e *C. eleutherodactylus*; 8 spp.) e as duas espécies que até recentemente eram reconhecidas no gênero *Zachaenus* (*C. parvulus* e *C. carvalhoi*). Com base em observações de algumas espécies, acredita-se que todas as espécies deste agrupamento se reproduzam em ambientes terrestres. Membros desse grupo depositam ovos grandes com uma grande quantidade de vitelo no solo da floresta, tocas ou cavidades úmidas, sendo as larvas endotróficas (se desenvolvem completamente com base na nutrição provida pelo vitelo). Neste grupo, grande parte do desenvolvimento se dá no interior dos ovos, com eclosão tardia e permanência das larvas no mesmo lugar onde os ovos são depositados até se tornarem miniaturas dos adultos (LUTZ 1943,1944; HEYER & CROMBIE, 1979; ZOCCA *et al.*, 2014).

Embora os membros do gênero *Thoropa* e da família Cycloramphidae possuam diversas evidências morfológicas que sugerem tratar-se de grupos monofiléticos (COLAÇO, BITTENCOURT-SILVA & SILVA, 2020, 2021; DIAS *et al.*, 2021), nenhuma hipótese filogenética foi proposta contendo tais evidências.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Grupos interno e externo

Como grupo interno foram consideradas as sete espécies nominais descritas para o gênero *Thoropa*, *T. bryomantis*, *T. lutzii*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis* e *T. taophora*. Como grupo externo foram selecionadas primeiramente 12 espécies de *Cycloramphus*, cobrindo os diferentes grupos fenéticos propostos (Bokermann, 1951; Heyer, 1983a): *C. brasiliensis* (Steindachner, 1864), *C. carvalhoi* (Izecksohn, 1983), *C. eleutherodactylus* (Miranda-Ribeiro, 1920), *C. fuliginosus* Tschudi, 1838, *C. granulatus* Lutz, 1929, *C. lithomimeticus* Silva & Oüvernay, 2012, *C. mirandaribeiroi* Heyer, 1983, *C. ohausi* (Wandolleck, 1907), *C. parvulus* (Girard, 1853), *C. semipalmatus* (Miranda-Ribeiro, 1920), *C. stejneri* (Noble, 1924) e *C. valae* Heyer, 1983. Além disso, foram incluídos neste estudo espécies de outras linhagens de Neoaustrarana (Streicher *et al.*, 2018), como Alsodidae: *Alsodes neuquensis* Cei, 1976, *A. nodosus* (Duméril & Bibron, 1841), *Eupsophus emiliopugini* Formas, 1989, *E. roseus* (Duméril & Bibron, 1841) e *Limnomedusa macroglossa* (Duméril & Bibron, 1841); Batrachylidae: *Atelognathus patagonicus* (Gallardo, 1962), *Batrachyla leptopus* Bell, 1843, *B. taeniata* (Girard, 1855) e *Hylorina sylvatica* Bell, 1843; e Hylodidae: *Crossodactylus gaudichaudii* Duméril & Bibron, 1841, *Hylodes asper* (Müller, 1924), *H. phyllodes* Heyer & Cocroft, 1986 e *Megaelosia goeldii* (Baumann, 1912). Além das espécies de Rhinodermatidae, *Insuetophrynus acarpicus* Barrio, 1970 e *Rhinoderma darwinii* Duméril & Bibron, 1841; e de Telmatobiidae, *Telmatobius pinguiculus* Lavilla & Laurent, 1989. Totalizando 28 táxons. Todos esses táxons foram sugeridos como estreitamente relacionadas a *Thoropa* em hipóteses filogenéticas anteriores, tanto baseadas em evidências morfológicas, quando as mais recentes que se basearam principalmente evidências moleculares.

3.2 Levantamento de caracteres e os métodos para as observações morfológicas

Na primeira etapa do levantamento de caracteres, foi realizada uma extensa revisão de literatura dos principais caracteres (e seus estados) de morfologia externa e interna dos membros do gênero *Thoropa*, da família Cycloramphidae, e do restante do grupo externo; essas informações foram obtidas de descrições originais e redescrições de adultos e girinos, análises filogenéticas prévias e estudos focando em uma única ou em um complexo de estruturas morfológicas. Alguns caracteres obtidos da literatura foram utilizados da forma como concebidos em suas descrições originais, outros foram reinterpretados ou adaptados após observação pessoal de espécimes.

Em um segundo momento, foram realizadas observações pessoais e descrições da morfologia de diferentes semaforontes em diferentes fases da vida (larvas, jovens e adultos) depositados em coleções científicas. As observações foram realizadas sob microscópios estereoscópicos e espécimes e/ou detalhes deles foram fotodocumentados. Após a observação da morfologia externa das larvas, alguns espécimes foram submetidos ao protocolo de clareamento e coloração diferenciada de ossos e cartilagens (TAYLOR & VAN DYKE, 1985) para a observação do esqueleto. Após a etapa do alcian blue, o processo foi pausado para que os espécimes fossem dissecados para a inspeção de músculos, utilizando lugol para melhor visualização, e das cavidades bucofaríngeas, utilizando uma solução de azul de metileno 5%. O procedimento foi finalizado após as descrições e fotodocumentações. Após o exame da morfologia externa alguns espécimes adultos foram dissecados para a observação de músculos e vísceras e outros foram fotografados utilizando raios-x digitais, para a análise de seus ossos.

A definição e observação dos caracteres gerais de adultos e larvas foram baseadas em: Lynch (1971), Trueb (1973), Heyer (1975, 1983a), Duellman & Trueb (1986), McDiarmid & Altig (1999), Haas (2003) e Grant *et al.* (2006) e Luna, McDiarmid & Faivovich (2018), bem como em trabalhos mais recentes, que ajudaram na determinação de caracteres específicos observado nas espécies de *Thoropa* (e Cycloramphidae), como Colaço, Bittencourt-Silva & Silva (2020), Assis *et al.* (2021), Colaço *et al.* (2021), Dias *et al.* (2021) e Sabbag *et al.* (2022b). As referências seguidas e/ou adaptadas para a nomeação e determinação de estados-de-caracteres específicos estão nas descrições dos mesmos presentes no tópico “3.1 Descrição dos Caracteres” nos Resultados. Na Tabela 1 se encontram as fontes de caracteres (literatura ou observação pessoal) larvais e adultos para as espécies utilizadas neste estudo.

A classificação dos semaforontes em estágios discretos aqui seguiu Gosner (1960) para as larvas do grupo externo em geral e Colaço & Silva (2022) para os Cycloramphidae. Para eventuais comparações na discussão estudos ontogenéticos de grupos específicos também foram utilizados aqui (*e.g.* VERA CANDIOTI, NUÑEZ & UBEDA, 2011; GROSSO *et al.* 2022) mesmo que não tenham fornecido ou adaptado um sistema de classificação. Os espécimes depositados na Coleção Herpetológica do Laboratório de História Natural, Anatomia Comparada e Sistemática de Anfíbios - UFRRJ foram eutanasiados seguindo as orientações do Conselho Nacional de Controle da Experimentação Animal (CONCEA, 2015), por meio do uso da solução MS222 (metanossulfonato de triclaína). Todos os espécimes foram fixados em formaldeído 10%. Posteriormente, os adultos foram transferidos e armazenados em álcool 70% e os girinos em formaldeído 5%. Para uma lista completa de espécimes examinados, bem como suas coleções consulte o Anexo V.

Tabela 1. Fonte das informações da morfologia das larvas e adultos utilizados neste estudo.

Espécie	Larvas	Adultos
<i>T. bryomantis</i>	-	Assis <i>et al.</i> (2021)
<i>T. lutzi</i>	Bokermann (1965); Dias <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal	Cochran (1955); Lynch (1971, 1978); Assis <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal
<i>T. megatypanum</i>	Caramaschi & Sazima (1984); Dias <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal	Caramaschi & Sazima (1984); Luna, McDiarmid & Faivovich (2018); Sabbag <i>et al.</i> (2022b); Observação pessoal
<i>T. miliaris</i>	Wassersug & Heyer (1988); Barth (1951); Dias <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal	Bokermann (1965); Lynch (1971, 1978); Heyer (1975); Sabbag <i>et al.</i> (2022b); Observação pessoal
<i>T. petropolitana</i>	Wassersug & Heyer (1988); Bokermann (1965); Dias <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal	Bokermann (1965); Lynch (1971, 1978); Heyer (1975); Luna, McDiarmid & Faivovich (2018); Sabbag <i>et al.</i> (2022b); Observação pessoal
<i>T. saxatilis</i>	Cocroft & Heyer (1988); Dias <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal	Cocroft & Heyer (1988); Sabbag <i>et al.</i> (2022b); Observação pessoal
<i>T. taophora</i>	Bokermann (1965); Moura <i>et al.</i> (2019); Dias <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal	Feio, Napoli & Caramaschi (2006); Luna, McDiarmid & Faivovich (2018); Sabbag <i>et al.</i> (2022b); Observação pessoal
<i>C. brasiliensis</i>	Heyer (1983a); Dias <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal	Heyer (1983a); Observação pessoal
<i>C. carvalhoi</i>	Almeida-Silva <i>et al.</i> (2019)	Izecksohn (1983 “1982”); Observação pessoal
<i>C. eleutherodactylus</i>	-	Lynch (1971); Heyer (1983a); Observação pessoal
<i>C. fuliginosus</i>	Heyer (1983a); Dias <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal	Lynch (1971); Heyer (1975); Heyer (1983a); Observação pessoal
<i>C. granulatus</i>	-	Lynch (1971); Heyer (1983a); Observação pessoal
<i>C. lithomimeticus</i>	Silva & Ouvernay (2012); Dias <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal	Silva & Ouvernay, 2012; Observação pessoal
<i>C. mirandaribeiroi</i>	-	Heyer (1983a); Observação pessoal
<i>C. ohausi</i>	-	Lynch (1971); Heyer (1983a); Observação pessoal

Cycloramphidae

	<i>C. parvulus</i>	Lutz (1944)	Lynch (1971); Heyer (1975);
	<i>C. semipalmatus</i>	-	Heyer (1983a); Observação pessoal
	<i>C. stejnegeri</i>	Heyer & Crombie (1979); Heyer (1983a); Wassersug & Heyer (1988); Lavila (1991); Observação pessoal	Lynch (1971); Heyer (1975); Heyer (1983a); Observação pessoal
	<i>C. valae</i>	Heyer (1983b)	Heyer (1983a); Observação pessoal
Alsodidae	<i>A. neuquensis</i>	Barrasso <i>et al.</i> (2016)	Cei (1976); Barrionuevo (2017)
	<i>A. nodosus</i>	Diaz & Valencia (1985)	Heyer (1975); Observação pessoal
	<i>E. emiliopugini</i>	Formas (1989); Vera Candiotti, Nuñez & Úbeda (2011)	Formas (1989)
	<i>E. roseus</i>	Formas & Pugin (1978); Wassersug & Heyer (1988);	Lynch (1971, 1978); Heyer (1975); Formas & Vera (1980); Barrionuevo (2017); Observação pessoal
	<i>L. macroglossa</i>	Blotto & Alcalde (2006); Dias <i>et al.</i> (2021); Gonçalves <i>et al.</i> (2022)	Lynch (1971, 1978); Olivera-López, Camargo & Maneyro (2021); Observação pessoal
Batrachylidae	<i>A. patagonicus</i>	Cei (1965); Wassersug & Heyer (1988);	Lynch (1971, 1978); Heyer (1975); Barrionuevo (2017); Observação pessoal
	<i>B. leptopus</i>	Formas (1976); Alcade (2007); Grosso <i>et al.</i> (2022)	Lynch (1971, 1978); Heyer (1975); Observação pessoal
	<i>B. taeniata</i>	Formas (1976); Wassersug & Heyer (1988); Dias <i>et al.</i> (2021); Grosso <i>et al.</i> (2022)	Lynch (1971, 1978); Heyer (1975); Barrionuevo (2017); Observação pessoal
	<i>H. sylvatica</i>	Wassersug & Heyer (1988); Cárdenas-Rojas <i>et al.</i> (2007); Grosso <i>et al.</i> , 2022	Lynch (1971, 1978); Barrionuevo (2017); Observação pessoal
Hylodidae	<i>C. gaudichaudii</i>	Wassersug & Heyer (1988); Silva-Soares <i>et al.</i> (2015); Dias <i>et al.</i> (2021); Observação pessoal	Lynch (1971); Heyer (1975); Observação pessoal
	<i>H. asper</i>	Wassersug & Heyer (1988); Nogueira-Costa <i>et al.</i> (2010)	Lynch (1971); Heyer (1975); Observação pessoal
	<i>H. phyllodes</i>	Heyer <i>et al.</i> (1990); Dias <i>et al.</i> (2021)	Observação pessoal
	<i>M. goeldii</i>	Wassersug & Heyer (1988); Nuin, (2003); Dias <i>et al.</i> (2021);	Lynch (1971); Heyer (1975); Observação pessoal

R	<i>I. acarpicus</i>	Diaz & Valencia (1985); Rabanal & Formas (2009)	Lynch (1978), Diaz, Valencia & Sallaberry (1983); Barrionuevo (2017)
	<i>R. darwinii</i>	Wassersug & Heyer (1988); Lavilla (1987); Formas (2013)	-
T	<i>T. pinguiculus</i>	Lavila & Barrionuevo (2005); Vera Candiotti (2008); Barrionuevo & Baldo (2009)	Barrionuevo (2017)

3.3 Arcabouço teórico e a determinação dos estados-de-caracteres

O presente trabalho é baseado única e exclusivamente em evidências morfológicas para a proposição da hipótese filogenética. A descrição dos caracteres aqui foi realizada na forma de estabelecer relações entre as observações de partes dos semaforontes (sensu HENNIG, 1966), quando disponíveis, em diferentes fases da vida, incluindo a larval, que nos últimos 20 anos tem se tornado uma fonte importante de caracteres no processo de inferência de hipóteses filogenéticas em anura de um modo geral (MAGLIA *et al.*, 2001; PUGENER *et al.*, 2003; HAAS, 2003; MIRANDA *et al.*, 2014).

As observações sobre os semaforontes foram utilizadas como base para as proposições entre caracteres (sujeitos) e as propriedades que os mesmos manifestam (predicados), que na literatura corrente são descritos como estados-de-caracteres (e assim serão referidos aqui), para o estabelecimento de perguntas de “por quê”, como contrastes entre as propriedades observadas nos grupos interno e externos, *e.g.* – por quê amostras da espécie A apresentam a propriedade X para o caráter 1, enquanto as da espécie B apresentam a propriedade Y? – (FITZHUGH, 2006). Outra orientação da pesquisa, que difere substancialmente do que é apresentado nas pesquisas filogenéticas atualmente, é o abandono do termo homologia, como elaborado por Owen (1847) e substituição do mesmo por “homologues” conforme redefinido por Lankester (1870) (ainda sem uma tradução não ambígua para o português). Em linhas gerais, as observações dos caracteres morfológicos, para fins de comparação e descrição de propriedades, são feitas com base nas nossas interações com objetos vivos no presente e guiada por congruência topográfica peculiar ao corpo dos organismos estudados. Ou seja, da macro observação de pernas e braços (por exemplo) em vertebrados, para estruturas que compõem esses elementos esqueléticos em subunidades subsequentes; de modo que observações mais gerais nas estruturas que compõem o corpo dos organismos orientam a percepção de estruturas que são subunidades desta em escalas menores. Como exemplo, as cartilagens que compõem a sustentação das bainhas mandibulares dos girinos: as cartilagens que compõem a infra rostral, são “homologues” (merecem o mesmo nome por conta de suas posições relativas) e podem ser comparadas, sendo variações na forma das mesmas, descritas como propriedades - *e.g.* Cartilagem suprarrostral composta por três elementos versus supra rostral compostas por um único elemento.

Após as observações/levantamentos e determinação dos predicados associados a cada atributo topograficamente identificado e adequadamente nomeado (segundo-se para tal a literatura pertinente), os dados relativos a cada pergunta de “por quê X e não Y” foram transformados em valores numéricos (*e.g.* 0, 1, 2... n), e transferidos para uma matriz de caracteres no programa Mesquite 3.70 (MADDISON & MADDISON, 2021), onde as linhas representam os táxons, as colunas os caracteres e cada célula individual, as “qualidades” observadas. As observações de alguns caracteres resultaram em mais de uma qualidade se esses são adequadamente representados na matriz. Para facilitar a visualização, uma vez que os dois símbolos são tratados da mesma forma pelo algoritmo do programa analítico (TNT) os caracteres inaplicáveis e desconhecidos para alguns táxons foram codificados como “-” e “?”, respectivamente.

3.4 A inferência da hipótese filogenética

O embasamento teórico-filosófico para as inferências filogenéticas aqui utilizaram da estrutura do raciocínio abduutivo, onde: baseado no conhecimento prévio sobre os táxons e seus atributos, e nas teorias que dão conta de explicar a origem, fixação e compartilhamento (ou não) de similaridades (*e.g.* seleção natural e sexual e ancestralidade comum), o objetivo foi propor uma hipótese que desse conta de explicar os contrastes entre as propriedades observadas nos

diferentes semaforontes que compõem os grupos interno e externo (FITZHUGH, 2006a,b, 2016). Portanto, o presente trabalho abordará quatro classes de hipóteses explicativas sobre os caracteres compartilhados: específica, ontogenética, filogenética e de dimorfismo sexual (Fig. 2). Estas, por sua vez, relacionadas a dois tipos de causas, as “próximas”, que ocorrem durante os ciclos de vida dos organismos em questão, e “últimas”, relacionada a história evolutiva dos mesmos (MAYR, 1961; LALAND *et al.* 2011), sendo esses dois tipos de causa, englobados no estudo da sistemática (FITZHUGH, 2016).

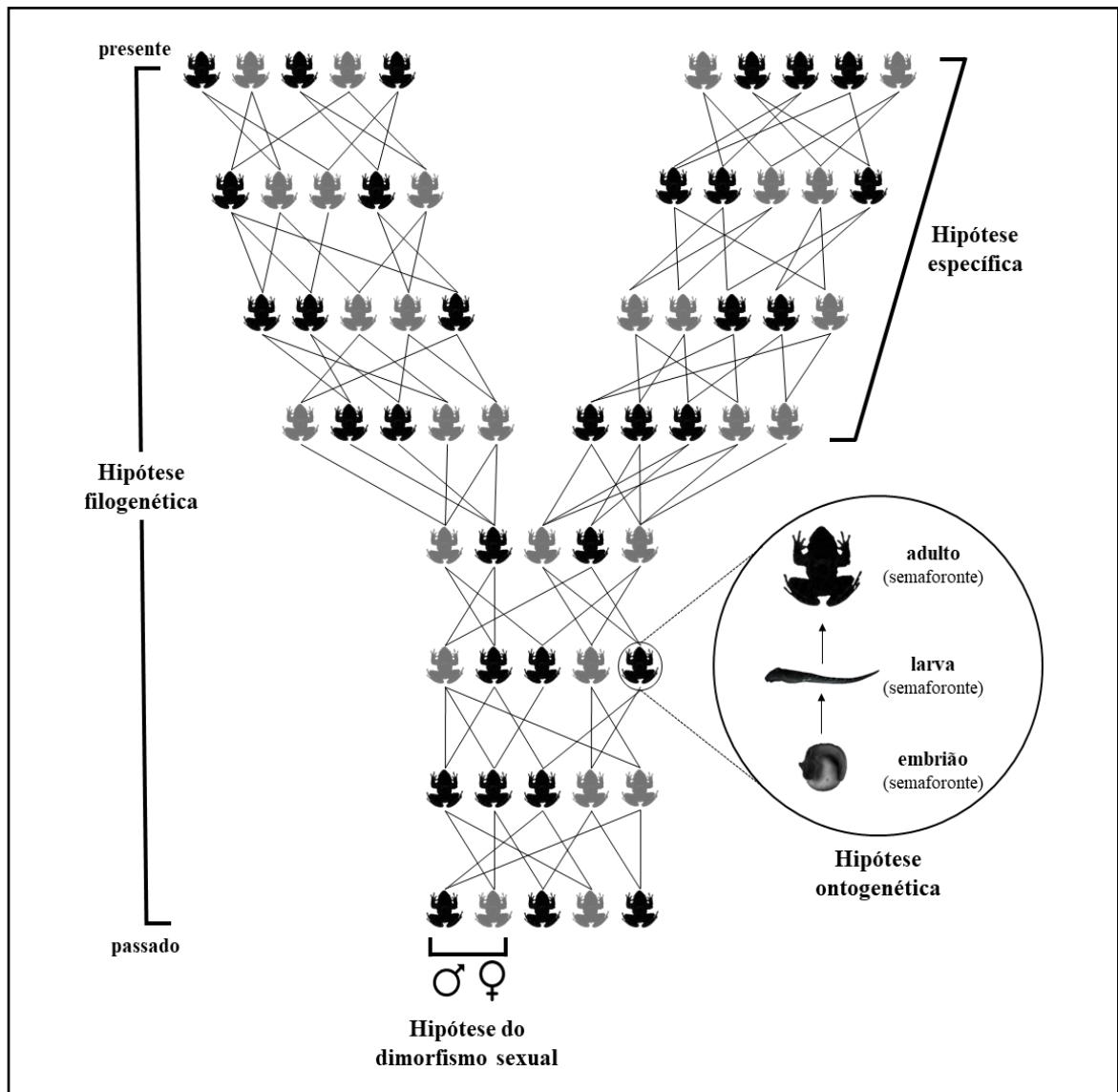


Figura 2. As diferentes classes de hipóteses na sistemática utilizadas no presente estudo. (adaptada de Fitzhugh, 2016; Mortimer et al., 2021; baseada em Hennig, 1966).

As inferências filogenéticas foram realizadas através do programa TNT 1.5 (GOLOBOFF, FARRIS & NIXON, 2008), com todos os atributos expressos nas colunas e linhas da matriz possuindo o mesmo peso e todos os multiestado foram tratados como não aditivos. Para buscar árvores que representem a melhor explicação da origem e fixação dos atributos observados, via a proposição de táxons adicionais (ancestrais) durante a evolução

envolvendo os semaforontes representativos dos táxons amostrados, foi realizada uma análise de parcimônia utilizando o algoritmo da busca tradicional TBR (Tree Bisection–Reconnection branch swapping method), com 100 replicações, salvando 10 árvores mais curtas (com o menor número de eventos de mudança e fixação de atributos) a cada repetição da análise. A espécie escolhida para o enraizamento da árvore para a análise foi *T. pinguiculus*. As espécies *E. emiliopugini* e *M. goeldii* foram retiradas da análise final devido ao alto grau de politomias que suas presenças proporcionaram nas análises. Os estados-de-caráter observados em apenas um táxon (autapomórficos; 5, 21, 22, 27, 60, 64, 69, 71, 72 e 44) também foram retirados da análise final. A distribuição de alguns caracteres (ou “séries de transformações”) importantes para a sistemática do gênero *Thoropa* foram analisadas e discutidos utilizando o programa TNT 1.5 (MADDISON & MADDISON, 2021).

4 RESULTADOS

O presente estudo identificou um total de 125 caracteres morfológicos nos 35 táxons terminais propostos. Os caracteres englobam diferentes semaforontes e sistemas, sendo 48 caracteres larvais: 35 de morfologia externa e 13 de morfologia interna, dos quais sete são de esqueleto cartilaginoso, um da cavidade oral e cinco da musculatura; e 77 caracteres adultos, destes 57 de morfologia externa, e 20 de interna, 19 osteológicos e um da musculatura. Estas observações subsidiaram hipóteses explicativas individuais de origem e fixação dos estados-de-caráter sob a forma de uma matriz de dados polarizados (Anexo VI) para os táxons estudados.

4.1 Descrição dos caracteres em semaforontes larvais

1. Posição dos olhos

Quando nos referimos à posição dos olhos, indicamos onde estas estruturas são localizadas na cabeça das larvas, diferentemente da orientação (ALTIG & MCDIARMID, 1999). Apesar de a posição dos olhos sugerir estar estreitamente associada à exploração dos microhabitats, poucas hipóteses filogenéticas utilizaram estes estados-de-caráter (HAAS, 2003). A diversidade de formas existente parece representar um contínuo quanto ao grau de dorsalidade/lateralidade, porém com base nos semaforontes observados aqui, reconheço dois estados:

(0) dorsal ou dorsolateral.

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) lateral ou anterolateral.

C. carvalhoi, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *I. acarpicus*, *R. darwinii*.

2. Menisco na margem dorsal na íris larval (Fig. 3)

Diferentes estruturas oculares foram reportadas em girinos de diferentes espécies, cada uma delas com suas próprias peculiaridades estruturais e ontogenéticas (COLAÇO, BITTENCOURT-BUENO & SILVA, 2020). Vera Candioti *et al.* (2005) descreveram uma estrutura ocular nomeada de umbráculo (MANN, 1931) em *E. calcaratus* (Günther, 1881) e Barrasso *et al.* (2016) observaram uma estrutura semelhante nos olhos de *A. neuquensis* Cei, 1976 e *A. gargola* Gallardo, 1970 chamada por eles de Elígio (VAN DIJK, 1966). Devido a ambas as descrições não terem realizado estudos mais detalhados da morfologia e ontogenia das estruturas, iremos seguir a interpretação de Colaço, Bittencourt-Silva & Silva (2020) e tratar a estrutura observada nos olhos dos girinos de Cycloramphidae, o Menisco (MIRANDA-RIBEIRO, 1920), como não homólogas às outras estruturas oculares presentes nos demais táxons estudados.

(0) ausente

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

(1) presente

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejneri* e *C. valae*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

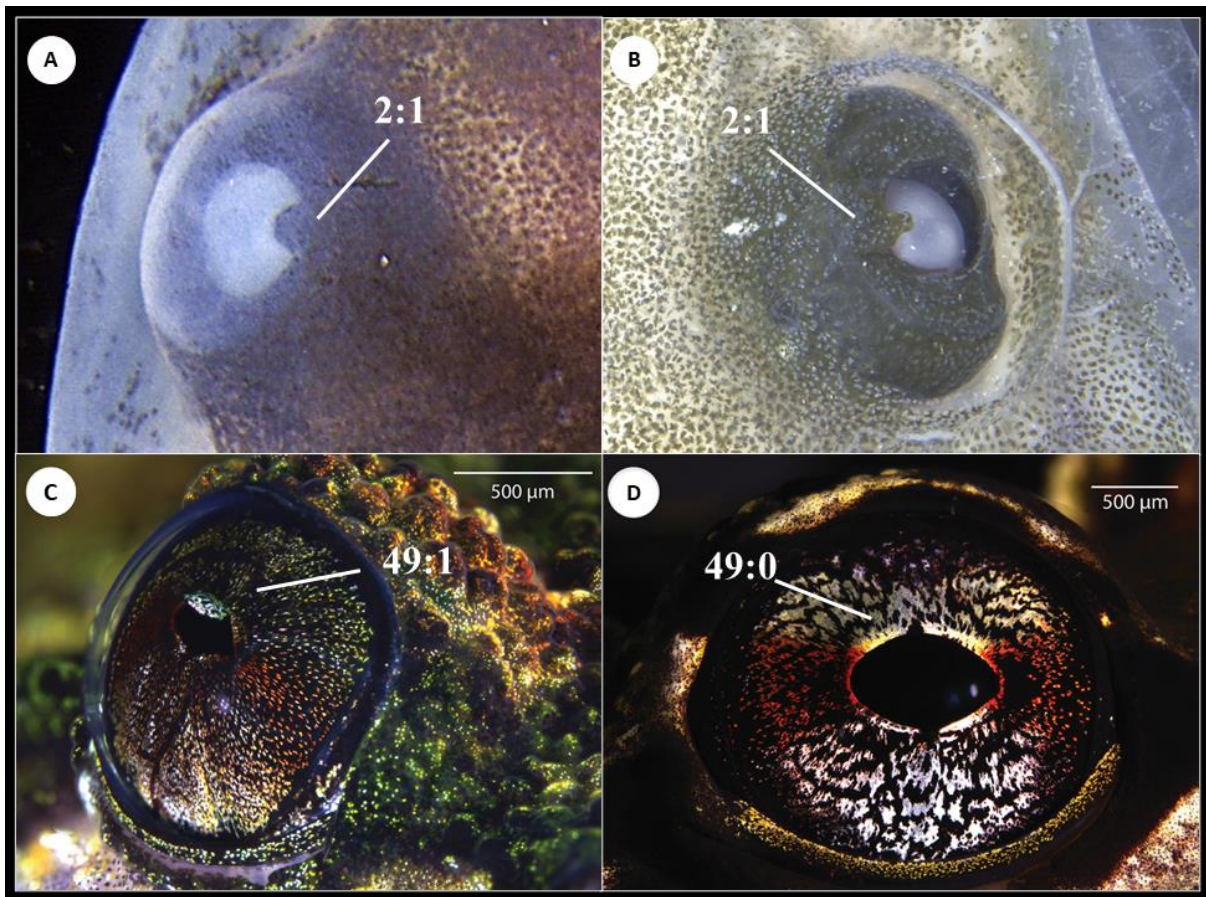


Figura 3. Menisco nos olhos dos Cycloramphidae. (A) girino e (C) adulto de *C. lithomimeticus*, (B) girino de *T. saxatilis* e (D) adulto de *T. miliaris*.

3- 4: Dobra opercular e espiráculo

O espiráculo é uma estrutura exclusiva das larvas de anuros, que guia a eliminação da água que entra pela boca e é utilizada na respiração branquial (MCDIARMID & ALTIG, 1999). Essa estrutura é resultado do crescimento de uma projeção de pele (o opérculo) que recobre os arcos branquiais (STARRETT, 1973). Orton (1953) figura entre as primeiras pesquisadoras em sistemática de anfíbios anuros a investigar a diversidade morfológica do espiráculo, que ela utiliza para propor subdivisões entre os grandes clados dos anfíbios anuros. Mais tarde, Starrett (1973) ao estudar o desenvolvimento do espiráculo em vários grupos, reinterpretou os

resultados de Orton (1953) e associou a diversidade à forma como ocorre a fusão do opérculo a parede abdominal. Além disso, o espiráculo pode apresentar pequenas variações em seu posicionamento, direcionamento da abertura e forma e extensão do tubo espiracular, que apresenta variações em diversos grupos em anura (ALTIG & MCDIARMID, 1999).

3. Resultado do processo de dobra opercular

Na maioria das larvas de Neobatrâquios (Orton tipo IV) o espiráculo é lateral, sinistro e tubular e se forma através da dobra e fusão opercular com a pele abdominal da direita para a esquerda (STARRETT, 1973). Em anuros que se desenvolvem de forma direta ou de linhagens endotróficas/nidícolas um espiráculo semelhantes as formas exotróficas aparentemente nunca chega a se formar (ANSTIS *et al.* 2011; CALLERY & ELINSON, 2000; THIBAudeau & ALTIG, 1999), exibindo apenas uma fusão ao vitelo médio-ventralmente. Baseado nisso, aqui reconheço dois estados:

(0) um único espiráculo sinistro

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *Insuetophrynus acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) espiráculo aparentemente nunca chega a se formar

C. carvalhoi, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *R. darwinii*.

4. Forma do tubo espiracular

(0) parede interna presente, tubular, livre do corpo

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*.

(1) parede interna ausente (Sem tubo externo)

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *Insuetophrynus acarpicus*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(-) não aplicável

C. carvalhoi, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *R. darwinii*.

5 -6: Abertura proctodeal e tubo de evacuação

Nas larvas dos anuros, a eliminação das excretas é realizada através da abertura proctodeal, que pode se projetar externamente ao corpo, e forma um tubo de evacuação (do inglês “vent tube”) (MCDIARMID & ALTIG, 1999; ECHEVERRÍA, 2004). Os estudos que incluem a morfologia do tubo de evacuação geralmente consideram o posicionamento da

abertura e/ou sua relação com a nadadeira ventral (ver ALTIG & MCDIARMID, 1999; HAAS, 2003). Quanto a sua orientação, o tubo de evacuação dos girinos pode se apresentar de três formas: abertura medial (como observado em todos os girinos conhecidos de Cycloramphidae), com abertura para o lado direito ou o esquerdo do corpo (ALTIG & JOHNSTON, 1989; MCDIARMID & ALTIG, 1999).

5. Tubo de evacuação da abertura proctodeal

(0) forma tubo externo

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *Insuetophrynus acarpicus*, *Limnomedusa macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) não forma tubo externo (aqui a abertura para excreção se abre na superfície posterior do abdômen)

B. taeniata.

6. Orientação da abertura proctodeal ou tubo de evacuação

(0) se abre para o lado direito do corpo (destro)

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *Insuetophrynus acarpicus*, *Limnomedusa macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*.

(1) se abre na linha medial do corpo

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *R. darwinii*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

7- 9: Projeção posterolateral do corpo (aba abdominal) (Fig. 4)

Descrita pela primeira vez por Bokermann (1965) como “disco abdominal formando ou não uma prega lateral” em girinos do gênero *Thoropa*, esse caráter tem sido reportado em todas as descrições de girinos quase-terrestres (ver DIAS *et al.*, 2021 e COLAÇO *et al.*, 2021 para um resumo) e terrestres (HEYER & CROMBIE, 1979; LUTZ, 1943, 1944; ZOCCA *et al.*, 2014) de Cycloramphidae e foi recentemente proposto como uma possível sinapomorfia para a família por Dias *et al.* (2021). Essa estrutura tem origem em uma expansão da margem ventral posterior do abdômen e ventral e laterais do tubo de evacuação, fusionadas em estágios iniciais de desenvolvimento, formando uma projeção de pele, que cobre parcialmente (ou totalmente dependendo do estágio) os brotos dos membros posteriores e o tubo de ventral (COLAÇO & SILVA, 2022). Este estado de caráter é exclusivo da família Cycloramphidae, sem relatos em qualquer outra linhagem de anuros, e a variação em sua morfologia se mostrou bastante informativa na classificação dos Cycloramphidae.

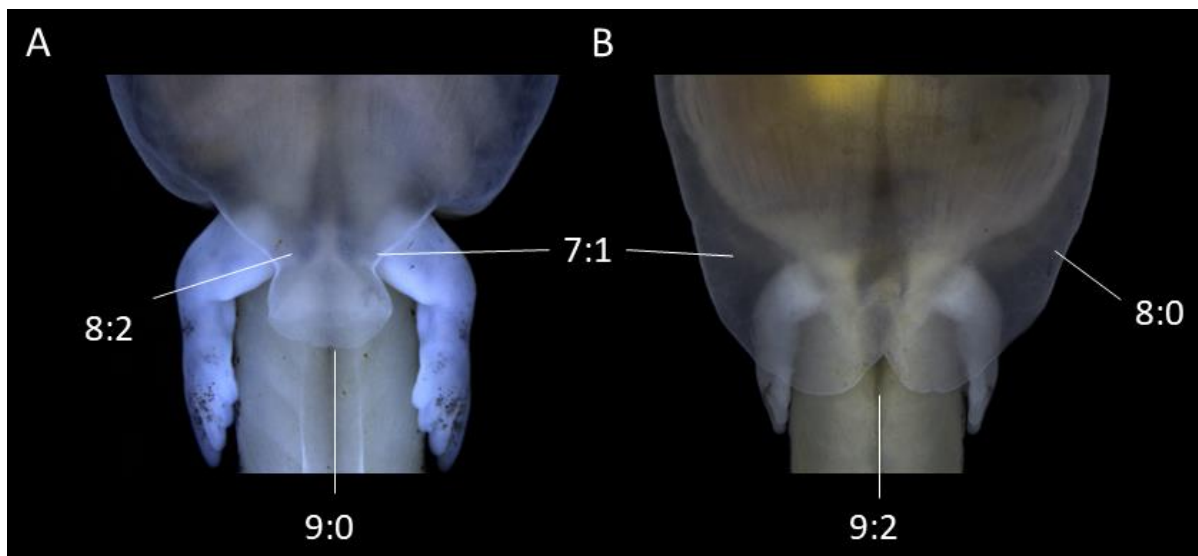


Figura 4. Margem prosterolateral do corpo nas larvas de Cycloramphidae. (A) *T. miliaris* e (B) *C. lithomimeticus*.

7. Margem posterolateral do corpo

(0) o limite do corpo na região posterior do abdômen é a parede corporal

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *Insuetophrynus acarpicus*, *Limnomedusa macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

(1) o limite da região posterior do abdômen é expandido formando uma aba abdominal

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejneri* e *C. valae*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

8. Extensão da aba abdominal

Apesar de ser sugerida como uma sinapomorfia para a família Cycloramphidae, a variação em atributos da aba abdominal ainda não foi bem explorada. Aqui, são apresentadas observações ligadas a essa extensão desta estrutura na região lateral do corpo.

(0) aba abdominal estendendo-se da região do espiráculo até o tubo de evacuação, formando uma projeção de pele contínua

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*.

(1) Aba abdominal estendendo-se de próximo ao espiráculo até o tubo de evacuação, com uma constrição separando a porção posterior da lateral

T. saxatilis, *T. taophora*.

(2) aba abdominal reduzida, geralmente cobrindo apenas a região do tubo de evacuação

C. carvalhoi, *C. parvulus*, *C. stejneri*, *T. megatympanum* e *T. miliaris*.

(-) não aplicável

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *Insuetophrynus acarpicus*, *Limnomedusa macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

9. Formato da margem posterior da aba abdominal

(0) unilobado (a pele forma uma aba com margem contínua)

C. carvalhoi, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) levemente bilobado (com uma pequena depressão medial)

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. valae*.

(2) bilobado (com uma endentação medial)

C. lithomimeticus, *C. parvulus*, *C. stejneri*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*.

(-) não aplicável

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *Insuetophrynus acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

10- 16: Cauda e nadadeiras (Fig. 5)

Diferente dos adultos, as larvas dos anuros apresentam como principais características uma cauda muscular pós-proctodeal (MCDIARMID & ALTIG, 1999; HANDRIGAN & WASSERSUG, 2007). Essa cauda, por sua vez, geralmente possui um par de nadadeiras (dorsal e ventral) (ALTIG & MCDIARMID, 1999). As formas com que as nadadeiras se apresentam são amplamente utilizadas em descrições e classificações em diferentes níveis taxonômicos e possuem forte relação com habitat onde os girinos se desenvolvem e como eles os exploram (MCDIARMID & ALTIG, 1999; ALTIG & JOHNSTON, 1989). Colaço & Silva (2022) forneceram hipóteses ontogenéticas que dão conta de explicar as diferenças morfológicas (origem e desenvolvimento) entre as nadadeiras dos demais girinos e os girinos de Cycloramphidae como estados mais derivados.

10. Desenvolvimento da nadadeira dorsal

(0) Nadadeira dorsal formando uma grande crista de pele arqueada.

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *Insuetophrynus acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

(1) Nadadeira dorsal reduzida em altura, restrita a uma pequena crista de pele acima do encontro dos miômeros.

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

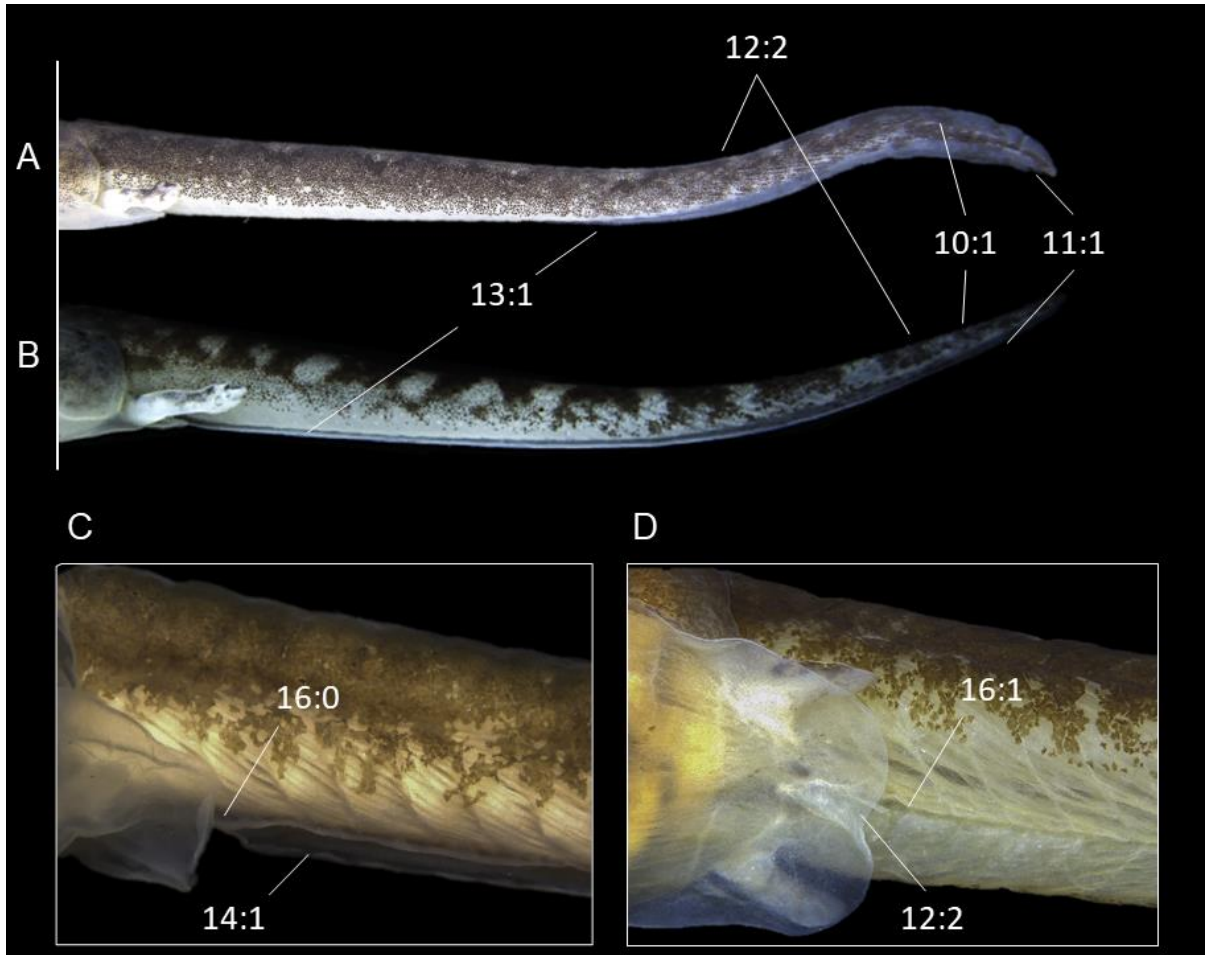


Figura 5. Nadadeiras e tubo de evacuação. (A) *C. lithomimeticus*, (B) *T. miliaris*, (C) *T. lutzi*, (D) *C. brasiliensis*.

11. Desenvolvimento da nadadeira ventral

(0) Nadadeira ventral formando uma grande crista de pele arqueada.

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

(1) Nadadeira ventral reduzida em altura, restrita a uma pequena crista de pele acima do encontro dos miômeros.

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

12. Origem da nadadeira dorsal

(0) Origem da nadadeira sobre o corpo, entre os miômeros do 1/3 posterior do corpo

A. neuquensis, *A. nodosus*, *B. leptopus*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *M. goeldii*.

(1) Origem da nadadeira na junção corpo-cauda

A. patagonicus, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

(2) Origem da nadadeira entre os miômeros da cauda

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejneri*, *C. valae*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

13. Origem da nadadeira ventral

(0) Origem da nadadeira na junção corpo-cauda

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

(1) A partir do 1/3 anterior da cauda

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. stejneri*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

14. Forma da nadadeira ventral

Sampson (1900) foi a primeira a chamar atenção para uma modificação na porção anterior da nadadeira em uma “sola”, provavelmente com observações realizadas com base em girinos do que hoje conhecemos como *T. saxatilis*, que auxiliaria na adesão às rochas. Barth (1956) relatou a presença de uma estrutura homóloga a nadadeira ventral, dos girinos generalistas, nos girinos de *T. miliaris* o qual denominou de “bordo saliente ventral”. Cocroft & Heyer (1988) foram os primeiros a descreverem formalmente esse estado de caráter, juntamente com a descrição do girino de *T. saxatilis* e Dias *et al.* (2021) sugeriram a nadadeira modificada em uma calha como sinapomorfia para o gênero *Thoropa*, chamando atenção para a diferença da modificação nas diferentes espécies. E o status de homólogos entre a nadadeira ventral modificada dos girinos de *Thoropa* e das demais espécies foi sugerido por Colaço & Silva (2022) através do estudo da ontogenia da mesma.

(0) Típica, em forma de uma lâmina ou crista epidérmica.

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejneri*

e *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

(1) Achatada no seu eixo dorso-ventral, em forma de calha

T. lutzi, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

15. Extensão da modificação da nadadeira ventral formando uma calha

(0) Modificada ao longo da metade anterior da cauda

T. lutzi, *T. saxatilis*.

(1) Modificada apenas posteriormente

T. petropolitana.

(2) ao longo de toda a nadadeira

T. megatympanum, *T. miliaris*, *T. taophora*.

(-) não aplicável

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejneri* e *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

16. Associação da nadadeira ventral com o tubo de evacuação

(0) Associado

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *C. gaudichaudii*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Livre

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejneri* e *C. valae*, *M. goeldii*, *T. megatympanum*, *T. petropolitana*, *T. miliaris*.

(-) Não se aplica

B. taeniata.

17- 35: Estruturas orais larvais (Fig. 6)

As peças bucais do girino são únicas e representam um complexo de características exclusivas dos anuros, com morfologias únicas nos diferentes agrupamentos filogenéticos (HAAS, 2003; ALTIG, 2006). No entanto, as interpretações da morfologia externa associada à boca dos anuros mudaram dramaticamente ao longo do tempo e hoje somos capazes de interpretar subunidades homólogas, e conseqüentemente reconhecê-las como caracteres distintivos (HAAS, 2003). O disco oral das larvas dos anuros, levando em conta sua diversidade e complexidade, pode ser dividido em: partes queratinizadas, que incluem as bainhas

mandibulares e queratodontes e partes moles, onde estão incluídas todas as demais estruturas do disco e suas variações de forma como um todo (ALTIG, 2007). O disco oral é composto de lábios superiores (anteriores) e inferiores (posteriores), cristas labiais transversais e papilas marginais e submarginais (ALTIG, 2007). Os caracteres aqui inclusos, são referentes as estruturas constituintes e a própria variação na forma do disco oral como um todo.

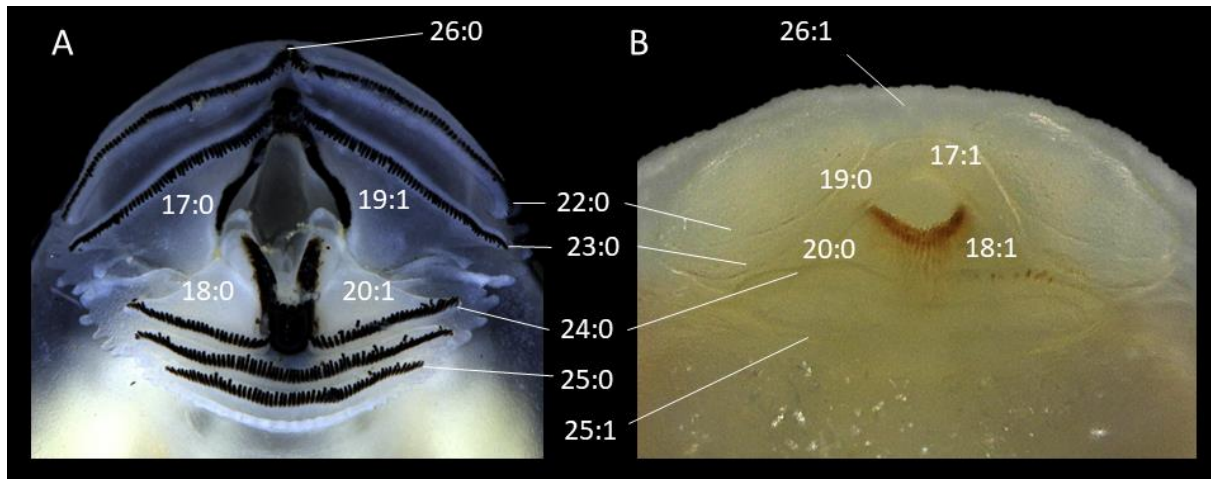


Figura 6. Disco oral dos girinos de Cyclophoridae. (A) *T. miliaris* e (B) *C. stejneri*.

17- 21: Bainhas Mandibulares

Partes orais queratinizadas incluem as bainhas mandibulares (comumente reportadas como “bicos córneos”), que são estruturas amplamente presentes nos discos orais nas larvas de anuros Orton (1953) tipo III e IV, e ausente em todos o pipideos e na maioria dos Microhylideos (larvas tipo I e II) (ORTON, 1953; STARRETT, 1973; HAAS, 2003). Geralmente apresentam formas arqueadas que variando entre formas de “U” ou “V” e margens serradas, que podem variar quanto a sua densidade, forma, tamanho, e presença ou ausência e a sua queratinização (ALTIG & MCDIARMID, 1999).

17. Morfologia e queratinização da bainha mandibular superior

(0) Regular, bem desenvolvidas e queratinizadas

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Muito estreita ou vestigial, pouco queratinizadas e desenvolvidas

C. parvulus, *C. stejneri*, *E. emiliopugini*, *I. acarpicus*, *R. darwinii*.

18. Morfologia e queratinização da bainha mandibular inferior

(0) Regular, bem desenvolvidas e queratinizadas

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Muito estreita ou vestigial, pouco queratinizadas e desenvolvidas

C. carvalhoi, *C. parvulus*, *C. stejneri*, *E. emiliopugini*, *I. acarpicus*, *R. darwinii*.

19. Forma da bainha mandibular superior

Diferentes autores ao descreverem larvas de Cycloramphidae reportaram mandíbulas comprimidas (lateralmente) e fortemente queratinizadas (BOKERMANN, 1965; HEYER, 1983a; COCROFT & HEYER, 1988; COLAÇO *et al.*, 2021; DIAS *et al.*, 2021). Esse estado-de-caráter só é encontrado de forma semelhante, porém convergentemente, em outros girinos quase-terrestres da África e Ásia (MCDIARMID & ALTIG, 1999; DIAS *et al.* 2021). Esse estado foi sugerido por dos Dias *et al.* (2021) como uma sinapomorfia para Cycloramphidae, porém com um alto grau de convergência entre os girinos quase-terrestres, devido a sua estreita associação com o habitat onde esses girinos se desenvolvem.

(0) Bainha mandibular arqueada, em forma de “U” ou “V” invertido

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. carvalhoi*, *C. stejneri*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *M. goeldii*, *L. macroglossa*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

(1) Bainha mandibular comprimida lateralmente.

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

20. Forma da bainha mandibular inferior

(0) Bainha mandibular arqueada, em forma de “U” ou “V”

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. stejneri*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *M. goeldii*, *L. macroglossa*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

(1) Bainha mandibular comprimida lateralmente

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. valae*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*

21. Forma da margem incisiva das bainhas mandibulares

(0) Margem incisiva lisa

R. darwinii.

(1) Margem incisiva serrilhada

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis* e *T. taophora*

22- 30: Cristas labiais de queratodontes

A cristas labiais são projeções de pele, organizadas de forma transversal em série no disco oral das larvas de anuros (que podem ser interrompidas ou não), onde são produzidos denticulos queratinizados (queratodontes) (MCDIARMID & ALTIG, 1999). Os queratodontes, são formados sucessivamente na base dos cumes labiais, se desenvolvendo e substituindo os mais velhos à medida que eles quebram ou caem (ALTIG, 2007). As cristas e queratodontes formam padrões que podem ser interpretados através de “fórmulas de fileiras de dentes labiais” (em inglês LTRF). De forma resumida, nessa fórmula, a letra A seguida de um número representa fileiras de queratodontes no lábio anterior e P do posterior, sendo A1 a mais anterior e a P3 a mais posterior do disco (com três fileiras posteriores). Thibaudeau & Altig (1988) apresentam um estudo abrangente sobre o desenvolvimento oral de seis espécies de anuros de quatro famílias e propõem uma via generalizada para o desenvolvimento das peças bucais, que geram a forma de disco oral mais comum. Outros padrões diferentes de desenvolvimento foram apresentados, incluindo para Cycloramphidae (COLAÇO & SILVA, 2022). Aqui considero a presença/ausência das cristas labiais (e não a formação de queratodontes) como as propriedades a serem consideradas e cada fileira homóloga entre si, sendo a conformação 2/3 a mais plesiomórfica (HAAS, 2003).

22. Crista labial A1

(0) Presente

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Ausente

R. darwinii.

23. Crista labial A2

Os girinos de *C. carvalhoi* e *C. parvulus* possuem apenas uma fileira de dentículos no lábio anterior, aqui a determinação da fileira A2 como ausente se dá ao fato da A1 estar localizada na borda anterior do disco, condição presente nos dois girinos citados.

(0) Presente

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. stejneri* e *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Ausente

C. carvalhoi, *C. parvulus*, *R. darwinii*.

24. Crista labial P1

(0) Presente

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. stejneri*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis* e *T. taophora*.

(1) Ausente

C. carvalhoi, *C. parvulus*.

25. Crista labial P3

(0) Presente

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Ausente

C. parvulus, *C. stejneri*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *I. acarpicus*.

26. Interrupção na crista labial A1

(0) Ausente

A. neuquensis, A. nodosus, A. patagonicus, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. lithomimeticus, C. valae, E. emiliopugini, E. roseus, H. asper, H. phyllodes, H. sylvatica, I. acarpicus, L. macroglossa, M. goeldii, T. pinguiculus, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

(1) Presente

C. carvalhoi, C. parvulus, C. stejneri.

(-) não aplicável

R. darwinii.

27. Interrupção na crista labial A2

(0) Ausente

C. fuliginosus,

(1) Presente

A. neuquensis, A. nodosus, A. patagonicus, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. lithomimeticus, C. valae, E. emiliopugini, E. roseus, H. asper, H. phyllodes, H. sylvatica, I. acarpicus, L. macroglossa, M. goeldii, T. pinguiculus, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

(-) não aplicável

C. carvalhoi, C. parvulus, R. darwinii.

28. Interrupção na crista labial P1

(0) Ausente

C. fuliginosus, E. roseus.

(1) Presente

A. neuquensis, A. nodosus, A. patagonicus, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. lithomimeticus, C. stejneri, C. valae, E. emiliopugini, H. asper, H. phyllodes, H. sylvatica, I. acarpicus, L. macroglossa, M. goeldii, R. darwinii, T. pinguiculus, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

(-) não aplicável

C. carvalhoi, C. parvulus.

29. Interrupção na crista labial P2

(0) Ausente

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. lithomimeticus*, *C. stejneri*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Presente

C. carvalhoi, *C. parvulus*, *I. acarpicus*.

30. Extensão da crista labial P3

(0) Ampla, maior que 50% da P1 e P2

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Central, menor que 50% da P1 e P2

C. carvalhoi, *R. darwinii*.

(-) não aplicável

C. parvulus, *C. stejneri*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *I. acarpicus*.

31- 34: Papilas

Entre as partes moles do disco oral, papilas talvez sejam as que mostrem a maior variação em sua configuração e incluem uma série de caracteres que podem ser divididos quanto à sua disposição, morfologia e quantidade ao logo do disco oral (ALTIG & MCDIARMID, 1999). A combinação das diferentes propriedades observadas nas papilas (bem como no disco oral como um todo) podem fornecer importantes informações respectivas tanto ao hábito das espécies (*e.g.* larvas endotróficas possuem menor número de papilas), quanto de suas histórias evolutivas

31. Número de fileiras de papilas marginais

(0) Dupla

A. nodosus, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *H. asper*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*.

(1) Simples

A. neuquensis, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejneri* e *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H.*

phyllodes, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *R. darwinii*, *T. pinguiusculus*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

32. Quantidade de papilas marginais laterais

(0) Pequenas e numerosas (Mais de 5 em cada lado)

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiusculus*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Duas ou três grandes papilas de cada lado.

C. carvalhoi, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*.

33. Papilas marginais no lábio anterior (superior)

(0) Contínuo ou diastema menor que 50% da largura do disco oral;

H. sylvatica, *I. acarpicus*, *T. pinguiusculus*.

(1) Com grande diastema, maior que 50% da largura do disco oral.

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis* e *T. taophora*.

34. Papilas submarginais

(0) Presente

A. neuquensis, *A. nodosus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiusculus*.

(1) Ausente

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *E. emiliopugini*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *I. acarpicus*, *R. darwinii*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

35. Região lateral do disco oral

No disco oral das larvas de algumas espécies de anuros podem ser observadas endentações marginais (e não simples dobras que ocorram com a acomodação das partes do

disco ao abrir e fechar) em diversas regiões do disco, sendo a mais comum (e abordada aqui) a lateral (MCDIARMID & ALTIG, 1999).

(0) Emarginada

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*.

(1) Não emarginada

C. gaudichaudii, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejneri* e *C. valae*, *H. asper*, *I. acarpicus*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

36- 42: Estruturas cartilagosas (Fig. 7)

Entre os mais notáveis sistemas morfológicos das larvas de anuros, está seu sistema esquelético cartilaginoso, que compreende diferentes subsistemas transitórios e únicos desses semaforontes, como o condrocrânio, cartilagens supra e infrarrostrais, aparato hyobranquial, além de primórdios de estruturas presentes nos adultos, como esqueleto axial e apendicular (CANNATELLA, 1999).

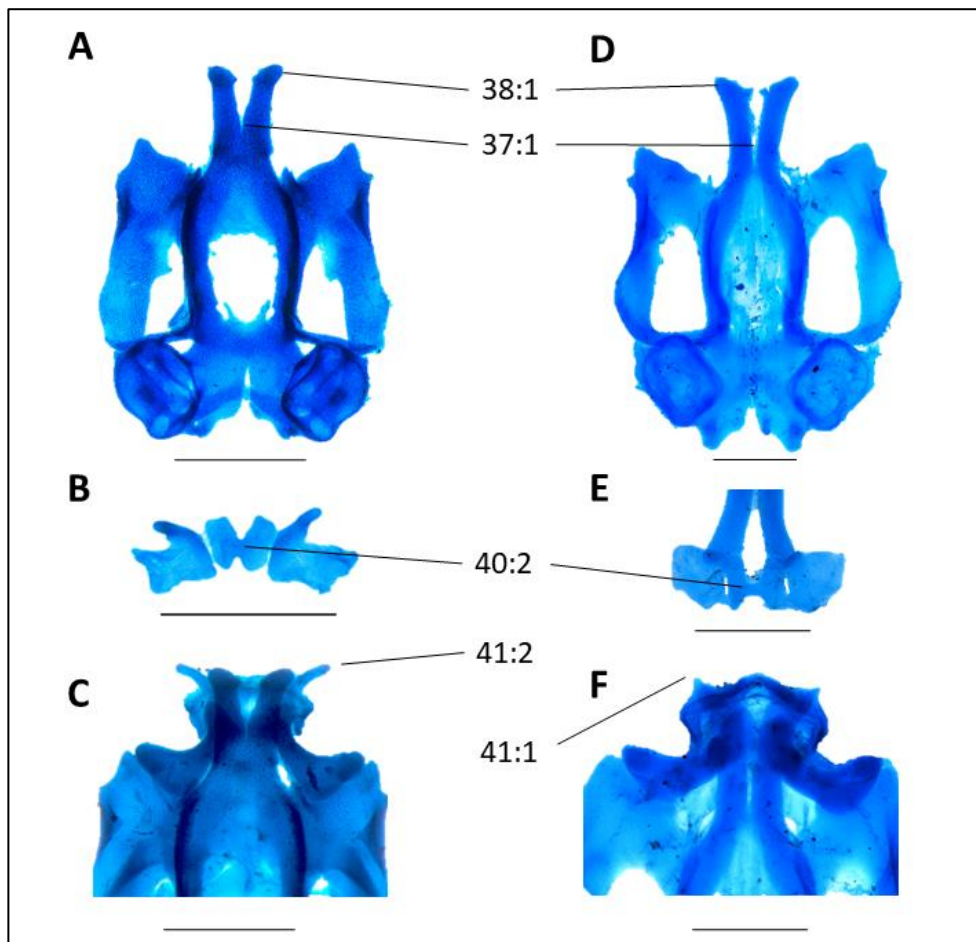


Figura 7. Morfologia esquelética cartilaginosa em Cycloramphidae. *C. lithomimeticus* em (A) Visão dorsal do Condrocrânio, (B) suprarrostral, (C) Detalhe da região rostral e como suas peças se encaixam; *T. saxatilis* em (D) Visão dorsal do Condrocrânio, (E) suprarrostral, (F) Detalhe da região rostral e como suas peças se encaixam Barras de escala = 0,5mm

36- 39: Cornos trabeculares

Os cornos trabeculares compõem a porção mais anterior do condrocrânio (etmoide), e se estendem ventral- e anterolateralmente, e articulam (ou são fusionados com) as cartilagens suprarostrais em sua margem mais anterior (CANNATELLA, 1999). Essas estruturas podem variar de diversas formas entre os táxons, como por exemplo em seu comprimento relativo (HAAS, 2003) ou divergência distal (PUGENER *et al.*, 2003), refletindo tanto a história evolutiva quanto os hábitos das larvas, o que torna os caracteres provenientes dessas estruturas importantes na proposição de hipóteses de relacionamento em diferentes níveis (Vera Candioti, 2007).

36. Comprimento relativo do corno trabecular

(0) Curto (Menor ou igual a 20% do comprimento do condrocrânio)

B. taeniata, C. stejnegeri, E. emiliopugini, L. macroglossa, R. darwinii,

(1) Longo (Maior que 20% do comprimento do condrocrânio)

A. neuquensis, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. lithomimeticus, H. sylvatica, I. acarpicus T. pinguiculus, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora

37. Divergência do corno trabecular

(0) posteriormente a região do processo articular

A. neuquensis, C. gaudichaudii, E. emiliopugini, H. sylvatica, I. acarpicus, L. macroglossa R. darwinii, T. pinguiculus

(1) anteriormente ou sobre a região do processo articular

B. taeniata, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. lithomimeticus, C. stejnegeri, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

38. Margem anterior corno trabecular

(0) Regular, largura quase homogênea em toda sua extensão

A. neuquensis, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. stejnegeri, E. emiliopugini, H. sylvatica, I. acarpicus, L. macroglossa, R. darwinii,

(1) Expandida e direcionada obliquamente

C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. lithomimeticus, T. pinguiculus T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis e T. taophora.

39. *Processus Lateralis trabeculae*

Nas margens posterolaterais dos cornos trabeculares de alguns girinos podem conter (ou não) um pequeno e triangular processo cartilagosos (PUGENER & MAGLIA, 2007).

(0) Distinto

A. neuquensis, B. taeniata, C. gaudichaudii, I. acarpicus,

(1) Ausente ou pouco pronunciado

C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. lithomimeticus, C. stejneri, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora, E. emiliopugini, H. sylvatica, L. macroglossa, R. darwinii, T. pinguiculus.

40- 41: Suprarostr

A cartilagem supra-rostral é uma estrutura única das larvas de anuros, que tem como função a sustentação interna da bainha mandibular superior e geralmente é constituída por dois elementos, corpo central e alas laterais (CANNATELLA, 1999, HAAS, 2003). O corpo central pode apresentar diferentes prontos e graus de fusão (*e.g.* distalmente, completamente, livres). Nas larvas de Cycloramphidae, foi observada uma condição única e marcante, na qual os corpos são fusionados medialmente (DIAS *et al.* 2021).

40. **Condição do corpo da suprarostr**

(0) livres

A. neuquensis, C. gaudichaudii, E. emiliopugini, H. phyllodes, H. sylvatica, M. goeldi, T. pinguiculus.

(1) fusionados Distalmente

I. acarpicus, R. darwinii

(2) fusionado medialmente

C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. lithomimeticus, C. stejneri, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

(3) completamente fusionados

L. macroglossa.

41. **Processo anterior dorsal da ala da suprarostr**

Ala da cartilagem supra-rostral dos girinos de Cycloramphidae possuem um conspícuo processo anterior dorsal, que é mais pronunciado nas espécies de *Cycloramphus* que de *Thoropa* (DIAS *et al.*, 2021).

(0) Ausente

A. neuquensis, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. emiliopugini*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *R. darwinii*,

(1) Presente e curto

T. pinguiculus, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*

(2) Presente, pronunciado e lateralmente expandido

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. stejneri*.

42. Processo anterolateral da crista parótica da cápsula ótica

A cápsula ótica dos girinos possui em sua margem lateral um cume denominado crista parótica, que pode, ou não, exibir um processo anterolateral, que quando presente e muito desenvolvido, pode formar um processo ótico (HAAS, 2003). Diferente de HAAS (2003), aqui só foi codificada a presença ou ausência da estrutura.

(0) ausente

E. emiliopugini, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*.

(1) presente

A. neuquensis, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. stejneri*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

43. Cristas secretoras

As cristas secretoras fazem parte de um complexo de tecidos localizadas ventralmente na cavidade bucofaríngea e produzem secreções mucosas onde partículas alimentares ficam retidas (KENNY, 1969; WASSERSUG & ROSENBERG, 1979). Detalhes desse epitélio já foram sugeridos como bons caracteres para análises filogenéticas (WASSERSUG & HEYER, 1988), porém aqui, seguindo HAAS (2003), apenas sua ausência/presença foi utilizada. Wassersug & Heyer (1983) e Dias *et al.* (2021) relataram a ausência destas estruturas em todas as larvas de Cycloramphidae observadas.

(0) presente

A. neuquensis, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *H. phyllodes*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldi*, *T. pinguiculus*.

(1) ausente

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. stejneri*, *E. emiliopugini*, *R. darwinii*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

44- 48: Musculatura (Fig. 8)

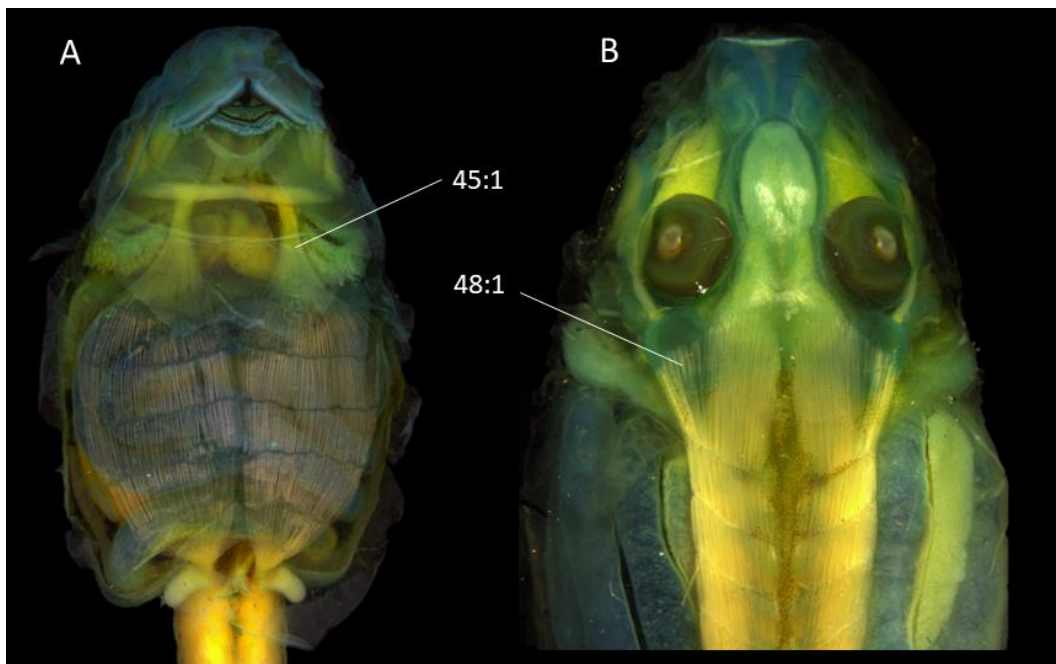


Figura 8. Musculatura larval em Cycloramphidae. (A) Vista ventral do girino de *T. lutzi*; (B) Vista dorsal do girino de *T. saxatilis*.

44. *M. levator arcuum branchialium III*

Dias *et al.* (2021) observaram que nas larvas de Cycloramphidae um ramo secundário do levator arcuum branchialium III é muito desenvolvido, se estendendo ventralmente e se inserindo no peritônio, próximos as origens do *m. rectus cervicis* e *m. rectus abdominis*. Essa condição é considerada muito modificada em relação a morfologia mais comum, onde o músculo possui apenas um ramo que se insere no ceratobraquial III (HAAS, 2003).

(0) ramo único, inserindo-se no ceratobranquial III;

A. neuquensis, *B. taeniata*, *E. emiliopugini*, *H. phyllodes*, *L. macroglossa*, *M. Goeldi*, *T. pinguiculus*.

(1) dois ramos, o segundo inserindo-se no peritônio.

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. stejneri*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

45. *M. rectus abdominis anterior*

O *m. rectus abdominis* é um músculo presente nas larvas dos anuros (também comum aos demais vertebrados), que se estende ao longo do abdômen. Dias *et al.* (2021) observaram que nos girinos de Cycloramphidae algumas fibras que se estendem mais rostralmente, também chamada de *m. rectus abdominis anterior*, está presente como “um músculo discreto originado junto a largura completa do *m. rectus abdominis*”. Condição semelhante foi também observada em outros girinos incluídos neste estudo como os do gênero *Telmatobius* (VERA CANDIOTI, 2008) e da família Hylodidae (DIAS *et al.*, 2021).

(0) ausente

A. neuquensis, B. taeniata, E. emiliopugini, L. macroglossa.

(1) presente

C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. lithomimeticus, C. stejneri, H. phyllodes, M. goeldi, T. pinguiculus, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

46. Inserção anterior do *m. rectus abdominis anterior*

Diferente de espécies com larvas lóticicas (incluindo de Hyloidae e Telmatobidae) onde as fibras rostrais do *m. rectus abdominis anterior* se insere ventralmente no processo articular, em todos os girinos de Cycloramphidae a inserção ocorre em uma aponeurose muito fina, compartilhada com o *m. subarcualis rectus I* (DIAS *et al.*, 2021)

(0) no processo articular do palatoquadrato

H. phyllodes, M. goeldi, T. pinguiculus.

(1) em uma aponeurose compartilhada com o *m. subarcualis rectus I*

C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. lithomimeticus, C. stejneri, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

(-) não aplicável

A. neuquensis, B. taeniata, E. emiliopugini, L. macroglossa

47. Inserção de ramo ventral do *subarcualis rectus I*

O *m. subarcualis rectus I* pode ser composto de 1 a 3 ramos diferentes e normalmente o mais ventral é ligado a processos branquiais de ceratobranquial II ou III, mas diferentemente, em todos os girinos de Cycloramphidae onde o músculo foi observado, o ramo ventral está inserido em uma aponeurose delgada compartilhada com o *m. rectus abdominis anterior* (DIAS *et al.*, 2021)

(0) Nos ceratobranquiais II ou III;

A. neuquensis, B. taeniata, C. gaudichaudii, E. emiliopugini, H. phyllodes, L. macroglossa, M. goeldi, T. pinguiculus.

(1) em uma aponeurose compartilhada com o *m. rectus abdominis anterior*

C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. lithomimeticus, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

48. Musculatura axial

A musculatura axial dos vertebrados é responsável tanto pela sustentação de elementos cartilaginosos e ósseos (*e.g.* notocorda, esqueleto axial pós-craniano) quanto pela locomoção,

e apesar de sua presença ser plesiomórfica para os vertebrados, a observações das diferenças entre os diferentes grupos podem conter preciosas informações para o estudo da sistemática (SCHILLING, 2011). Diferente da condição observada na maioria dos girinos, onde a musculatura axial se insere ventrolateralmente na cápsula ótica, em cycloramphidae a musculatura axial cobre parcialmente a cápsula ótica e se insere dorsalmente (DIAS *et al.*, 2021).

(0) inserção ventrolateral na cápsula ótica

A. neuquensis, *H. phyllodes*, *L. macroglossa*, *M. goeldi*, *T. pinguiculus*

(1) inserção dorsal na cápsula ótica

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

4.2 Descrição dos caracteres em semaforontes adultos

49. Margem dorsal da íris adulta

Diferente das espécies do gênero *Cycloramphus*, onde o menisco (ver caráter 2; Fig. 3) se mantém nos adultos através da metamorfose, nas espécies do gênero *Thoropa* essa estrutura desaparece ao longo da ontogenia (COLAÇO, BITTENCOURT-BUENO & SILVA, 2020). Por se tratar de semaforontes diferentes, o menisco foi codificado independentemente em ambos.

(0) regular, sem um menisco

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. emiliopugini*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. pinguiculus*, *T. bryomantis*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) modificada, com um menisco

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. lithomimeticus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. semipalmatus*, *C. stejneri*, *C. valae*.

50. Formato da pupila

A diversidade de morfologias observadas nos olhos vem chamando atenção desde os estudos pioneiros na herpetologia e é amplamente presente nas descrições dos táxons. Entre outros aspectos, o formato da pupila tem se destacado (mais recentemente) por suas associações adaptativas e evolutivas (CERVINO *et al.*, 2021). Autores que se debruçaram sobre as diferentes formas pupilares através dos grupos, sugeriram que a pupila vertical seria plesiomórfica e a horizontal, mais associada a grupos mais derivados (LYNCH, 1971; DUELLMAN & TRUEB, 1986), no entanto, além de a estrutura ter sido discutida poucas vezes num contexto filogenéticos mais amplo, a alta plasticidade e diversidade desse caráter nos diferentes grupos (CERVINO *et al.*, 2021) torna as interpretações e inferências mais complexas de serem feitas. Aqui reconheço três estados-de-caráter da forma da pupila:

(0) vertical

H. sylvatica, *L. macroglossa*.

(1) horizontal e/ou elíptica

C. gaudichaudii, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri* e *C. valae*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *I. acarpicus*, *M. goeldii*, *R. darwinii*, *T. bryomantis*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(2) romboidal ou sub-romboidal

A. patagonicus, *B. leptopus*, *B. taeniata*.

51. Tímpano (Fig. 9)

O ouvido médio dos Anuros, de forma generalizada, é composto, sem suma, pela membrana timpânica, anel timpânico e columela e tem como funções principais a captação e condução de sons que envolvem a sobrevivência, comportamentos de reprodução e territoriais (DUELLMAN & TRUEB, 1986; PEREYRA *et al.*, 2016). Heyer (1975) utilizou a “visibilidade do tímpano” como um caráter relevante para entender as relações entre os gêneros que compunham a então família Leptodactylidae e Heyer (1983a) sugeriu que todos os membros de *Cycloramphus* apresentam um tímpano escondido sob uma camada de tegumento. Aqui, proponho que as morfologias da pele externa do tímpano, sejam interpretadas como graus de (não-) diferenciação do tímpano durante sua ontogenia.

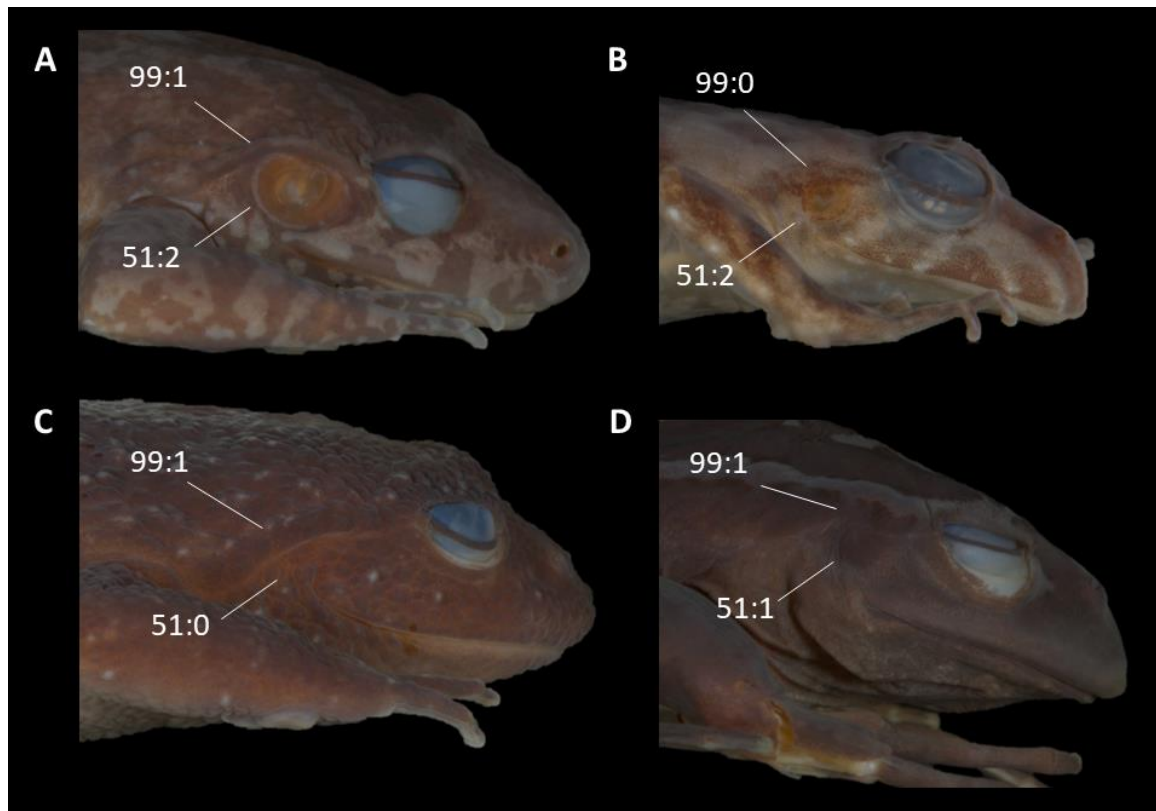


Figura 9. Vista lateral da região da cabeça de (A) *T. megatympanum*, (B) *T. petropolitana*, (C) *C. granulatus* e (D) *H. sylvatica*. Destacados o tímpano e a dobra supratimpânica.

(0) Tímpano totalmente recoberto por tegumento

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *C. brasiliensis*, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. lithomimeticus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *C. semipalmatus*, *C. stejneri*, *C. valae*, *I. acarpicus*, *M. goeldii*.

(1) Disco timpânico marcando a pele da região, mas musculo timpânico não exposto

B. leptopus, *B. taeniata*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *T. pinguiculus*

(2) Tanto a membrana (músculo) timpânica com *annulus* evidentes

C. gaudichaudii, *H. asper*, *H. phyllodes*, *T. bryomantis*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. saxatilis*, *T. taophora*

52- 58: Projeções epidérmicas papilares (PEPs)

Um dos mais notáveis caracteres sexuais secundários observados em anuros são as projeções epidérmicas papilares (PEPs), amplamente conhecidas como excrescências nupciais (LUNA, MCDIARMID & FAIVOVICH, 2018), tendo muito provavelmente evoluído paralelamente em diferentes grupos (DUELLMAN & TRUEB, 1986). De forma geral, a descrição desses caracteres está associada a valores taxonômicos, biologia reprodutiva, aspectos funcionais (na manutenção e comunicação química do amplexo) e (micro ou macro) estruturais (ver LUNA, MCDIARMID & FAIVOVICH, 2018 para um resumo e as referências lá contidas). Nas espécies de *Thoropa* as PEPs podem ocorrer na margem de três dedos e no tubérculo metacarpal interno (REBOUÇAS, SILVA & SANUY, 2017; SABBAG *et al.*, 2022b). As PEPs possuem diferentes morfologias através dos diferentes grupos de anuros, identificadas por análises microestruturais (LUNA, MCDIARMID & FAIVOVICH, 2018). Nas espécies de *Thoropa* foram observados dois tipos de morfologias dessas estruturas: 1) pequenas e numerosas PEPs em “forma-de-cone” (*cone-shaped papillae*), encontradas nos dedos de *T. bryomantis* e *T. lutzi* (ASSIS *et al.*, 2021) e grandes e menos numerosas PEPs em “forma de espinho” (*spine-shaped papillae*), observadas no restante das espécies do gênero (LUNA, MCDIARMID & FAIVOVICH, 2018; SABBAG *et al.*, 2022b). Além da morfologia e distribuição nos machos, a presença de PEPs nos dedos das fêmeas de algumas espécies (*e.g.* *C. ohausi*) e na região peitoral de machos (*e.g.* *Alsodes* e *Telmatobius*) também foram codificadas aqui.

52. Morfologia das projeções epidérmicas papilares

(0) PEPs em forma-de-cone

A. patagonicus, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *T. pinguiculus*, *T. bryomantis*, *T. lutzi*.

(1) PEPs em forma-de-espinho

A. neuquensis, *A. nodosus*, *C. gaudichaudii*, *C. ohausi*, *I. acarpicus*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*

(-) não aplicável

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. semipalmatus*, *C. stejneri*, *C. valae*, *H. asper*, *M. goeldii*.

53. Projeções epidérmicas papilares no dedo II

(0) ausente

C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. carvalhoi, C. granulosis, C. mirandaribeiroi, C. parvulus, C. semipalmatus, C. stejneri, C. valae, H. asper, M. goeldii.

(1) presente

A. neuquensis, A. nodosus, A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. ohausi, E. roseus, H. phyllodes, H. sylvatica, I. acarpicus, L. macroglossa, T. pinguiculus, Thoropa bryomantis, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora

54. Projeções epidérmicas papilares no dedo III

(0) ausente

B. leptopus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulosis, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, C. valae, H. phyllodes, T. pinguiculus, T. bryomantis, T. lutzi, T. petropolitana

(1) presente

A. neuquensis, A. nodosus, A. patagonicus, B. taeniata, E. roseus, H. sylvatica, I. acarpicus, L. macroglossa, T. megatympanum, T. miliaris, T. saxatilis, T. taophora

55. Projeções epidérmicas papilares no dedo IV

(0) ausente

A. nodosus, A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulosis, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, C. valae, H. phyllodes, H. sylvatica, E. roseus, I. acarpicus, T. pinguiculus, T. bryomantis, T. lutzi, T. petropolitana

(1) presente

L. macroglossa, T. megatympanum, T. miliaris, T. saxatilis, T. taophora

56. Projeções epidérmicas papilares no tubérculo metacarpal interno

(0) Ausente

A. nodosus, E. roseus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulosis, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, C. valae, H. phyllodes, L. macroglossa, T. pinguiculus, T. petropolitana

(1) Presente

A. neuquensis, B. leptopus, B. taeniata, H. sylvatica, I. acarpicus, T. bryomantis, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. saxatilis, T. taophora

57. Projeções epidérmicas papilares no dedo II das fêmeas

(0) ausente

A. nodosus, *A. patagonicus*, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. brasiliensis*, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. semipalmatus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *E. roseus*, *H. phyllodes*, *L. macroglossa*, *T. pinguiculus*, *T. bryomantis*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) presente

C. gaudichaudii, *C. ohausi*, *I. acarpicus*

58. Projeções epidérmicas papilares na região peitoral em machos sexualmente maduros

(0) ausente

A. patagonicus, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. semipalmatus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *L. macroglossa*, *T. bryomantis*, *T. lutzi*, *T. megatympnum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Presente, dispostos de maneira dispersa

T. pinguiculus

(2) Presente, dispostos de maneira organizada em dois conjuntos

A. neuquensis, *A. nodosus*, *I. acarpicus*

59-74: Dobras de pele nas margens do radiale e ulnare dos dedos das mãos

Utilizadas por Heyer (1983a) no auxílio da diagnose das espécies dentro do gênero *Cycloramphus*, as “dobras dérmicas” foram utilizadas como um importante caráter por Lutz (1930) na descrição e subdivisão da então subfamília Elosiinae (=Hylodidae). Mais tarde observado em indivíduos de diversos outros grupos (*e.g.* Dendrobatidae), essas projeções foram utilizadas de forma sistematizada pela primeira vez por Grant *et al.* (2006), sendo codificadas na forma de presença/ausência em ambas as margens dos dedos. Apenar de ter observado uma pequena expansão em alguns dedos de alguns táxons, foram codificadas apenas as dobras de pele verdadeiras. Além de descrever essas estruturas pela primeira vez nas espécies de *Thoropa* (e em alguns membros do grupo externo), para minimizar os efeitos ontogenéticos, foram considerados apenas semaforontes adultos. A presença, assim como a morfologia da estrutura foram tratadas de forma independente em semaforontes machos e fêmeas. O foi utilizada a nomenclatura Radiale (interna; pré-axial) e Ulnar (externa; pós-axial) para designar as margens do dedo em questão.

59. Margem radiale do dedo II dos machos

(0) regular ou levemente expandida

A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. carvalhoi, C. fuliginosus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, C. valae, H. sylvatica, L. macroglossa, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

A. nodosus, C. granulosis, H. phyllodes.

60. Margem radiale do dedo II das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

A. patagonicus, B. leptopus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. eleutherodactylus, C. fuliginosus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, E. roseus, H. phyllodes, L. macroglossa, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. granulosis.

61. Margem ulnare do dedo II dos machos

(0) regular ou levemente expandida

A. nodosus, A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. carvalhoi, C. fuliginosus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. stejneri, C. valae, H. sylvatica, L. macroglossa, T. lutzi, T. megatympanum, T. petropolitana, T. saxatilis,

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. granulosis, C. semipalmatus, H. phyllodes, T. miliaris, T. taophora

62. Margem ulnare do dedo II das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

A. patagonicus, B. leptopus, C. gaudichaudii, C. eleutherodactylus, C. fuliginosus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, Eupsophus roseus, L. macroglossa, T. megatympanum, T. miliaris T. petropolitana.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. brasiliensis, C. granulosis, H. phyllodes, T. taophora.

63. Margem radiale do dedo III dos machos

(0) regular ou levemente expandida

A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, H. sylvatica, L. macroglossa.

(1) expandida formando uma dobra de pele

A. nodosus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. carvalhoi, C. fuliginosus, C. granulatus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, C. valae, H. phyllodes, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

64. Margem radiale do dedo III das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus

(1) expandida formando uma dobra de pele

A. patagonicus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. eleutherodactylus, C. fuliginosus, C. granulatus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, E. roseus, H. phyllodes, L. macroglossa, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. taophora.

65. Margem ulnare do dedo III dos machos

(0) regular ou levemente expandida

A. nodosus, A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, C. carvalhoi, C. fuliginosus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, C. valae, H. sylvatica, L. macroglossa, T. lutzi, T. megatympanum, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. granulatus, H. phyllodes, T. miliaris.

66. Margem ulnare do dedo III das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

A. patagonicus, B. leptopus, C. eleutherodactylus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. stejneri, E. roseus, L. macroglossa, T. petropolitana, T. miliaris, T. megatympanum, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulatus, C. semipalmatus, H. phyllodes.

67. Margem radiale do dedo IV dos machos

(0) regular ou levemente expandida

A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, H. sylvatica, L. macroglossa,

(1) expandida formando uma dobra de pele

A. nodosus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. carvalhoi, C. fuliginosus, C. granulatus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, C. valae, H. phyllodes, T. lutzi, T. petropolitana, T. megatympanum, T. miliaris, T. saxatilis, T. taophora

68. Margem radiale do dedo IV das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, E. roseus

(1) expandida formando uma dobra de pele

A. patagonicus, C. brasiliensis, C. eleutherodactylus, C. fuliginosus, C. granulatus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, H. phyllodes, L. macroglossa, T. megatympanum, T. petropolitana, T. miliaris, T. taophora

69. Margem ulnare do dedo IV dos machos

(0) regular ou levemente expandida

A. nodosus, A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. carvalhoi, C. fuliginosus, C. granulatus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. valae, C. stejneri, H. sylvatica, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

H. phyllodes.

70. Margem ulnare do dedo IV das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

A. patagonicus, B. leptopus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. eleutherodactylus, C. fuliginosus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, E. roseus, T. miliaris, T. megatympanum, T. petropolitana, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. granulatus, H. phyllodes.

71. Margem radiale do dedo V dos machos

(0) regular ou levemente expandida

A. nodosus, A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. carvalhoi, C. fuliginosus, C. granulatus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, C. valae, H. sylvatica, L. macroglossa, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

H. phyllodes.

72. Margem radiale do dedo V das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

A. patagonicus, B. leptopus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. eleutherodactylus, C. fuliginosus, C. granulatus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, Eupsophus roseus, L. macroglossa, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

H. phyllodes.

73. Margem ulnare do dedo V dos machos

(0) regular ou levemente expandida

A. nodosus, A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulatus, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, C. valae, H. sylvatica, L. macroglossa, T. lutzi, T. miliaris, T. petropolitana, T. saxatilis, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

H. phyllodes, T. megatympanum.

74. Margem ulnar do dedo V das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

A. patagonicus, B. leptopus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulatus, C. eleutherodactylus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. semipalmatus, C. stejneri, Eupsophus roseus, L. macroglossa, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

H. phyllodes.

75. Região dorsal dos dígitos

Ao caracterizar o grupo denominado Elosiinae, Lutz (1930) destacou a condição única, bilobular, observada na região dorsal dos dígitos.

(0) Simples

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. taeniata*, *C. brasiliensis*, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri* e *C. valae*, *Eupsophus emiliopugini*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *R. darwinii*, *T. bryomantis*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) Com escudos pareados

C. gaudichaudii, *H. asper*, *H. phyllodes*, *M. goeldii*.

76- 95: Margens fibular e tibial dos dedos pés

Semelhante ao que foi proposto para as margens dos dedos das mãos, Grant *et al.* (2006) relatou (e codificou) a presença de dobras dérmicas nas margens dos dedos dos pés. Baseando-me e adaptando as observações de Heyer (1983a) e Grant *et al.* (2006), reconheço que as dobras dérmicas que podem ocorrer nas margens fibular e tibial dos dedos, e a membranas interdigitais (caráter 96), com diferentes graus de desenvolvimento, são caracteres independentes. Semaforontes machos e fêmeas, foram codificados de forma independente.

76. Margem fibular do dedo I dos machos

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. carvalhoi*, *C. stejnegeri*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. granulatus, *C. ohausi*, *C. semipalmatus*, *C. valae*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. taophora*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. nodosus, *A. patagonicus*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. mirandaribeiroi*, *H. phyllodes*.

77. Margem tibial do dedo I dos machos

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. carvalhoi*, *C. stejnegeri*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. granulatus, *C. ohausi*, *C. valae*, *C. semipalmatus*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*

(2) expandida formando uma franja de pele

A. nodosus, *A. patagonicus*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. mirandaribeiroi*, *H. phyllodes*.

78. Margem fibular do dedo I das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *C. eleutherodactylus*, *C. stejnegeri*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. ohausi, *C. semipalmatus*, *E. roseus*, *L. macroglossa*, *T. taophora*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. patagonicus, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. granulosus*, *C. mirandaribeiroi*, *H. phyllodes*.

79. Margem tibial do dedo I das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *C. eleutherodactylus*, *C. stejnegeri*, *Eupsophus roseus*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. granulosus, *C. ohausi*, *C. semipalmatus*, *L. macroglossa*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. patagonicus, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. mirandaribeiroi*, *H. phyllodes*.

80. Margem fibular do dedo II dos machos

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. carvalhoi*, *C. stejnegeri*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. ohausi, *C. semipalmatus*, *C. valae*, *L. macroglossa*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. taophora*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. nodosus, *A. patagonicus*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. granulosus*, *C. mirandaribeiroi*, *H. phyllodes*.

81. Margem tibial do dedo II dos machos

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, B. taeniata, C. carvalhoi, C. stejneri, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. granulosis, C. ohausi, C. semipalmatus, C. valae, H. sylvatica, L. macroglossa.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. nodosus, A. patagonicus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. mirandaribeiroi, H. phyllodes.

82. Margem fibular do dedo II das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, C. eleutherodactylus, C. stejneri, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. ohausi, C. semipalmatus, Eupsophus roseus, L. macroglossa, T. taophora.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. patagonicus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulosis, C. mirandaribeiroi, H. phyllodes.

83. Margem tibial do dedo II das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, C. eleutherodactylus, C. stejneri, Eupsophus roseus, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. granulosis, C. semipalmatus, L. macroglossa.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. patagonicus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, H. phyllodes.

84. Margem fibular do dedo III dos machos

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, B. taeniata, C. carvalhoi, C. stejneri, T. lutzi, T. petropolitana.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. ohausi, *C. semipalmatus*, *C. valae*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*,
T. megatympanum, *T. miliaris*, *T. taophora*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. nodosus, *A. patagonicus*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *H. phyllodes*.

85. Margem tibial do dedo III dos machos

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. carvalhoi*, *C. stejnegeri*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. ohausi, *C. semipalmatus*, *L. macroglossa*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. nodosus, *A. patagonicus*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *H. phyllodes*.

86. Margem fibular do dedo III das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *C. eleutherodactylus*, *C. stejnegeri*, *T. megatympanum*, *T. petropolitana*,

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. semipalmatus, *E. roseus*, *L. macroglossa*, *T. miliaris*, *T. taophora*,

(2) expandida formando uma franja de pele

A. patagonicus, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *H. phyllodes*.

87. Margem tibial do dedo III das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *C. eleutherodactylus*, *C. stejnegeri*, *Eupsophus roseus*, *T. megatympanum*,
T. miliaris, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. semipalmatus, *L. macroglossa*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. patagonicus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulosis, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, H. phyllodes.

88. Margem fibular do dedo IV dos machos

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, B. taeniata, C. carvalhoi, C. stejneri, T. megatympanum, T. petropolitana.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. ohausi, C. semipalmatus, C. valae, H. sylvatica, L. macroglossa, T. lutzi, T. miliaris, T. taophora.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. nodosus, A. patagonicus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulosis, C. mirandaribeiroi, H. phyllodes.

89. Margem tibial do dedo IV dos machos

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, B. taeniata, C. carvalhoi, C. stejneri, T. lutzi, T. megatympanum, T. miliaris, T. petropolitana, T. taophora.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. ohausi, C. semipalmatus, C. valae, H. sylvatica.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. nodosus, A. patagonicus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulosis, C. mirandaribeiroi, H. phyllodes,

90. Margem fibular do dedo IV das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, C. eleutherodactylus, C. stejneri, T. megatympanum, T. petropolitana.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. ohausi, C. semipalmatus, Eupsophus roseus, T. miliaris, T. taophora.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. patagonicus, C. gaudichaudii, C. brasiliensis, C. fuliginosus, C. granulosis, C. mirandaribeiroi, L. macroglossa, H. phyllodes.

91. Margem tibial do dedo IV das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *C. eleutherodactylus*, *C. stejnegeri*, *Eupsophus roseus*, *T. miliaris*, *T. megatympanum*, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. semipalmatus.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. patagonicus, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. granulosus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *H. phyllodes*, *L. macroglossa*.

92. Margem fibular do dedo V dos machos

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. carvalhoi*, *C. stejnegeri*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. granulosus, *C. ohausi*, *C. semipalmatus*, *C. valae*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. nodosus, *A. patagonicus*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. mirandaribeiroi*, *H. phyllodes*.

93. Margem tibial do dedo V dos machos

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. carvalhoi*, *C. semipalmatus*, *C. stejnegeri*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. ohausi, *C. valae*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *T. taophora*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. nodosus, *A. patagonicus*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. granulosus*, *C. mirandaribeiroi*, *H. phyllodes*.

94. Margem fibular do dedo V das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *C. eleutherodactylus*, *C. stejnegeri*, *Eupsophus roseus*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. granulatus, *C. semipalmatus*, *L. macroglossa*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. patagonicus, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *H. phyllodes*,

95. Margem tibial do dedo V das fêmeas

(0) regular ou levemente expandida

B. leptopus, *C. eleutherodactylus*, *C. stejnegeri*, *C. semipalmatus*, *L. macroglossa*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*.

(1) expandida formando uma dobra de pele

C. brasiliensis, *C. ohausi*, *Eupsophus roseus*, *T. taophora*.

(2) expandida formando uma franja de pele

A. patagonicus, *C. gaudichaudii*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *H. phyllodes*.

96. Membrana interdigital (Fig. 10)

A presença e o grau de desenvolvimento das membranas interdigitais foi um caráter amplamente utilizado e útil para Heyer (1983a) na determinação da variação inter e intraespecífica dentro do gênero *Cycloramphus*. Apesar da imensa diversidade de tamanhos e formas das membranas interdigitais que evoluíram através dos anuros (GOLDBERG & FABREZI, 2007), aqui os estados sugeridos por Heyer (1983a) foram agrupados em uma lógica funcional, resultando em três estados:

(0) Ausente ou vestigial

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. carvalhoi*, *C. eleutherodactylus*, *C. granulatus*, *C. lithomimeticus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *E. roseus*, *T. bryomantis*, *T. lutzii*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) Reduzida a moderada

A. nodosus, *C. gaudichaudii*, *C. fuliginosus*, *C. ohausi*, *C. semipalmatus*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *T. pinguiculus*.

(2) Ampla

A. patagonicus, *C. brasiliensis*, *C. mirandaribeiroi*.

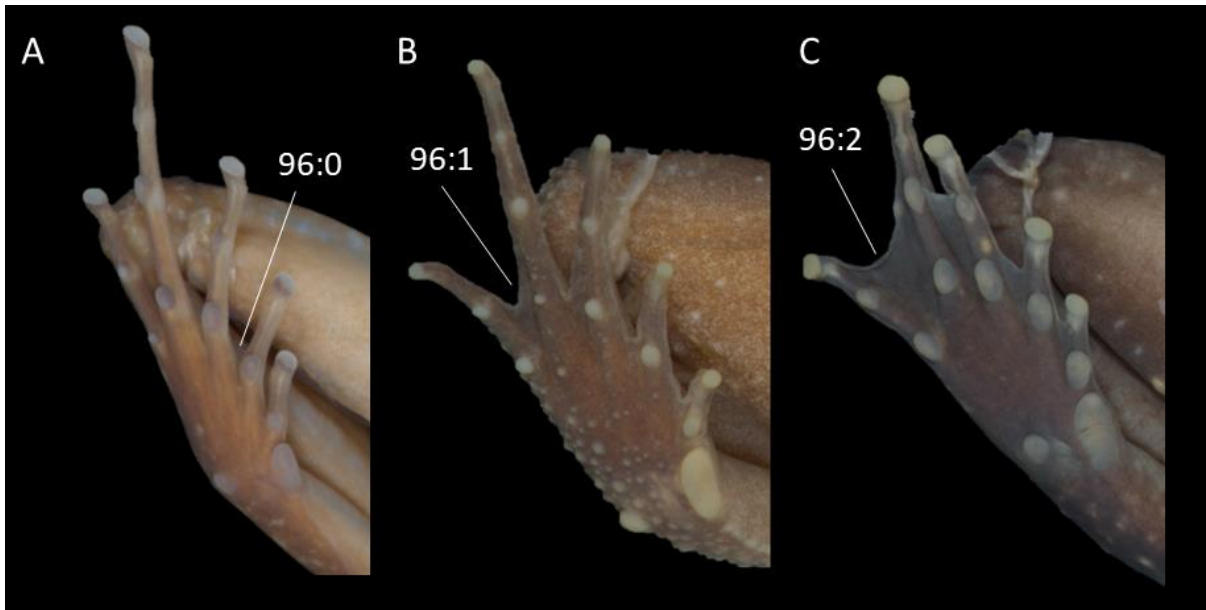


Figura 10. Membrana interdigital (A) *T. miliaris*, (B) *C. ohausi*, (C) *C. brasiliensis*.

97-98 Projeção tarsal (Fig. 11)

Tratados por Grant *et al.* (2006) como caracteres independentes, a quilha e a franja tarsal (caracteres 28, 29 e 30 em Grant *et al.* 2006), aqui serão tratados como propriedades de um mesmo atributo, como projeções tarsais homologues. A quilha é uma projeção baixa, que geralmente se estende do tubérculo metatarsal interno por quase todo o comprimento tarsal, se curvando medialmente quanto mais proximal. A franja tarsal é uma projeção dérmica grande, que em sua forma mais desenvolvida pode se estender da base do dedo I/tubérculo metatarsal interno ao longo de toda a **margem fibular** do tarso.



Figura 11. Projeções tarsais. (A) *T. taophora*, (B) *H. sylvatica*, (C) *C. fuliginosus* e (D) *C. eleutherodactylus*.

97. Projeção tarsal

(0) regular/sem projeções aparentes

B. taeniata, *C. eleutherodactylus*, *C. lithomimeticus*, *C. stejneri*, *T. bryomantis*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*.

(1) quilha

A. neuquensis, *C. ohausi*, *I. acarpicus*, *T. pinguiculus*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. saxatilis*, *T. taophora*,

(2) expandida formando uma franja de pele

C. gaudichaudii, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. semipalmatus*, *C. valae*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*.

98. Extensão da projeção tarsal

(0) curta

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. semipalmatus*, *C. valae*.

(1) longa

C. gaudichaudii, *C. ohausi*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. saxatilis*, *T. taophora*,

(-) não aplicável

C. eleutherodactylus, *C. stejneri*, *T. bryomantis*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*.

99- 105: Outras morfologias tegumentares

99. Dobra supratimpânica (Fig. 9)

A dobra supratimpânica é uma dobra de pele presente em cada lado do corpo, que se estende dorsalmente ao tímpano, desde a margem anterior do olho até a região próxima aos membros anteriores. Aqui, todos os espécimes estudados possuem a dobra, porém com diferenças notáveis em sua morfologia, sendo mais discretas ou pronunciadas.

(0) discernível, porém discreta

A. patagonicus, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. lithomimeticus*, *C. stejneri*, *C. valae*, *E. roseus*, *L. macroglossa*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*,

(1) pronunciada

A. nodosus, *B. leptopus*, *C. brasiliensis*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *C. semipalmatus*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *T. pinguiculus*, *T. bryomantis*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

100-101 Textura da pele (Fig. 12)

100. Textura da pele dorsolateral

A pele dos anuros, apesar de conhecida como sendo “nua”, devido a ausências de anexos normalmente observados para outros vertebrados (*e.g.* penas, pelos, escamas), desempenha uma série de funções e apresenta uma rica diversidade morfológica em escala macro ou micro (DUELMAN & TRUEB, 1986). A pele “predominantemente lisa” apresenta tubérculos geralmente dispersos, ou regionalizados (*e.g.* região lateral ou cloacal), enquanto na “predominantemente granulosa” os tubérculos estão presentes em grandes quantidades por todo o corpo. Além disso, em algumas espécies, os tubérculos podem apresentar PEPs, que também foram codificadas aqui.

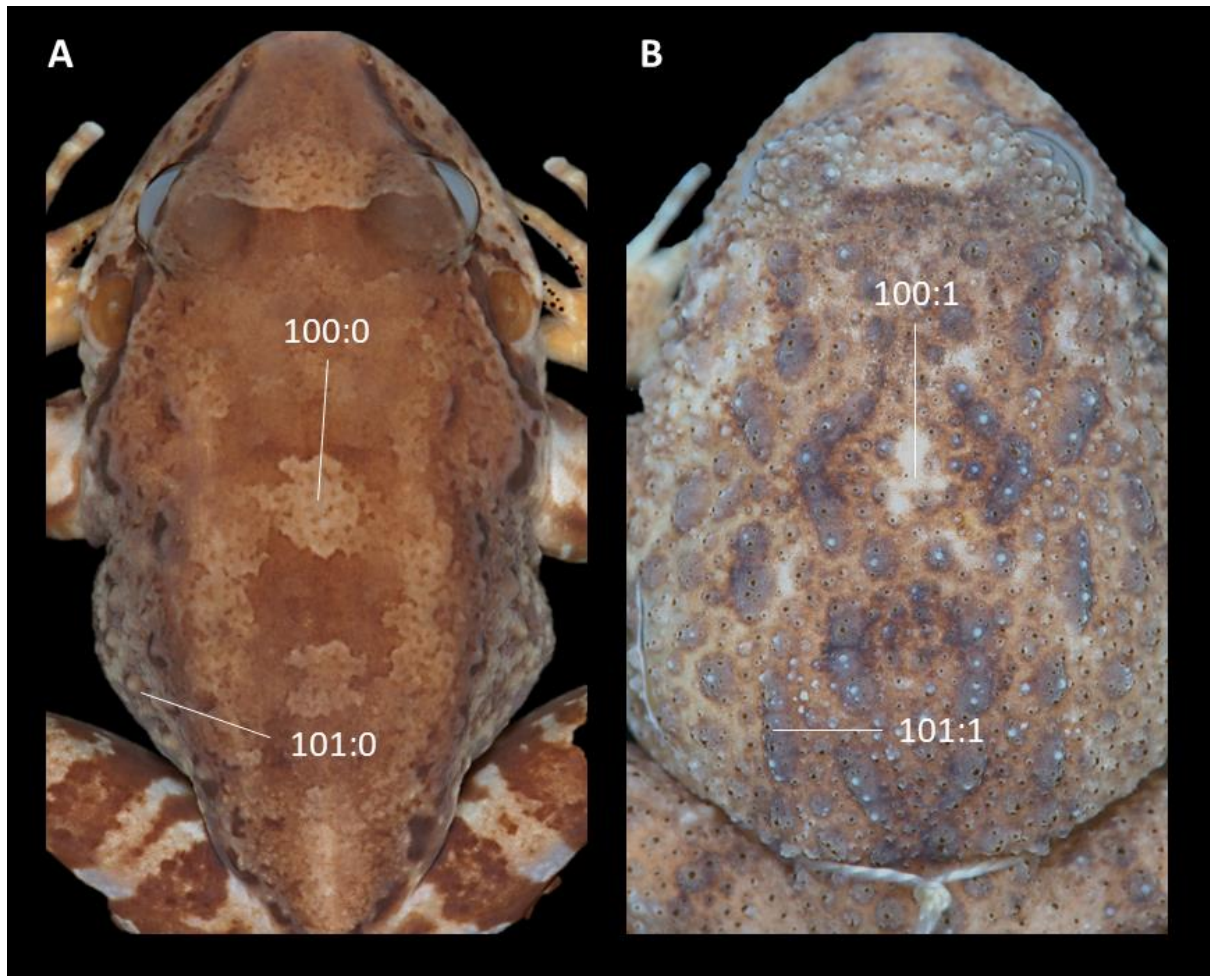


Figura 12. Vista dorsal e tubérculos na pele de (A) *T. miliaris* e (B) *C. ohausi*.

(0) Pele dorsal predominantemente lisa

A. patagonicus, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. eleutherodactylus*, *C. stejnegeri*, *E. roseus*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *T. pingüiculus*, *T. bryomantis*, *T. lutzii*, *T. megatympalum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*,

(1) predominantemente granulosa

A. nodosus, *C. brasiliensis*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. lithomimeticus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *C. semipalmatus*, *C. valae*,

101. Morfologia dos tubérculos da pele

(0) tubérculos da pele não cornificado

A. nodosus, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. brasiliensis*, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. stejneri*, *H. phyllodes*, *T. megatympanum*, *C. valae*, *Eupsophus roseus*, *L. macroglossa*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) tubérculos da pele com a presença de PEPs

C. mirandaribeiroi, *C. ohausi*, *C. semipalmatus*, *T. pinguiculus*

(-) não aplicável

A. patagonicus, *H. sylvatica*,

102. Relação dos tubérculos metacarpal interno-subarticular

(0) tubérculo metacarpal interno separado do tubérculo subarticular do dedo II por uma distância aproximadamente igual ao diâmetro do tubérculo subarticular

A. patagonicus, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *C. stejneri*, *Eupsophus roseus*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *T. pinguiculus*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) tubérculo metacarpal interno separado do tubérculo subarticular do dedo II por uma distância muito menor do que o diâmetro do tubérculo subarticular

A. nodosus, *B. leptopus*, *C. brasiliensis*, *C. valae*.

103-104 Glândula Inguinal (Fig. 13)

Com exceção de uma única espécie (*C. lithomimeticus*) machos de todas as outras espécies conhecidas do gênero *Cycloramphus* apresentam glândulas características na região inguinal, podendo estar presentes na forma de uma macro glândula discoide, podendo atuar não apenas na produção de feromônios, mas também como defesa química (GONÇALVES & BRITO-GITIRANA, 2008). Outra morfologia observada em duas espécies de *Cycloramphus* (anteriormente *Zachaenus*) se trata de um aglomerado glandular, mais ou menos disperso, na mesma região onde a macro glândula é observada (VERDADE, 2005).

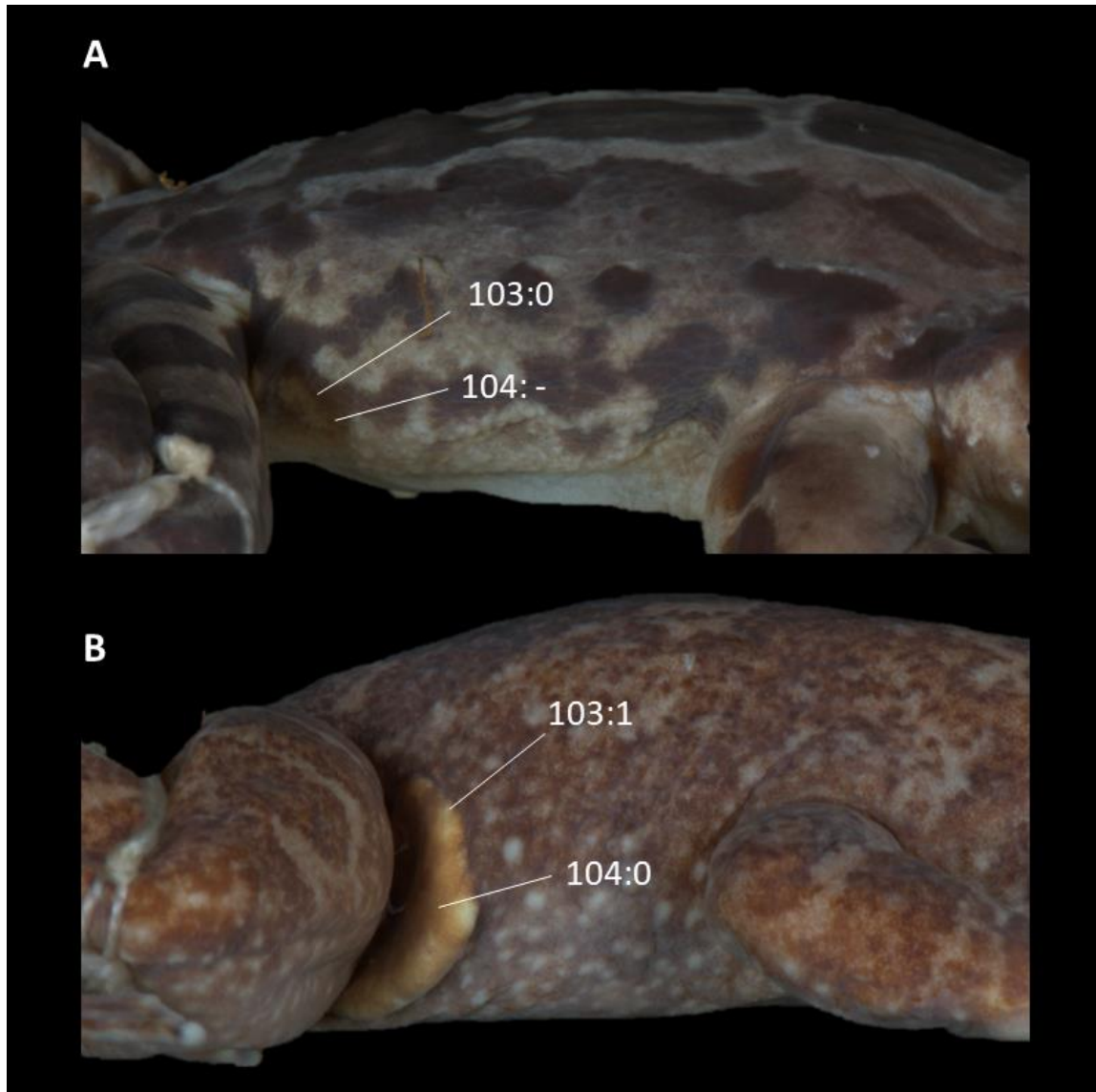


Figura 13. Vista lateral da região inguinal dos machos de (A) *T. taophora* e (B) *C. fuliginosus*.

103. Ocorrência da glândula inguinal nos machos

(0) ausente

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. leptopus*, *B. taeniata* *C. gaudichaudii*, *C. lithomimeticus*, *Eupsophus roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. pinguiculus*, *T. bryomantis*, *T. megatympanum*. *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

(1) presente

C. brasiliensis, *C. carvalhoi*, *C. fuliginosus*, *C. eleutherodactylus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. semipalmatus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*.

104. Morfologia da glândula inguinal nos machos

(0) região inguinal com uma macroglândula discoide

C. brasiliensis, *C. fuliginosus*, *C. eleutherodactylus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*,
C. ohausi, *C. semipalmatus*, *C. stejneri*, *C. valae*.

(1) Região inguinal aglomerado esparsa de microglândulas

C. carvalhoi, *C. parvulus*.

(-) não aplicável

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. lithomimeticus*, *Eupsophus roseus*, *H. asper*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*,
M. goeldii, *T. pinguiculus*, *T. bryomantis*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

105. Morfologia da cloaca

(0) Dobra dorsal com margens laterais e ventral convergindo para um ponto central (em forma de T)

A. patagonicus, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. semipalmatus*, *H. phyllodes*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. taophora*.

(1) Dobra dorsal com projeção sobre a abertura da cloaca (meio mais pronunciado) e margens laterais e ventral convergindo para um ponto central (em forma de Y)

A. nodosus, *B. leptopus*, *C. brasiliensis*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*,
C. stejneri, *C. valae*, *E. roseus*.

106- 124: Osteologia

106- 118: Crânio

106. Relação entre os nasais

Os nasais são ossos pareados que cobrem a região olfatória do crânio, e que tem como função primária a proteção aos elementos da cápsula nasal (TRUEB, 1973). Os nasais podem variar através dos táxons em tamanho, forma e contato (LYNCH, 1971; TRUEB, 1973). Lynch (1971, 1978) reportou nasais pouco ou moderadamente separados em *Thoropa* e na maioria dos táxons do grupo externo (exceto *Cycloramphus*).

(0) Nasais em contato medial

C. eleutherodactylus, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. stejneri*.

(1) Nasais moderadamente separados

A. patagonicus, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. roseus*, *H. asper*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. lutzi*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*.

107. Relação entre os nasais e frontoparietais

Os nasais e frontoparietais podem estar fusionados ou em contato amplo em alguns táxons (TRUEB, 1973). Entre todos os táxons aqui analisados, Lynch (1971) e Heyer (1975) reportaram um contato entre ambos os pares de ossos apenas em espécies de *Cycloramphus*.

(0) Nasais e frontoparietais em contato relativamente amplo

C. eleutherodactylus, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. stejneri*.

(1) Nasais não contactam os frontoparietais

A. nodosus, *A. patagonicus*, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *E. roseus*, *H. asper*, *I. acarpicus*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. lutzi*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*.

108. Relação entre os nasais e o maxilar

Os nasais podem ser expandidos posterolateralmente em um processo que pode estar muito próximo ou em contato direto com a maxila (TRUEB, 1973; DUELLMAN & TRUEB, 1986). Uma ampla separação entre os ossos, foi observada por Heyer (1975) para *Thoropa*, que também reportou diferenças frequentes de estado entre membros de mesma família.

(0) Nasal em contato direto ou extrema proximidade com a maxila

A. nodosus, *A. patagonicus*, *C. fuliginosus*, *C. parvulus*, *C. stejneri*, *H. sylvatica*, *M. goeldii*, *E. roseus*.

(1) Nasal amplamente separado da maxila

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *H. asper*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*.

109. Separação entre os côndilos occipitais

Os côndilos occipitais estão localizados na região mais posterior do neurocrânio e articulam posteriormente com os cotylos do vértebra pré-sacral I (LYNCH, 1971; TRUEB, 1973). Esse caráter pode variar quanto ao grau de separação entre duas unidades e a natureza da superfície articular (LYNCH, 1971; TRUEB, 1973), normalmente variando pouco entre membros de uma mesma família (LYNCH, 1971; HEYER, 1975), com poucas exceções. Aqui, sigo a interpretação de Heyer (1975) sobre o relato de Lynch (1971) para *C. stejneri*, que levou em consideração a imagem para a determinação do estado.

(0) levemente separados

A. nodosus, *A. patagonicus*, *C. stejneri*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *M. goeldii*, *R. darwini*.

(1) amplamente separados

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. fuliginosus*, *C. parvulus*, *H. asper*, *T. lutzii*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*.

110. Contato medial entre os frontoparietais (Fig. 14)

Os frontoparietais são ossos pareados (com poucas exceções) que cobrem a metade posterior do neurocrânio e normalmente sobrepõem o esenoetimóide anteriormente e o prótico e o exoccipital posteriormente, possuindo diferentes graus de separação ou fusão com esses ossos (TRUEB, 1973). Medialmente os frontoparietais podem estar em contato, fusionados ou apresentar diferentes de separação, “expondo” a fontanela (fenestra), que não se trata de uma estrutura propriamente dita, mas da área aberta no crânio criada por essa separação. Para os táxons analisados aqui, Lynch (1971, 1978) e Heyer (1975) observaram frontoparietais contactando-se medialmente apenas em membros de do gênero *Cycloramphus* e da família Hyloidae.

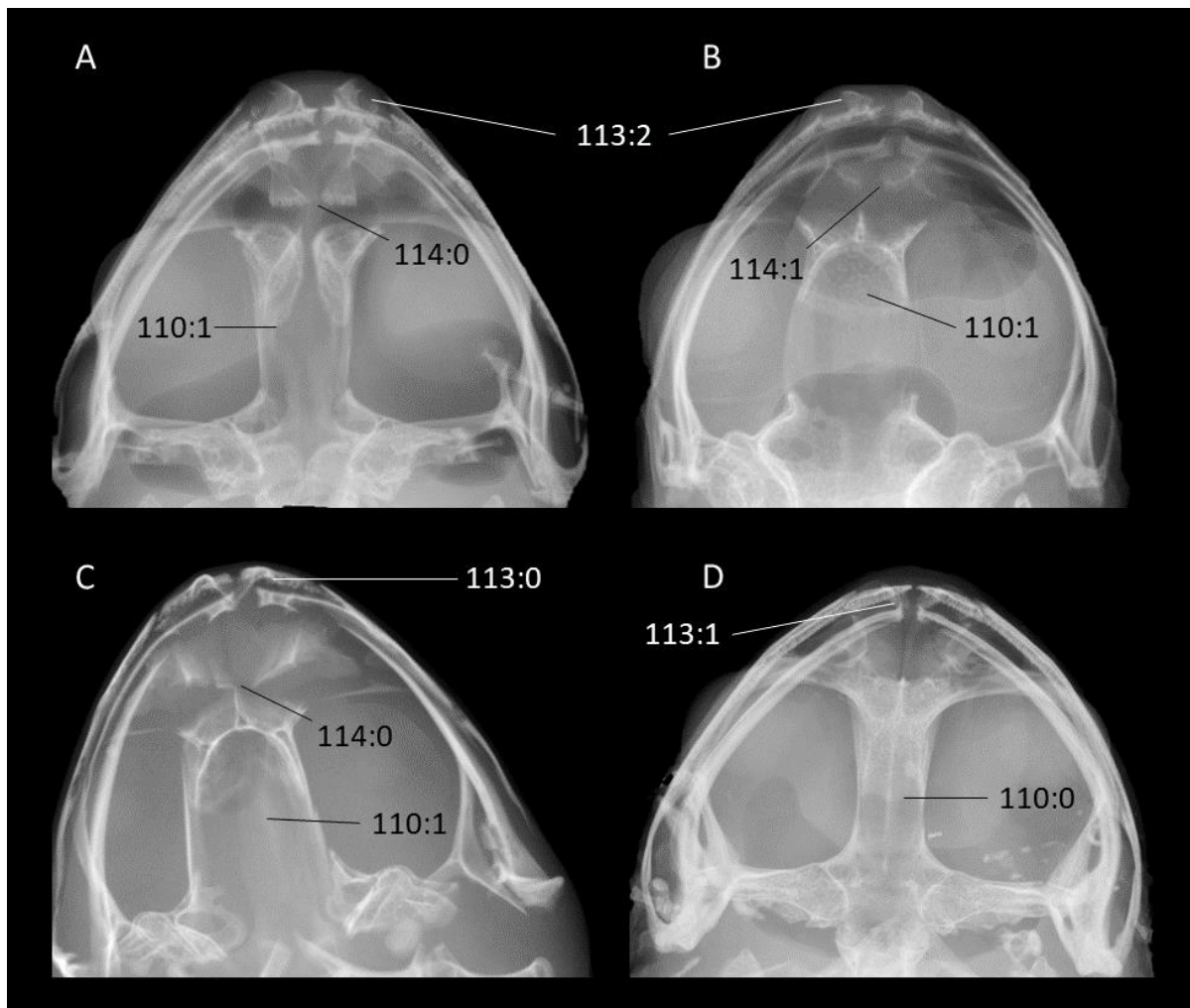


Figura 14. Raio X do crânio de (A) *T. taophora*, (B) *T. lutzii*, (C) *A. patagonicus* e (D) *C. brasiliensis*.

(0) frontoparietais encontram-se medialmente, não expondo a fontanela

C. gaudichaudii, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *H. asper*, *M. goeldii*.

(1) frontoparietais separados medialmente, expondo a fontanela

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *T. pinguiculus*, *T. lutzi*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*.

111. Relação entre os frontoparietais e o proótico

(0) elementos fundidos

C. gaudichaudii, *H. asper*.

(1) frontoparietal não fundido com o proótico

A. nodosus, *A. patagonicus*, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. fuliginosus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*.

112. Quadradojugal

Quadradojugal é um pequeno osso que compõe a porção mais posterior do arco maxilar que frequentemente varia em tamanho e ocorrência através dos táxons, geralmente estando ausente ou reduzido em espécies de anuros pequenas ou de baixa ossificação (TRUEB, 1973). Segundo Lynch (1971, 1978) e Heyer (1975), entre os táxons abordados aqui, este osso está ausente em membros dos gêneros *Atelognathus*, *Batrachyla*, *Crossodactylus*, *Hylorina* e *Insuetophrynus*.

(0) ausente

A. patagonicus, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*.

(1) presente

A. nodosus, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *E. roseus*, *H. asper*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *R. darwini*, *T. pinguiculus*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*.

113. Orientação do processo alar da pré-maxila (Fig. 14)

Os ossos pré-maxilares são elementos dérmicos, pareados na margem mais anterior do crânio (TRUEB, 1973). Como uma de suas características mais notáveis, os pré-maxilares normalmente exibem uma projeção dorsal conhecida como “processo alar” (TRUEB, 1973), que nos grupos abordados aqui, podem exibir três diferentes orientações, geralmente variável no nível familiar e conservado no genérico (LYNCH, 1971, 1978).

(0) dorsalmente

A. patagonicus, *B. leptopus*, *B. taeniata*.

(1) posterodorsalmente

C. brasiliensis, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. ohausi*, *C. mirandaribeiroi*, *C. parvulus*, *C. semipalmatus*, *C. stejneri*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*.

(2) anterodorsalmente

A. neuquensis, *A. nodosus*, *C. gaudichaudii*, *H. asper*, *I. acarpicus*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*.

114. Distância entre o processo dentífero dos pré-vômeres (Fig. 14)

Os pré-vômeres (ou apenas vômeres) são um par de ossos dérmicos, laminares, localizado entre os palatinos e pré-maxilares e que variam muito entre os táxons quanto ao seu tamanho, processos e a presença ou não de dentes vomerianos (TRUEB, 1973). O processo dentífero, quando presente, geralmente é localizado posteromeialmente, anterior aos palatinos (TRUEB, 1973) e são amplamente utilizados em descrições de espécies. Apesar da grande variação em orientação, ocorrência de dentes e posição relativa as coanas, aqui foi apenas considerada a distância entre os dois processos.

(0) contíguos ou quase (separação menor que o comprimento de uma das series)

A. patagonicus, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. parvulus*, *C. stejneri*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *C. semipalmatus*, *C. valae*, *E. roseus*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*, *H. sylvatica*.

(1) amplamente separados (separação maior que o comprimento de uma das series)

A. nodosus, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *H. asper*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *M. goeldii*, *T. bryomantis*, *T. lutzi*.

115. Contato entre a ala lateral do parasfenóide e o ramo mediano do pterigóide

O parasphenóide — osso dérmico, trirradiado, localizando ventralmente na região palatal — pode apresentar diferentes configurações na relação de suas alas laterais com o ramo mediano dos pterigóides — ossos também dérmicos e trirradiados, pareados e localizados posterolateralmente no crânio — podendo estar desde amplamente separados, até parcialmente sobrepostos entre si (LYNCH 1971, 1978; TRUEB, 1973).

(0) Amplamente separados

C. gaudichaudii, *B. leptopus*, *B. taeniata*.

(1) os ossos estão em um contato tênue

H. asper.

(2) a ala sobreposta pelo ramo mediano do pterygoide

C. fuliginosus, *C. granulosus*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *L. macroglossa*, *T. lutzi*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *M. goeldii*.

116. Comprimento do ramo zigomático do esquamosal

Os esquamosais são ossos dérmicos, pareados, de forma trirradiada, localizados posterolateralmente no crânio (TRUEB, 1873). Uma das maiores fontes de variação através dos táxons, está na morfologia e tamanho de seu ramo zigomático (LYNCH 1971; TRUEB, 1973).

(0) curto (não toca a maxila)

C. gaudichaudii, *E. roseus*, *H. asper*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*, *T. miliaris*, *L. macroglossa*.

(1) longo (não toca a maxila)

A. patagonicus, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. eleutherodactylus*, *C. granulosus*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *H. sylvatica*.

(2) muito alongado (alcança a maxila)

M. goeldii.

117. Ramo ótico do esquamosal

Outra grande fonte de variação morfológica dos esquamosais é o ramo ótico (ou braço posterior), que pode ser de pouco a muito expandido, formando ou não uma placa ótica (LYNCH 1971; TRUEB, 1973).

(0) Muito expandido, formando placa ótica

A. nequensis, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *C. eleutherodactylus*, *C. granulosus*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *M. goeldii*.

(1) Pouco ou moderadamente expandido, não forma placa ótica

A. patagonicus, *C. gaudichaudii*, *H. asper*, *L. macroglossa*, *R. darwinii*, *T. pinguiusculus*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*, *T. miliaris*.

118- 121: Esqueleto axial

118. Arranjo Cervical Cotylar

A superfície anterior da vértebra cervical, que articula com a região mais posterior do crânio, exibe um par de superfícies articulares conhecidas como cótilos cervicais, que podem apresentar três configurações diferentes (Tipos I, II e III), dependendo de sua disposição e distância entre si (LYNCH, 1971; TRUEB, 1973). Segundo Lynch (1971), o arranjo cotilar tipo II, tem sua ocorrência associada a famílias mais primitivas de anuros, ou membros de famílias mais derivadas que tiveram este estado conservado.

(0) Tipo I – cótilos cervicais amplamente separados

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *C. eleutherodactylus*, *C. granulosus*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *H. asper*, *M. goeldii*, *T. lutzi*, *T. petropolitana*, *T. miliaris*,

(1) Tipo II – cótilos levemente separados

E. roseus, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*, *R. darwinii*

119 – 121 Diapófises sacrais (Fig. 15)

As diapófises sacrais são consideradas uma versão modificada/especializada dos processos transversais presentes nas demais vértebras (TRUEB, 1973). Na maioria dos anuros, essas estruturas são levemente dilatadas, sendo grandes expansões associadas a grupos mais primitivos (TRUEB, 1973). Sua morfologia pode variar quanto ao seu tamanho, dilatação distal e inclinação posterior, estando esses fatores, associados diretamente com a flexibilidade de movimentos nas espécies (TRUEB, 1973).

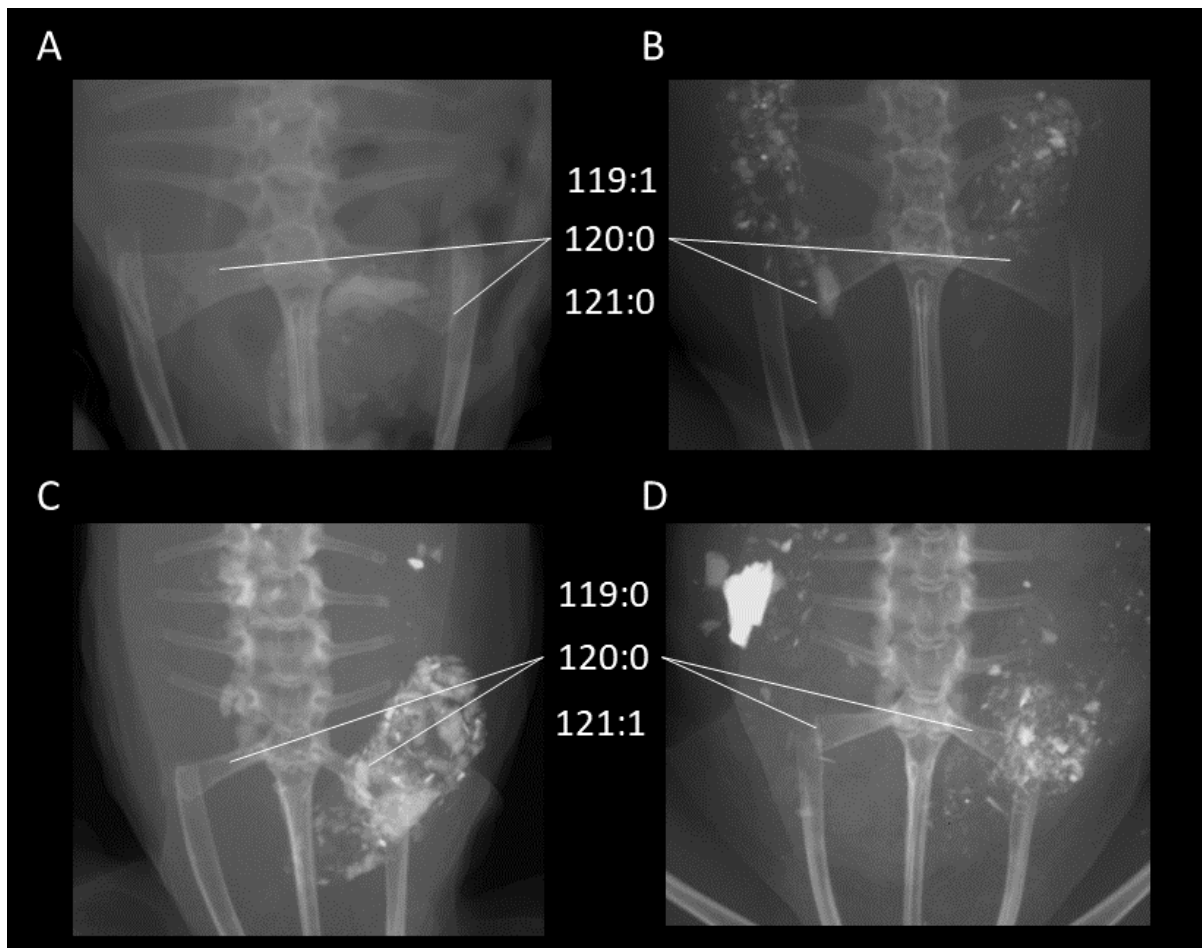


Figura 15. Raio X do da região sacral de (A) *T. taophora*, (B) *T. miliaris*, (C) *T. lutzi* e (D) *T. petropolitana*.

119. Dilatação distal das diapófises sacrais

(0) pouco ou nada dilatadas

B. taeniata, C. semipalmatus, I. acarpicus, T. lutzi, T. petropolitana

(1) moderadamente à muito expandida

A. nodosus, A. patagonicus, B. leptopus, C. brasiliensis, C. eleutherodactylus, C. fuliginosus, C. granulosis, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. stejneri, C. valae, E. roseus, H. sylvatica, L. macroglossa, R. darwinii, T. miliaris, T. megatympanum, T. saxatilis, T. taophora

120. Comprimento das diapófises sacrais

(0) curto

A. nodosus, A. patagonicus, B. leptopus, B. taeniata, C. granulosis, C. semipalmatus, C. valae, E. roseus, T. lutzi, T. petropolitana

(1) médio à longo

C. brasiliensis, C. eleutherodactylus, C. fuliginosus, C. mirandaribeiroi, C. ohausi, C. stejneri, H. sylvatica, L. macroglossa, T. miliaris, T. megatympanum, T. saxatilis, T. taophora

121. Inclinação posterior das diapófises sacrais

(0) pouca ou nenhuma

C. eleutherodactylus, C. fuliginosus, C. mirandaribeiroi, T. miliaris, T. taophora.

(1) médio à muito

C. brasiliensis, C. granulosis, C. ohausi, C. stejneri, C. valae, E. roseus, H. sylvatica, L. macroglossa, T. lutzi, T. megatympanum, T. petropolitana, T. saxatilis.

122- 124: Esqueleto apendicular

122. O ângulo da expansão ventral acetabular

O ílio dos anuros, são ossos pareados, de origem endocondral que articulam anteriormente com as diapófises sacrais e variações nesses ossos envolvem diferenças no comprimento, forma e protuberâncias posteriores (TRUEB, 1973). Lynch (1971) observou grande variação entre os grupos que na época pertenciam a família Leptodactylidae, porém sugeriu dois tipos principais gerais para o ílio dos grupos estudados, sendo o ângulo da expansão ventral uma das características determinantes para essa classificação.

(0) levemente maior que 90°

E. roseus, *L. macroglossa*, *C. parvulus* e *C. stejneri*

(1) agudo

C. gaudichaudii, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. ohausi*, *H. asper*, *M. goeldii*, *T. lutzi*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*

123. Crista dorsal do flio

Entre as espécies de anuros consideradas mais derivadas, a haste do flio pode apresentar uma crista dorsal (TRUEB, 1973). Apesar de quando presente, variar quanto a sua extensão e altura (LYNCH, 1971; TRUEB, 1973), aqui foi considerada apenas a ausência/ presença da crista dorsal.

(0) ausente

A. nodosus, *E. roseus*, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *I. acarpicus*.

(1) presente

L. macroglossa, *C. gaudichaudii*, *C. fuliginosus*, *C. parvulus* e *C. stejneri*, *H. asper*, *M. goeldii*, *T. lutzi*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*

124. Falanges terminais (Fig. 16)

Utilizadas amplamente na classificação de táxons que outrora compuseram Leptodactylidae (sensu LYNCH, 1971), as falanges terminais podem apresentar grande variedade de formas (e.g. simples, agudas, arredondadas, forma de “T”) e tamanhos através dos grupos e são bastante conservadas a nível genérico. Dentre os grupos estudados aqui, Lynch (1971) e Heyer (1975) reportaram uma condição especial — falanges terminais em forma de “T” — em espécies de *Batrachyla*, Hylodidae e *Thoropa*, enquanto no restante das espécies, as falanges são pouco expandidas e/ou arredondadas.

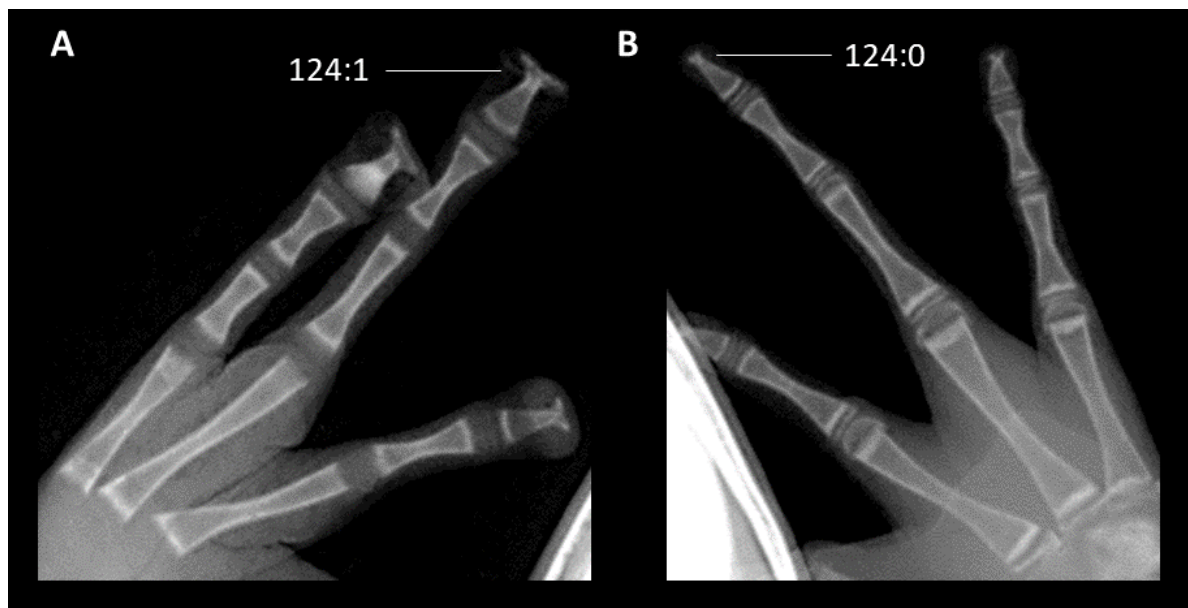


Figura 16. Raio X das mãos de (A) *T. saxatilis* e (B) *C. fuliginosus*.

(0) Simples ou pouco expandida, arredondada

A. neuquensis, *A. nodosus*, *A. patagonicus*, *C. brasiliensis*, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus*, *C. mirandaribeiroi*, *C. ohausi*, *C. parvulus*, *C. semipalmatus*, *C. stejnegeri*, *C. valae*, *E. roseus*, *H. sylvatica*, *I. acarpicus*, *L. macroglossa*

(1) em forma de “T”

B. leptopus, *B. taeniata*, *C. gaudichaudii*, *H. asper*, *M. goeldii*, *T. lutzi*, *T. megatympanum*, *T. miliaris*, *T. petropolitana*, *T. saxatilis*, *T. taophora*,

125. *M. adductor longus*

O *m. adductor longus* é um músculo longo e fino que tem origem no ílio e se insere na porção distal do fêmur (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Sua ausência é associada a grupos mais primitivos de anuros, e dentre os táxons aqui abordados, apenas em *Batrachyla* está ausente (Heyer, 1975). Nos demais táxons, varia quanto a sua hipertrofia, inserção e superficialidade,

(0) Ausente

B. leptopus, *B. taeniata*

(1) músculo pouco desenvolvido, insere-se inteiramente no *m. adutor magnus*, coberto inteiramente pelo *m. sartorius*.

A. nodosus, *A. patagonicus*, *E. roseus*, *H. asper*, *L. macroglossa*, *T. petropolitana*, *T. miliaris*

(2) músculo bem desenvolvido, inserção no joelho ou perto dele, geralmente visível superficialmente.

C. gaudichaudii, *C. fuliginosus*, *C. parvulus*, *C. stejnegeri*, *M. goeldii*

4.3 Análise filogenética

A inferência filogenética utilizando a matriz presente em Anexo VI é resultante de um processo de busca que avaliou 10.236.661 rearranjos e resultou em 110 cladogramas igualmente mais parcimoniosos, com 359 passos. Essas árvores possuem índice de consistência de 0.401 e o índice de retenção é de 0.670. A hipótese de consenso estrito produzido com base nesses cladogramas está representado na Figura 17.

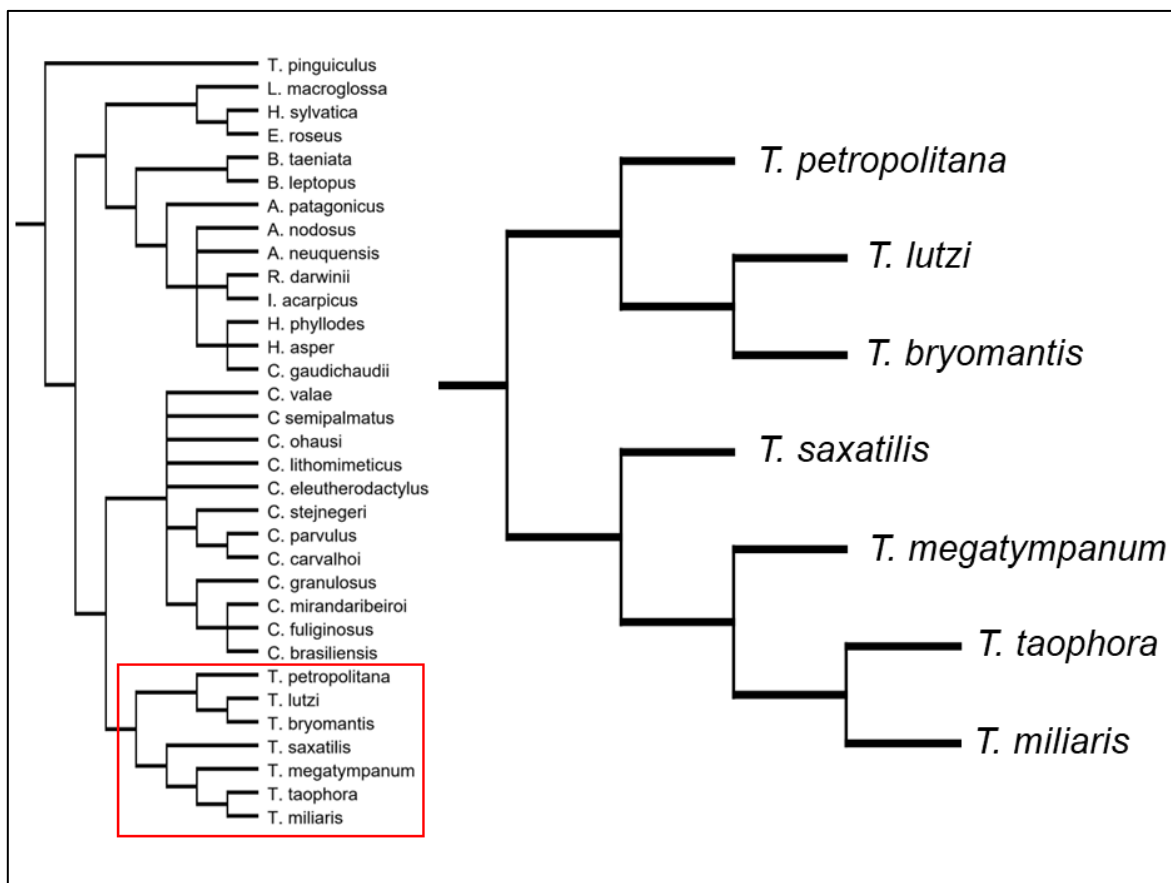


Figura 17. Resultados da análise filogenética. Cladograma de consenso estrito para 110 cladogramas igualmente parcimoniosos produzidos a partir da matriz de dados do Anexo VI. Ampliado o clado monofilético formado pelas espécies de *Thoropa*.

4.3.1 Relação com o grupo externo

Nesta análise, a hipótese representada pelo consenso indica que *Thoropa* e *Cycloramphus* tiveram origem em um táxon ancestral onde se originaram e foram fixados as seguintes 19 sinapomorfias: margem dorsal na íris larval com um menisco (2: 0 → 1), espiráculo sem tubo externo (4: 0 → 1), tubo de evacuação orientado medialmente (6: 0 → 1), margem posterolateral do corpo expandida formando uma aba abdominal (7: 0 → 1), nadadeira dorsal reduzida, restrita a uma pequena faixa acima do encontro dos miômeros (10: 0 → 1), nadadeira ventral reduzida, restrita a uma pequena faixa acima do encontro dos miômeros (11: 0 → 1), origem da nadadeira dorsal posterior à junção corpo-cauda (12: 1 → 2), origem da nadadeira ventral a partir do terço anterior da cauda (13: 0 → 1), bainha mandibular inferior comprimida lateralmente, em formal de cinzel (20: 0 → 1), ausência de papilas submarginais (34: 0 → 1), corno trabecular divergindo na altura ou anteriormente ao processo articular (37: 0 → 1), corpo da suprarostral fusionado medialmente (40: 0 → 2), cumes secretores ausentes (43: 0 → 1), *M. levator arcuum brachialium III* com dois ramos, o segundo inserindo-se no peritônio (44: 0 → 1), inserção anterior do *m. rectus abdominis anterior* em uma aponeurose compartilhada com o *m. subarcualis rectus I* (46: 0 → 1), inserção do ramo ventral do *m. subarcualis rectus I* em uma aponeurose compartilhada com o *m. rectus abdominis anterior* (47: 0 → 1), musculatura axial inserindo-se dorsalmente na cápsula ótica (48: 0 → 1), a morfologia das PEPs em forma-de-espinho (52: 0 → 1) e membranas interdigitais ausentes ou vestigiais (96: 1 → 0). Os outros membros do grupo externo resultaram em agrupamentos parafiléticos que em alguns casos não refletem os atuais arranjos familiares e também genéricos.

4.3.2 O monofiletismos de *Thoropa* e relação entre as espécies no gênero

A hipótese de monofiletismo do gênero *Thoropa* indica a existência de um táxon ancestral onde quatro sinapomorfias se originaram e foram fixadas: Nadadeira ventral achatada no seu eixo dorso-ventral, em forma de calha (14: 0 → 1), Orientação do processo alar do pré-maxilar (113: 1 → 2), Comprimento do ramo zigomático do esquamosal curto (116: 1 → 0) e Falanges terminais em forma de “T” (124: 0 → 1).

A relação entre as espécies de *Thoropa* indica a existência de mais dois táxons no passado que deram origem a dois grupos. Um deles deu origem as espécies de porte pequeno (*T. petropolitana* + (*T. bryomantis* + *T. lutzi*)), que é conhecido como grupo *T. petropolitana*. Neste ancestral surgiram e foram fixadas as seguintes sinapomorfias: Diapófises sacrais pouco dilatadas distalmente (119: 1 → 0) e curtas (120: 1 → 0). No ancestral do grupo formado por *T. bryomantis* + *T. lutzi* surgiram e foram fixadas as seguintes sinapomorfias: a morfologia das PEPs em forma-de-cone (52: 1 → 0) e os processos dentígeros dos pré-vômeres amplamente separados (114: 0 → 1).

O táxon proposto pela segunda hipótese é o que deu origem as espécies de *Thoropa* de porte grande – grupo *T. miliaris* – (*T. saxatilis* + (*T. megatympanum* + (*T. miliaris* + *T. taophora*))). Neste táxon surgiram e foram fixados os seguintes atributos: o formato da margem posterior da aba abdominal unilobado (9: 1 → 0), a presença de PEPs na superfície interna do dedo III (54: 0 → 1) e no dedo IV (55: 0 → 1) e a dobra supratimpânica pronunciada (99: 0 → 1). No táxon que deu origem às espécies do sudeste brasileiro (*T. megatympanum* + (*T. miliaris* + *T. taophora*))) surgiu e foi fixado um único atributo que envolve a extensão da modificação em calha da nadadeira ventral dos girinos, que é ao longo de toda a nadadeira (15: 0 → 1). Finalmente, no táxon ancestral de *T. miliaris* + *T. taophora* surgiram e foram fixadas 4 sinapomorfias: dobra de pele na margem ulnare do dedo II dos machos (61: 0 → 1), dobra de pele na margem fibular do dedo III das fêmeas (86: 0 → 1), dobra de pele na margem fibular do dedo IV das fêmeas (90: → 1) e Diapófises sacrais pouco ou nada inclinadas posteriormente (121: → 0).

5 DISCUSSÃO

As abordagens históricas em estudo da morfologia das espécies de *Thoropa* tem sido associadas a questões de ordem taxonômica e de história natural, sendo a maior parte de informações disponíveis, além de descrições das espécies, provenientes de notas e revisões de espécies do gênero (BOKERMANN, 1965; COCORFT & HEYER, 1988; FEIO, NAPOLI & CARAMASCHI, 2006) ou de trabalhos antigos e recentes explorando apenas um aspecto da morfologia ou uma fase da vida (BARTH, 1956; COLAÇO, BITTENCOURT-SILVA & SILVA, 2020; DIAS *et al.* 2021; SABBAG *et al.*, 2022b). Abordagens da morfologia de espécies de *Thoropa* em um contexto sistemático (mas metodologicamente pré-cladístico) como Lynch (1971, 1978) e Heyer (1975), que tiveram como foco a sistemática de Leptodactylidae Werner (onde *Thoropa* já esteve inserida), levantaram questões sobre as relações de *Thoropa* (e *Cycloramphus*) com membros de outras famílias de anuros neotropicais (*e.g.* Alsodidae, Batrachylidae, Hylodidae, Rhinodermatidae).

O presente trabalho representa a primeira avaliação sistemática com base exclusivamente em propriedades de sistemas morfológicos (*e.g.* morfologia externa, músculos, cartilagens e ossos) e diferentes semaforontes (*e.g.* larvas e adultos) para investigação do gênero *Thoropa*. Através dessas abordagens, pude propor diferentes hipóteses referentes à evolução de *Thoropa*. De forma semelhante ao percebido por Orton (1953) e Starrett (1973), embora as larvas (e aspectos da reprodução) são em geral consideradas adaptações exclusivas desses estágios da vida, os caracteres compartilhados nesses semaforontes são igualmente explicados com origem e fixação (sinapomorfias) no ancestral que nomeamos, por exemplo, Cycloramphidae. Inferências semelhantes estão associadas ao ancestral de *Thoropa*, com uma propriedade das larvas (nadadeira ventral modificada em uma calha) associada à sua origem. Por outro lado, entre os atributos associados a semaforontes adultos, as inferências sugerem um mosaico de origens associadas a homoplasias e plesiomorfias.

5.1 Comentário sobre a relação com o grupo externo

Diversas hipóteses baseadas em diferentes fontes de evidências sugerem que Cycloramphidae seja parafilético, com *Thoropa* relacionado a táxons em outras famílias como Alsodidae e Batrachylidae (LYNCH, 1971, 1978; GRANT *et al.*, 2006.), Hylodidae (HEYER, 1975), Dendrobatoidea (FROST *et al.*, 2006; GRANT *et al.*, 2017). Outros, baseados apenas em dados moleculares sugeriram Cycloramphidae monofilético (PYRON & WIENS, 2011; JETZ & PYRON, 2018; STREICHER *et al.*, 2018). Somente mais recentemente, Dias *et al.* (2021), com base em estudos mais detalhados da morfologia, realizaram a descrição de caracteres presentes na fase larval das espécies em Cycloramphidae e propuseram a primeira hipótese, baseada na observação direta da morfologia larval, que sugere Cycloramphidae monofilético. Essa hipótese foi baseada na otimização dos caracteres larvais sobre a hipótese de Jetz & Pyron (2018) e não em uma análise própria contendo apenas estes atributos ou em uma análise combinada com outros conjuntos de dados. Apesar de biologicamente possível uma grande convergência morfológica em larvas quase-terrestres, vide as espécies africanas e asiáticas com girinos semelhantes das famílias Bufonidae, Dicroglossidae, Petropedetidae, Ranixalidae, Ptychadenidae e Pyxicephalidae (ver MCDIARMID & ALTIG, 1999; DIAS *et al.*, 2021; COLAÇO & SILVA, 2022 para um resumo), não há na fauna brasileira, espécies que compartilhem tantas semelhanças na morfologia larval, nos hábitos e na ontogenia com os membros de Cycloramphidae (DIAS *et al.*, 2021; COLAÇO & SILVA, 2022).

A família Cycloramphidae foi reconhecida aqui como um táxon onde surgiram e foram fixados 19 caracteres. Ou seja, as espécies do gênero *Cycloramphus* são o grupo irmão das espécies de *Thoropa*. Diferente do que adotei aqui, Dias *et al.* (2021) consideraram as bainhas

mandibulares dorsal e ventral modificadas, como um único atributo, e o sugeriram como uma sinapomorfia para Cycloramphidae. Nesta hipótese, a bainha mandibular superior comprimida lateralmente (19: 0 → 1) não foi considerada uma sinapomorfias para Cycloramphidae. Uma possível razão para tal relaciona-se à inclusão aqui de espécies de *Cycloramphus* que possuem larvas endotróficas e que aparecem como “ramos sem resolução” na base da árvore de *Cycloramphus*. É provável que essas espécies formem um ou mais clados mais derivados, onde ocorreu a evolução da reprodução terrestre e larvas endotróficas (DE SÁ *et al.*, 2020a), com a possibilidade que alguns desses atributos característicos das larvas quase-terrestres tenham sofrido reversão. A presença do *m. rectus abdominis anterior* (45: 0 → 1) também não foi proposto como uma sinapomorfia de Cycloramphidae aqui, ao invés disso, esse atributo parece ser uma plesiomorfia conservada na família e em uns outros poucos táxons (*e.g.* Hylodidae).

5.2 Sobre o monofiletismo de *Thoropa*

A primeira análise filogenética incluindo a maioria das espécies conhecidas para o gênero *Thoropa* (SABBAG *et al.*, 2018) foi realizada com base exclusivamente em sequências de ADN (mitocondrial + nuclear). Naquela análise, o consenso apresenta a hipótese do gênero *Thoropa* não ser monofilético com a inclusão da espécie recém-descoberta *T. bryomantis* (então *Thoropa cf. lutzii*), sugerida como grupo irmão de *Cycloramphus*. Em contraste, na base de dados representados pela matriz aqui utilizada, a hipótese sugere o monofiletismo de *Thoropa* e quatro sinapomorfias para um ancestral comum a todas as espécies do gênero, duas para um ancestral de *T. petropolitana* + (*T. bryomantis* + *T. lutzii*) e outras duas para um ancestral de *T. bryomantis* + *T. lutzii*. Embora os dados sobre *T. bryomantis* neste trabalho terem sido obtidos exclusivamente de sua descrição (além das larvas ainda serem desconhecidas), sendo por isso limitados quanto a diversos aspectos estudados aqui, esses atributos indicam de forma semelhante ao já discutido em Assis *et al.* (2021), que essa espécie também deriva do ancestral comum de *Thoropa* (e não *Cycloramphus*). Diferentes semafóntes de *T. bryomantis* devem ser incluídos em análises futuras para aumentar a abrangência desta avaliação. Além disso, as diferenças acústicas e na morfologia associada a produção de sons (*e.g.* fendas, sacos vocais) entre as espécies de pequeno e as de grande porte, podem ser sugestivas de novas hipóteses para as relações no grupo (NUNES-DE-ALMEIDA *et al.*, 2016; ASSIS *et al.*, 2021).

Trabalhos recentes baseados em sequências de ADN sugerem que as espécies *T. miliaris* e *T. taophora* incluam mais táxons que apenas dois nomes sugerem e que *T. taophora* figura como uma linhagem (uma espécie própria) entre as outras espécies inclusas no nome *T. miliaris* (FITZPATRICK *et al.*, 2009; SABBAG *et al.*, 2018, 2022a). Apesar do presente trabalho não ter incluído populações de *T. miliaris* além de localidades próximas a localidade-tipo, a morfologia das duas espécies (bem como das demais do gênero) forneceu pistas de como lidar com essas populações a fim de identificar semelhanças e diferenças entre as populações, que permitam (ou não) inferir novas hipóteses de espécies. Feio, Napoli & Caramaschi (2006) já haviam chamado atenção para diferenças consideráveis entre populações de *T. miliaris*, baseados principalmente por análises morfométricas e padrão de coloração, e basearam-se na análise principalmente desses atributos para elevar (novamente) *T. taophora* ao status de uma espécie válida, retirando esse nome da sinonímia com *T. miliaris*. Além das quatro sinapomorfias encontradas para o clado *T. miliaris* + *T. taophora*, a presente análise possibilitou a identificação de uma autapomorfia para *T. miliaris* (65: 0 → 1) e cinco autapomorfias para *T. taophora* (62: 0 → 1; 78: 0 → 1; 82: 0 → 1; 93: 0 → 1; 95: 0 → 1), o que indica que a inclusão de semafóntes dessas duas hipóteses de espécies é acertada até aqui. Por último, como observado no presente trabalho e anteriormente por Dias *et al.* (2021) os girinos de *T. miliaris* e *T. taophora* podem ser diferenciados em alguns aspectos: *T. taophora* apresenta a calha ventral associada a aba abdominal (16: 0 → 1), além de uma expansão lateral

da aba abdominal mais desenvolvida (8: 0 → 1) e pulmões larvais menos desenvolvidos (não codificados aqui). Os resultados aqui obtidos reforçam os girinos como chave para a taxonomia e sistemática do gênero.

5.3 Hipóteses de origem e fixação de atributos com base no consenso

5.3.1 Aba abdominal (Fig. 18)

Um atributo indicativo do táxon *Thoropa* (mas também de *Cycloramphus*) é a porção posterolateral do corpo e o tubo de evacuação modificados em uma aba abdominal (7: 0 → 1). Presente em todas as larvas de membros da família, essa estrutura parece desempenhar papéis importantes relacionadas a forma de vida desses girinos quase-terrestres, podendo estar associadas a funções como trocas gasosas e aderência e locomoção sobre as rochas úmidas (WASSERSUG & HEYER, 1983; VERDADE *et al.*, 2019; DIAS *et al.*, 2021). E a grande variação quando dois de seus aspectos são analisados separadamente pode ser associada a padrões ontogenéticos e ajustes morfofisiológicos específicos à peculiaridades das espécies e ambientes onde elas se desenvolvem.

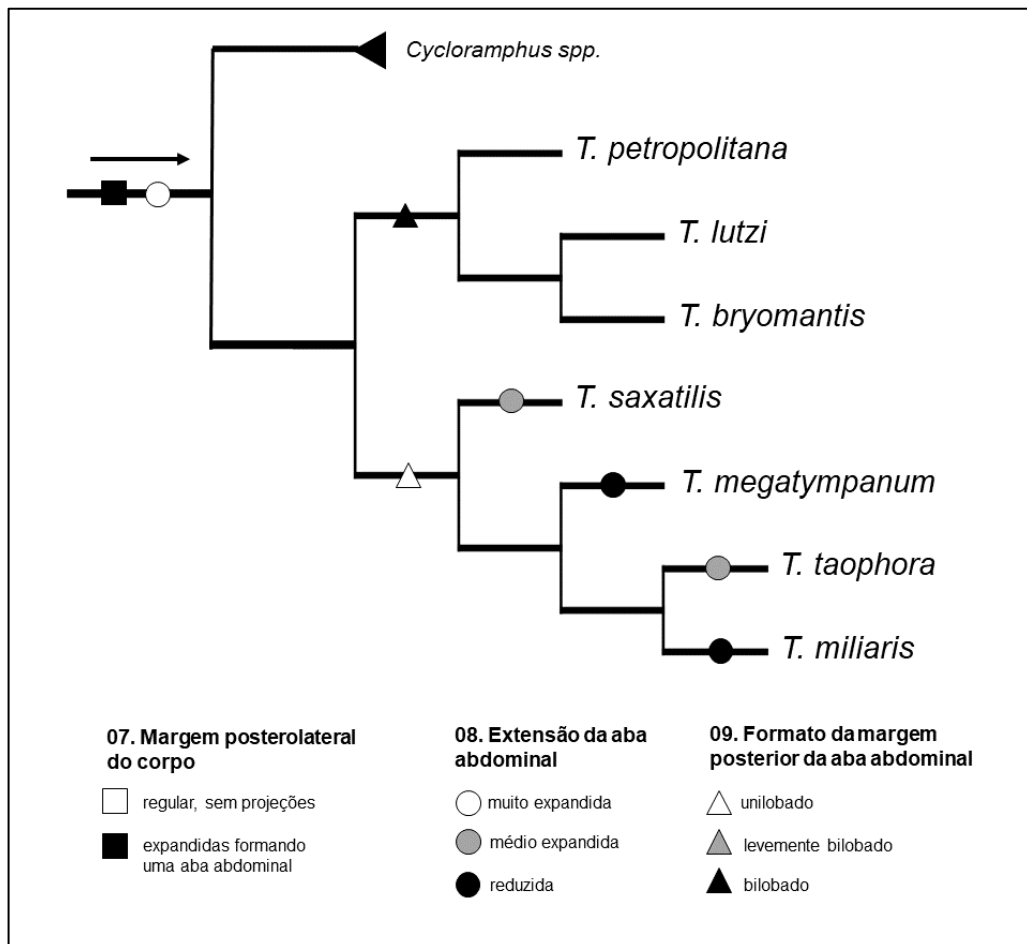


Figura 18. Hipóteses de origem e fixação de atributos associados a margem posterolateral do corpo/aba abdominal nas espécies de *Thoropa*. Seta preta na base do cladograma indicando que a origem e fixação ocorreu no táxon Cycloramphidae.

Nos girinos quase-terrestres de *Cycloramphus* e duas espécies de *Thoropa* (*T. lutzi* e *T. petropolitana*), a aba abdominal é posterior e lateralmente expandida em uma projeção contínua de pele (8: 0), semelhante ao observado na maioria das larvas exotróficas de *Cycloramphus*, enquanto em *T. saxatilis* e *T. taophora* a aba abdominal também expandida lateral e posteriormente, porém exibe duas regiões (8: 0 → 1). Há ainda um terceiro estado reconhecido aqui, onde aba é muito reduzida (8: 0 → 2) geralmente cobrindo só a região do tubo de evacuação, presente convergentemente no restante dos girinos de *Thoropa* (*T. megatympanum*, *T. miliaris*) e nas larvas endotróficas de *Cycloramphus* (*C. carvalhoi*, *C. parvulus* e *C. stejnegeri*). E finalmente, quanto ao formato da margem posterior temos um estado convergente entre as espécies de *Thoropa* do grupo *T. miliaris* e *C. carvalhoi* (9: 2 → 0), um exclusivo das espécies de *Cycloramphus* (9: 2 → 1) e um estado compartilhado entre espécies dos dois gêneros (9: 2).

5.3.2 Projeções epidérmicas papilares (Fig. 19)

As projeções epidérmicas papilares representam caracteres importantes para a sistemática de *Thoropa*, a morfologia (forma de cone ou espinho) das projeções é um dos caracteres que sustentam a divisão de *Thoropa* em dois grupos, um contendo as *T. bryomantis* e *T. lutzi*, que possuem projeções papilares pequenas e muito numerosas em forma de cone (52: 1 → 0) e outro, englobando *T. petropolitana* e as demais espécies do gênero (grupo *T. miliaris*), que apresentam projeções em forma de espinho (52: 0 → 1).

Nos grupos externos a análise (e evolução) desses caracteres é especialmente complexa, em *Cycloramphus* por exemplo, apenas uma espécie (*C. ohausi*) apresenta PEPs em algum dedo da mão, sendo estas em forma de espinho (55: 0 → 1) no dedo II dos machos (53: 0 → 1) e das fêmeas (57: 0 → 1), tendo essa condição nas fêmeas evoluído em paralelo em mais dois táxons analisados neste trabalho (*C. gaudichaudii* e *I. acarpicus*). A presença de PEPs é amplamente presente nos táxons analisados aqui, porém a configuração da distribuição nos diferentes dedos parece mostrar diferentes caminhos pelos quais a evolução dos táxons percorreu. A presença de PEPs no dedo II dos machos (53: 0 → 1) é um estado plesiomórfico para *Thoropa*, estando presente em todas as espécies do gênero, com ampla ausência em *Cycloramphus* (revertido em *C. ohausi*). A presença de PEPs no dedo III dos machos (54: 0 → 1) também são amplamente observados nos táxons aqui estudados (mesmo que em menor grau do que o dedo II). Diferentemente das espécies do grupo *T. miliaris*, esse estado-de-caráter não está presente (54: 1 → 0) em três espécies (*T. bryomantis*, *T. lutzi* e *T. petropolitana*). De forma semelhante, a presença de PEPs no dedo IV (55: 0 → 1) também é um dos atributos que sustentam o grupo *T. miliaris* como um agrupamento monofilético e no grupo externo, só é observada em um táxon do grupo externo (*L. macroglossa*). As PEPs na região do tubérculo metacarpal interno (55) estão presente em quase todas as espécies de *Thoropa*, com exceção apenas de *T. petropolitana* (55: 1 → 0).

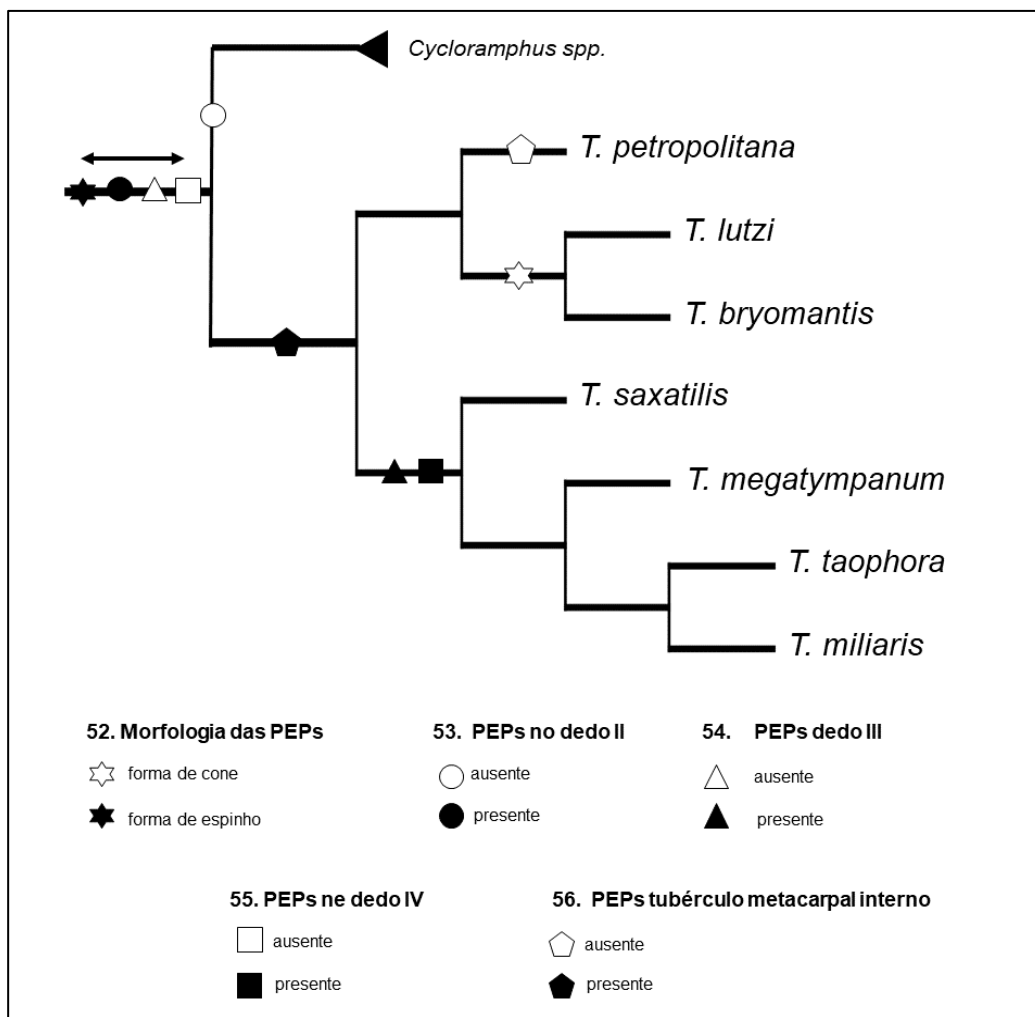


Figura 19. Hipóteses de origem e fixação de atributos associados a projeções papilares epidérmicas nas espécies de *Thoropa*. Seta preta na base do cladograma indicando que a origem e fixação ocorreu em um táxon ao qual *Cycloramphidae* e *Thoropa* estão inseridos, alguns destes mantendo o estado em táxons no grupo interno.

5.3.3 Diapófises sacrais (Fig. 20)

Os três caracteres obtidos da morfologia das diapófises sacrais ajudaram a delimitar, não somente o gênero *Thoropa*, mas sugerir suas subunidades em forma de clados. Diapófises sacrais de moderadamente a muito expandidas (119: 1) parece ser o estado plesiomórfico para esse caráter, sendo esta forma presente no grupo *T. miliaris* e na maioria dos membros do grupo externo (incluindo *Cycloramphus*). Uma pequena dilatação distal (119: 1 → 0) é sinapomorfia para as espécies do grupo *T. petropolitana*, estando presente nas duas das três espécies do grupo para qual se tem essa informação (*T. lutzi* e *T. petropolitana*). O comprimento de médio a longo da diapófise sacral (120: 1) também foi sugerido como estado plesiomórfico, com mudança de estado em *T. lutzi* e *T. petropolitana* (120: 1 → 0). Diferente dos outros dois caracteres anteriores, as diapófises moderadamente a muito inclinadas posteriormente (121: 2) são o estado plesiomórfico para *Thoropa*, apresentam pouca inclinação posterior (121: 1 → 0) apenas no clado formado por *T. miliaris* + *T. taophora*.

Trueb (1973) sugeriu que na maioria das espécies as diapófises sacrais são moderadamente expandidas distalmente e que uma grande expansão estaria associada a táxons

mais primitivos. Trueb (1973) também argumentou que as diapófises menos dilatadas distalmente, em especial as arredondadas, conferem maior flexibilidade axial e que a mesmas tendem a ser inclinadas posteriormente. Associações semelhantes às feitas por Trueb (1973) também podem ser feitas com base nos resultados aqui obtidos para as espécies de *Thoropa*.

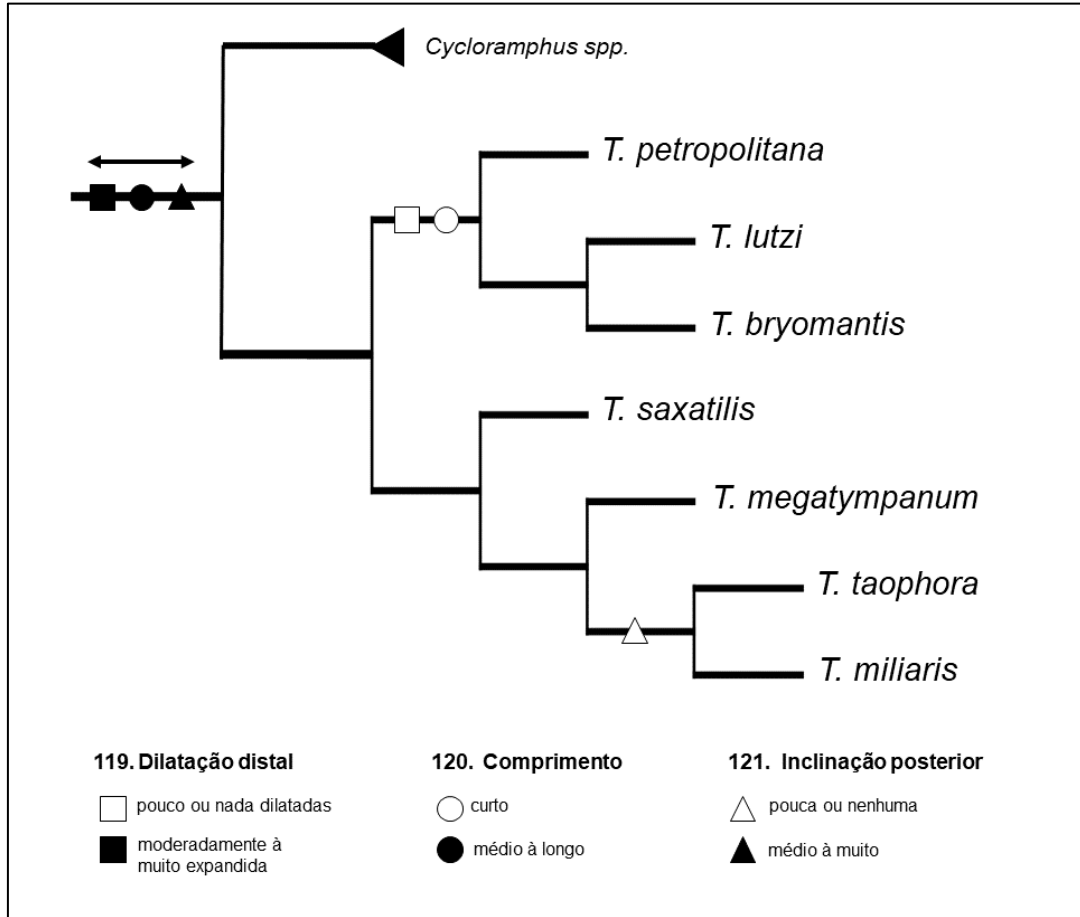


Figura 20. Hipóteses de origem e fixação de atributos associados diapófises sacrais nas espécies de *Thoropa*. Seta preta na base do cladograma indicando que a origem e fixação ocorreu em um táxon ao qual Cycloramphidae e *Thoropa* estão inseridos, alguns destes mantendo o estado em táxons no grupo interno.

5.3.4 Outros caracteres importantes para a sistemática de *Thoropa* (Fig. 21)

Além dos três sistemas de caracteres mencionados anteriormente neste tópico, três caracteres também merecem ser mencionados aqui. O primeiro, exclusivos dos girinos de *Thoropa*: a Extensão da modificação da nadadeira ventral (15), varia consistentemente entre os seis girinos conhecidos do gênero.

A modificação na metade anterior da cauda é a forma plesiomórfica no gênero (15: 0), presente nos girinos de *T. lutzi* e *T. saxatilis*. Em *T. petropolitana* a nadadeira ventral é modificada apenas posteriormente (15: 0 → 1). Nas três espécies restantes do gr. *T. miliaris* (*T. megatympanum*, *T. miliaris* e *T. taophora*) a modificação é ao longo de toda extensão da cauda (15: 0 → 2).

O segundo caráter é a dobra supratimpânica (99), que possui grande variação nos grupos externos, assim como em *Thoropa*. Enquanto todas as espécies do grupo *T. miliaris* e *T.*

bryomantis possuem dobras supratimpanicas pronunciadas (99: 0 → 1), *T. lutzi* e *T. petropolitana*, apresentam dobras supratimpanicas discretas.

E por último, a Distância entre os processos dentígeros dos vômeres (114), é amplamente separado (114: 0 → 1) apenas no clado formado por *T. bryomantis* + *T. lutzi*, apresentando nas demais espécies de *Thoropa* o estado plesiomórfico (114: 1 → 0), que é presente nas espécies do grupo externo.

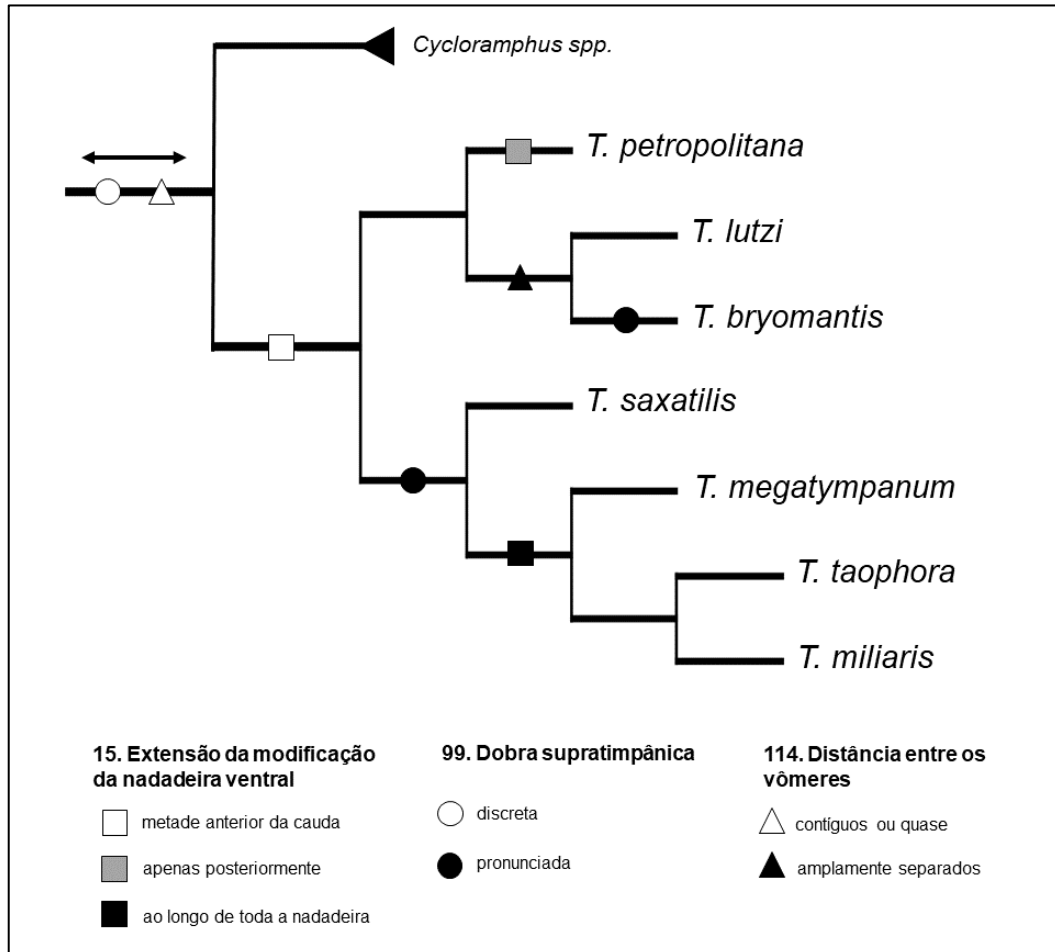


Figura 21. Hipóteses de origem e fixação de três atributos importantes para a sistemática de *Thoropa*. Seta preta na base do cladograma indicando que a origem e fixação ocorreu em um táxon ao qual Cycloramphidae e *Thoropa* estão inseridos, alguns destes mantendo o estado em táxons no grupo interno.

5.4 Caracteres larvais, ontogenia e sistemática

O estudo da morfologia das larvas *Thoropa* (e dos caracteres dela obtidos) permitiu a inferência de hipóteses de homologues que não apenas suportam *Thoropa*, mas a própria família Cycloramphidae, como já extensivamente reportado aqui. Além disso, permitiu a identificação de uma série de adaptações que permitiram as larvas dessas espécies habitarem os ambientes higropétricos, sendo diversas delas convergentes com espécies de diferentes famílias africanas e asiáticas que vivem de forma semelhante (ver DIAS *et al.*, 2021 e COLAÇO & SILVA, 2022 para um resumo). Nessa linha, vários desse atributos morfológicos parecem ter evoluído concomitantemente a novas formas de comportamento e locomoção nesses girinos (DIAS *et al.*, 2021; COLAÇO & SILVA, 2022; SABBAG *et al.*, 2022c), colocando as larvas (sua

morfologia e história natural) em uma posição central na formulação de hipóteses evolução e relacionamento nesse grupo.

Outro atributo que parece ter desempenhado papel central na evolução da vida associada a ambientes higrópétricos, foram modificações ontogenéticas no curso do desenvolvimento dos embriões e larvas dos Cycloramphidae (COLAÇO & SILVA, 2022). O estudo da ontogenia nos girinos de *Thoropa* e *Cycloramphus*, ajudou na proposição das causas próximas que explicam além da presença ou ausência de um determinado caráter, ou seus estados possíveis, como: [1] O desaparecimento ou retenção/modificação de um estrutural larval na fase adulta, *e.g.* porquê de larvas de ambos os gêneros de Cycloramphidae possuem menisco nos olhos, enquanto desaparece nos adultos de *Thoropa* e se mantém nos de *Cycloramphus* (COLAÇO, BITTENCOURT-SILVA & SILVA, 2020); [2] eliminação ou redução de estruturas, que para a forma de vida que se apresenta a ausência/presença não configura um fator de seleção, *e.g.* glândulas adesivas e sistema de linhas laterais (COLAÇO & SILVA, 2022); [3] remodelamento de estruturas existentes que aumentaram a sobrevivência e capacidade de exploração desse ambiente, *e.g.* restrição de ambas as nadadeiras a porção posterior da cauda, nadadeira ventral modificada em calha (COLAÇO & SILVA, 2022); e [4] o surgimento de condições únicas associadas a esta forma de vida, *e.g.* origem embrionária da Aba abdominal e como a estrutura adquire propriedades suficientemente diferentes para serem reconhecidas como estados-de-caráter distintos. A perda ou redução de algumas estruturas aqui citadas, estão intimamente associadas a evolução do endotrofismo (DUELLMAN & TRUEB, 1986; MCDIARMID & ALTIG, 1999) e apresentam um grau mais acentuado nas espécies de *Cycloramphus* com atenção especial para as do grupo formado por *C. carvalhoi*, *C. parvulus* e *C. stejnegeri*, que apresentam larvas completamente endotróficas (COLAÇO *et al.*, 2021; COLAÇO & SILVA, 2022).

Além disso, as larvas de *Thoropa* (bem como *Cycloramphus*) apresentam características ontogenéticas não apenas associadas a morfologia, mas diretamente adaptativas. Colaço & Silva, 2022 observaram que embriões de *T. miliaris* apresentam brânquias muito maiores e ramificadas em relação às de *C. lithomimeticus*, conferindo assim uma maior superfície de contato para trocas gasosas, reforçando as observações de que as espécies de *Thoropa* sejam mais adaptadas a ambientes mais extremos, como afloramentos rochosos não associados a corpos d'água como rios e riachos. Girinos de *T. miliaris*, assim como de *C. lithomimeticus* e de outras espécies quase-terrestres, possuem um desenvolvimento precoce nos membros posteriores (DREWES *et al.*, 1989; ALTIG & MCDIARMID, 1999; CHANNING *et al.*, 2002; COLAÇO & SILVA, 2022). A eclosão nas espécies de ambos os gêneros ocorre apenas em estágios larvais (GS25- 27), quando as morfologias oral, abdominal e caudal apresentam a morfologia necessária para a sobrevivência sobre os afloramentos (BOKERMANN, 1965; COLAÇO & SILVA, 2022). E talvez uma das adaptações ontogenéticas mais marcantes nas larvas de *Thoropa* (observado em menor grau em *Cycloramphus*) seja a retenção do aparato oral larval por um tempo após a emergência dos membros anteriores, que assegura uma transição “mais segura” entre os modos de locomoção larval quase-terrestre e tetrápode (COLAÇO & SILVA, 2022). Assim como na morfologia, diversas características ontogenéticas parecem ter evoluído de forma convergente em girinos que vivem de forma semelhante.

Embora possa ser tentador usar sequências de desenvolvimento de forma comparativa e considerar uma combinação de estágios morfológicos como caracteres, atribuindo a eles o status de estados homólogos (*e.g.* VERA CANDIOTI *et al.*, 2016; GROSSO *et al.*, 2019, 2020, 2022), evitei fazê-lo aqui. A justificativa para esta escolha é a de que homólogos são hipóteses de igualdade nas qualidades dos atributos do organismo identificados por correspondência topográfica (LANKESTER, 1870; FITZHUGH, 2006). Além disso, considero que vias ontogenéticas semelhantes podem ser indicativas de homólogos em um nível de organização diferente do morfológico em si, relacionados à fisiologia e associados a interações de moléculas

em nível de tecido. Portanto, essas semelhanças no desenvolvimento podem orientar a proposição e o teste de hipóteses explicativas sobre a existência de interações moleculares em um nível proximal, conforme proposto por Mayr (1961, ver também LALAND *et al.*, 2011 e MAYR 1994 para discussão). A diversidade nesses níveis moleculares (por exemplo, hormônios) e sua relação homóloga devem servir para construir hipóteses finais ou filogenéticas (sensu Mayr, 1961).

5.5 Evolução da reprodução em *Thoropa*

A reprodução em afloramentos rochosos parece ter suscitado um trabalho minucioso das leis naturais que regem a evolução (*e.g.* seleção natural e sexual, heterocronias) que resultaram em adaptações que permitiram a estes organismos colonizarem e se estabelecerem nesse precioso micro-habitat. Aqui, é onde a reprodução e o desenvolvimento se encontram de forma mais clara, e merecem ser comentados.

De forma geral, as espécies de Cycloramphidae apresentam uma quantidade maior de vitelo e consequentemente ovos maiores do que as espécies de desenvolvimento exotróficos mais generalistas, permitindo que o desenvolvimento ocorra até estágios mais avançados de forma intracapsular, e que algumas espécies de *Cycloramphus* completem seu desenvolvimento larval de forma endotrófica (COLAÇO & SILVA, 2022). Em todas as espécies de *Thoropa*, das quais se tem informação, o vitelo possui diâmetro semelhante (Tabela 2), sugerindo que essa quantidade (ainda não existem dados sobre a qualidade) seja um dos principais fatores ligados a longa permanência intracapsular e modificações morfológicas e ontogenéticas nestas larvas (CALLERY, FANG & ELINSON, 2001; COLAÇO & SILVA, 2022). Essa quantidade de vitelo parece ser a mínima (selecionada) para que ocorra o pleno desenvolvimento das larvas de *Thoropa* até estágios em que a sua morfologia altamente especializada seja alcançada e seu ambiente por elas possa ser explorado, assegurando também maior taxa de sobrevivência (COLAÇO & SILVA, 2022).

Tabela 2. Relação entre tamanho de fêmeas e características dos ovos. Fonte: 1- Bokermann, 1965; 2- Heyer & Crombie 1979; 3 - Caramaschi & Sazima 1983; 4 - Giaretta & Facure 2004; 5 - Feio, Napoli & Caramashi, 2006; 6 – Consolmagno *et al.* 2016; 7- Colaço & Silva, 2022.

Táxon	CRC das fêmeas (mm)	Número de ovos	Diâmetro do ovo (mm)	Diâmetro do vitelo (mm)	Fonte
<i>T. lutzi</i>	~ 30	33	~ 5	1,7	1
<i>T. megatympanum</i>	38 - 44	94	3,4	1,5 – 1,7	3 & 4
<i>T. miliaris</i>	47 - 74	40- 248	-	1,7	5 & 7
<i>T. petropolitana</i>	24 - 27	16	-	-	1 & 2
<i>T. taophora</i>	38 - 86	~ 451	2,8	1,7	4, 5 & 6

Os efeitos da quantidade de vitelo “fixada” dentro de uma margem que assegure a reprodução e sobrevivência das larvas de *Thoropa* nesse ambiente, expõe outros dois fatores que afetam aspectos da biologia reprodutiva dessas espécies: o número de ovos e o comprimento rostro-cloacal das fêmeas (Tabela 2). Entre os anuros há correlações positivas

entre o tamanho das fêmeas e a quantidade e tamanho dos ovos, enquanto nesse mesmo contexto, devido às limitações espaciais, os dois últimos possuem correlações negativas entre si (SALTHER & DUELLMAN, 1973), além de outras relações que tangem tamanho e estágio de eclosão e modos reprodutivos. Esta relação se torna clara quando comparamos as duas espécies menores de *Thoropa*, para qual temos esses dados (*T. lutzi* e *T. petropolitana*). Ambas as espécies que possuem um CRC médio das fêmeas muito pequenos (principalmente quando comparadas as espécies do grupo *T. miliaris*) e colocam uma pequena quantidade de ovos, que por sua vez exibem diferença entre si em função da diferença de seus tamanhos. Nas espécies grandes a quantidade de ovos também parece acompanhar o tamanho das fêmeas de forma clara, tendo a menor quantidade sido observada para *T. megatympanum* e a maior em *T. taophora*.

Além dos aspectos quantitativos, a produção e postura de um pequeno número de ovos parecem estar intimamente associadas a evolução de cuidado parental (SALTHER & DUELLMAN 1973; MCDIARMID, 1978). Dentre as espécies de *Thoropa* o cuidado parental/comportamento territorial desempenhado pelos machos parece ser comum (ou até mesmo uma regra), e foi observado em três espécies do gênero: *T. miliaris* (observação pessoal), *T. petropolitana* (HEYER & CROMBIE, 1979) e *T. taophora* (GIARETTA & FACURE, 2004; MURALIDHAR *et al.*, 2014; CONSOLMAGNO *et al.*, 2016; DE SÁ *et al.*, 2020b) e parece ser essencial para essa forma de vida, para a proteção do território e prevenção de predação e canibalismo sob as desovas.

6 CONCLUSÕES

Este trabalho é a primeira experiência que utilizou e combinou diferentes fontes de caracteres morfológicos para a proposição de uma hipótese filogenética para as espécies do gênero *Thoropa*. Diferente de algumas proposições anteriores, a hipótese de que o gênero *Thoropa*, bem como a família Cycloramphidae formem agrupamentos monofiléticos é baseada em um grande número de sinapomorfias. Os dois grupos anteriormente propostos para *Thoropa*, que separam as espécies pequenas (grupo *T. petropolitana*) e grandes (grupo *T. miliaris*) foram reconhecidos aqui. O uso de morfologias larvais mais gerais de anura ou mais específicos de *Thoropa* e Cycloramphidae foi de suma importância para as análises, conferindo um maior poder de inferência sobre as relações entre os táxons. A evolução de *Thoropa* (bem como de Cycloramphidae) parece ter ocorrido intimamente ligada a evolução da forma larval e aspectos reprodutivos. Observações feitas em ambas as frentes permitiram inferir que diferentes membros de Cycloramphidae exibem diferentes graus de endotrofismo e que a vida larval quase-terrestre pode ter pavimentado o caminho para o surgimento de formas totalmente endotróficas em *Cycloramphus*. E por último, a compreensão de como diferentes complexos de caracteres se desenvolvem ao longo da história de vida dos membros dos diferentes táxons pode nos ajudar a entender melhor como a complexidade das partes é alcançada, melhorar a interpretação das partes homólogas e fazer inferências mais precisas de sua evolução (Thibaudeau & Altig, 1988; Haas, 2003; Altig, 2006; Vera Candiotti et al., 2011).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA-SILVA, D. et al. The tadpole of *Zachaeus carvalhoi* Izecksohn, 1983 (Anura: Cycloramphidae). **Zootaxa**, v. 4668, n. 1, p. 145–147., 2019.
- ALTIG, R. Discussion of the origin and evolution of the oral apparatus of anuran tadpoles. **Discussion of the Origin and Evolution of the Oral Apparatus of Anuran Tadpoles**, p. 1000-1011, 2006.
- ALTIG, R. A primer for the morphology of anuran tadpoles. **Herpetological conservation and biology**, v. 2, n. 1, p. 71-74, 2007 ALTIG & JOHNSTON, 1989.
- ALTIG, R.; JOHNSTON, G.F. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. **Herpetological monographs**, p. 81-109, 1989.
- ALTIG, R.; MCDIARMID, R.W. Body plan: development and morphology. In: MCDIARMID R.W.; ALTIG R. eds. *Tadpoles: The biology of anuran larvae*. Chicago: The University of Chicago Press, cap. 3, 1999, 24– 51.
- ANSTIS, M et al. Direct development in some Australopapuan microhylid frogs of the genera *Austrochaperina*, *Cophixalus* and *Oreophryne* (Anura: Microhylidae) from northern Australia and Papua New Guinea. **Zootaxa**, v. 3052, n. 1, p. 1-50, 2011.
- ASSIS, C.L. et al. A new species of *Thoropa* Cope, 1865 (Anura, Cycloramphidae) from the Serra da Mantiqueira, Southeast Brazil. **Zootaxa**, v. 4995, n. 3, p. 505-522, 2021.
- BARRASSO, D.A. et al. Description of the tadpole of *Alsodes neuquensis* Cei, 1976 and comparison with the sibling species *A. gargola* Gallardo, 1970 (Amphibia, Anura, Alsodidae). **The Herpetological Journal**, v. 26, n. 1, p. 21-31, 2016.
- BARRIONUEVO, J.S. Frogs at the summits: phylogeny of the Andean frogs of the genus *Telmatobius* (Anura, Telmatobiidae) based on phenotypic characters. **Cladistics**, v. 33, n. 1, p. 41-68, 2017.
- BARRIONUEVO, J.S.; BALDO, D. Description of the tadpoles of *Telmatobius platycephalus* and *Telmatobius pinguiculus* from montane regions of Argentina. **The Herpetological Journal**, v. 19, n. 1, p. 21-27, 2009.
- BARTH, R. Observações anatômicas sobre a larva de *Thoropa miliaris* (Amphibia, Leptodactylidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 54, n. 3, p. 489-497, 1956.
- BLOTTO, B.; ALCALDE, L. Chondrocranium, cranial muscles and buccopharyngeal morphology on tadpoles of the controversial leptodactylid frog *Limnomedusa macroglossa* (Anura: Leptodactylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 27, n. 2, p. 241-253, 2006.
- BOKERMANN, W.C.A. Sinopse das espécies brasileiras do gênero *Cycloramphus* Tschudi, 1838 (Amphibia, Salientia-Leptodactylidae). **Arquivos do Museu Nacional**, v. 42, p. 77-106, 1951.
- BOKERMANN, W.C.A. Notas sobre as espécies de *Thoropa* Fitzinger (Amphibia, Leptodactylidae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 37, n. 3/4, p. 525-537, 1965.
- BOULENGER, G. A. XXX.—Descriptions of new Oriental reptiles and batrachians. **Journal of Natural History**, v. 7, n. 39, p. 279-283, 1891.
- CALLERY, E.M.; ELINSON, R.P. Thyroid hormone-dependent metamorphosis in a direct developing frog. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 6, p. 2615-2620, 2000.
- CALLERY, E.M.; FANG, H.; ELINSON, R. P. Frogs without polliwogs: evolution of anuran direct development. **BioEssays**, v. 23, n. 3, p. 233-241, 2001.
- CANNATELLA, D. Architecture: cranial and axial musculoskeleton. **Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae**, p. 52-91, 1999.

- CARAMASCHI, U.; SAZIMA, I. Uma nova espécie de *Thoropa* da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia, Leptodactylidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 2, n. 3, p. 139-146, 1983.
- CARDENAS-ROJAS, D.R. et al. The tadpole of *Hylorina sylvatica* (Anura: Cycloramphidae) in southern Chile. **Zootaxa**, v. 1580, n. 1, p. 51–62-51–62, 2007.
- CEI, J. M. The tadpole of *Batrachophrynus patagonicus* Gallardo. **Herpetologica**, v. 20, n. 4, p. 242-245, 1965.
- CEI, J.M.. Remarks on some neotropical amphibians of the genus *Alsodes* from southern Argentina (Anura Leptodactylidae). **Atti della Società italiana di scienze naturali e del Museo civico di storia naturale di Milano**, v. 117, 1976.
- CERVINO, N.G. et al. A closer look at pupil diversity and evolution in frogs and toads. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 288, n. 1957, p. 20211402, 2021.
- CHANNING, A.; MOYER, D.C.; HOWELL, K.M. Description of a new torrent frog in the genus *Arthroleptides* from Tanzania (Amphibia, Anura, Ranidae). **ALYTES-PARIS-**, v. 20, n. 1/2, p. 13-27, 2002.
- COCHRAN, D. M. Diagnoses of new frogs from Brazil. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 51, p. 41-42, 1938.
- COCHRAN, D.M. Frogs of southeastern Brazil. **Bulletin of the United States National Museum**, 1955.
- COCROFT, R.B.; HEYER, W.R. Notes on the frog genus *Thoropa* (Amphibia: Leptodactylidae) with a description of a new species (*Thoropa saxatilis*). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 101, n. 1, p. 209-220, 1988.
- COLAÇO, G.; BITTENCOURT-SILVA, G.B.; SILVA, H.R. Can a shade shed light on the monophyly of Cycloramphidae (Lissamphibia: Anura)? **Zoologischer Anzeiger**, v. 285, p. 18-26, 2020.
- COLAÇO, G. et al. The tadpole of an insular population of *Cycloramphus boraceiensis* Heyer, 1983 (Anura: Cycloramphidae) with a review of larval descriptions for species in the genus. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 61, p. e20216148-e20216148, 2021.
- COLAÇO, G.; DA SILVA, H.R. Finding a pathway through the rocks: the role of development on the evolution of quasi-terrestriality and the origin of endotrophism in cycloramphids (Anura). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 137, n. 2, p. 294-323, 2022.
- CONSOLMAGNO, R.C. et al. Costs and benefits of temporary egg desertion in a rocky shore frog with male-only care. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 70, n. 5, p. 785-795, 2016.
- DA SILVA, H.R.; OUVERNAY, D. A new species of stream-dwelling frog of the genus *Cycloramphus* (Anura, Cycloramphidae) from the State of Rio de Janeiro, Brazil. **Zootaxa**, v. 3407, n. 1, p. 49-60, 2012.
- DE SÁ, F.P. et al. Male-male competition and repeated evolution of terrestrial breeding in Atlantic Coastal Forest frogs. **Evolution**, v. 74, n. 2, p. 459-475, 2020a.
- DE SÁ, F.P. et al. Unexpected reproductive fidelity in a polygynous frog. **Science advances**, v. 6, n. 33, p. eaay1539, 2020b.
- DIAZ, N.F.; VALENCIA, J. Larval morphology and phenetic relationships of the Chilean *Alsodes*, *Telmatobius*, *Caudiverbera* and *Insuetophrynus* (Anura: Leptodactylidae). **Copeia**, p. 175-181, 1985.
- DIAS, P.H.S et al. Life on the edge: Tadpoles of Cycloramphidae (Amphibia; Anura), anatomy, systematics, functional morphology, and comments on the evolution of semiterrestrial tadpoles. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**.
- DREWES, R.C.; HOWELL, K.M.; ALTIG, R. Tadpoles of three frog species endemic to the forests of the Eastern Arc Mountains, Tanzania. **Amphibia-Reptilia**, v. 10, n. 4, p. 435-443, 1989.

- DUELLMAN, W.E.; TRUEB, L. **Biology of amphibians**, Baltimore: reprinted. John Hopkins. 1986.
- ECHEVERRÍA, D.D. On the dextral configuration of the anuran larval vent tube. **Herpetologica**, v. 60, n. 2, p. 222-231, 2004.
- FEIO, R.N.; NAPOLI, M.F.; CARAMASCHI, U. Considerações taxonômicas sobre *Thoropa miliaris* (Spix, 1824), com revalidação e redescrição de *Thoropa taophora* (Miranda-Ribeiro, 1923) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Arquivos do Museu Nacional**, v. 64, n. 1, p. 41-60, 2006.
- FITZHUGH, K. The abduction of phylogenetic hypotheses. **Zootaxa**, v. 1145, n. 1, p. 1-110, 2006a.
- FITZHUGH, K. The philosophical basis of character coding for the inference of phylogenetic hypotheses. **Zoologica scripta**, v. 35, n. 3, p. 261-286, 2006b.
- FITZHUGH, K. Sequence data, phylogenetic inference, and implications of downward causation. **Acta Biotheoretica**, v. 64, n. 2, p. 133-160, 2016.
- FITZPATRICK, S.W. et al. Geographical variation in genetic structure of an Atlantic Coastal Forest frog reveals regional differences in habitat stability. **Molecular Ecology**, v. 18, n. 13, p. 2877-2896, 2009.
- FORMAS, J.R. External morphology, chondrocranium, hyobranchial skeleton, and external and internal oral features of *Rhinoderma rufum* (Anura, Rhinodermatidae). **Zootaxa**, v. 3641, n. 4, p. 395–400-395–400, 2013.
- FORMAS, J. R. A new species of *Eupsophus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Southern Chile. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 102, n. 3, p. 568-576, 1989.
- FORMAS, J. R.; PUGÍN, E. Tadpoles of *Hylorina sylvatica*, *Eupsophus vittatus*, and *Bufo rubropunctatus* in southern Chile. **Herpetologica**, p. 355-358, 1978.
- FORMAS, J. R.; VERA, M. Antonieta. Reproductive patterns of *Eupsophus roseus* and *E. vittatus*. **Journal of Herpetology**, p. 11-14, 1980.
- FROST, D.R. et al. The amphibian tree of life. **Bulletin of the American Museum of natural History**, v. 2006, n. 297, p. 1-291, 2006.
- FROST, D.R. 2022. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1 Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- GIARETTA, A.A.; FACURE, K.G. Reproductive ecology and behavior of *Thoropa miliaris* (Spix, 1824) (Anura, Leptodactylidae, Telmatobiinae). **Biota Neotropica**, v. 4, n. 2, p. 1-10, 2004.
- GOLDBERG, J.; FABREZI, M. Development and variation of the anuran webbed feet (Amphibia, Anura). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 152, n. 1, p. 39-58, 2008.
- GOLOBOFF, P.A.; FARRIS, J.S.; NIXON, K.C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774-786, 2008.
- GONÇALVES, V.F.; DE BRITO-GITIRANA, L. Structure of the sexually dimorphic gland of *Cycloramphus fuliginosus* (Amphibia, Anura, Cycloramphidae). **Micron**, v. 39, n. 1, p. 32-39, 2008.
- GONÇALVES, B. et al. Re-description of external morphology and factors affecting body and tail shape of the stone frog tadpoles. **Acta Herpetologica**, v. 17, n. 1, p. 59-70, 2022.
- GOSNER, K.L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. **Herpetologica**, v. 16, n. 3, p. 183-190, 1960.
- GRANT, T. et al. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). **Bulletin of the American Museum of natural History**, v. 2006, n. 299, p. 1-262, 2006.

- GRANT, T. et al. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives revisited (Anura: Dendrobatoidea). **South American Journal of Herpetology**, v. 12, n. s1, 2017.
- GROSSO, J. et al. Developmental diversity in an endemic family of Patagonian frogs (Anura: Batrachylidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 136, n. 2, p. 240-263, 2022.
- GROSSO, J. et al. Early ontogeny and sequence heterochronies in Leiuperinae frogs (Anura: Leptodactylidae). **PloS one**, v. 14, n. 6, p. e0218733, 2019.
- GROSSO, J. et al. Embryonic ontogeny of three species of Horned Frogs, with a review of early development in Ceratophryidae. **Journal of morphology**, v. 281, n. 1, p. 17-32, 2020.
- HAAS, A. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura)★. **Cladistics**, v. 19, n. 1, p. 23-89, 2003
- HANDRIGAN, G.R.; WASSERSUG, R.J. The anuran Bauplan: a review of the adaptive, developmental, and genetic underpinnings of frog and tadpole morphology. **Biological Reviews**, v. 82, n. 1, p. 1-25, 2007.
- HENNIG, W. **Phylogenetic systematics**. Illinois press. 1966.
- HEYER, W. Ronald. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. 1975.
- HEYER, W.R. Variation and systematics of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). **Arquivos de Zoologia**, v. 30, n. 4, p. 235-339, 1983a.
- HEYER, W.R. Notes on the frog genus *Cycloramphus* (Amphibia: Leptodactylidae), with descriptions of two new species. **Proc. Biol. Soc. Wash**, v. 96, n. 3, p. 548-559, 1983b.
- HEYER, W.R.; CROMBIE, R.I. Natural history notes on *Craspedoglossa stejnegeri* and *Thoropa petropolitana* (Amphibia: Salientia, Leptodactylidae). **Journal of the Washington Academy of Sciences**, p. 17-20, 1979.
- HEYER, W. Ronald et al. frogs of Boracéia. **Arquivos de zoologia**, v. 31, n. 4, p. 231-410, 1990.
- IZECKSOHN, E. Uma nova especie de *Zachaenus* Cope, do Estado do Espírito Santo, Brasil (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Arquivos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro**, v. 5, p. 7-11, 1983.
- IZECKSOHN, E., CARVALHO-E-SILVA, S.P. **Anfibios do Município do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro**. Editora UFRJ. 148 pp, 2001.
- JETZ, W.; PYRON, R.A. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. **Nature ecology & evolution**, v. 2, n. 5, p. 850-858, 2018.
- KENNY, J. S. Feeding mechanisms in anuran larvae. **Journal of Zoology**, v. 157, n. 2, p. 225-246, 1969.
- LALAND, K.N. et al. Cause and effect in biology revisited: is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful?. **Science**, v. 334, n. 6062, p. 1512-1516, 2011.
- LANKESTER, E.R. II.—On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 6, n. 31, p. 34-43, 1870.
- LAVILLA, E.O. La larva de *Rhinoderma darwini* D. & B.(Anura: Rhinodermatidae). **Acta Zoologica Lilloana**, p. 81-88, 1987.
- LAVILLA, E.O. Condrocáneo y esqueleto visceral en larvas de *Cycloramphus stejnegeri* (Leptodactylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 12, n. 1, p. 33-38, 1991.

- LAVILLA, E. O.; BARRIONUEVO, J. S. El género *Telmatobius* en la República Argentina: una síntesis. **Monografías de Herpetología**, v. 7, p. 115-165, 2005.
- LEE, Michael SY. A worrying systematic decline. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 15, n. 8, p. 346, 2000.
- LEITE, F. S. F.; JUNCA, F. A.; ETEROVICK, P. C. Status do conhecimento, endemismo e conservação de anfíbios anuros da Cadeia do Espinhaço, Brasil. **Megadiversidade**, v. 4, n. 1-2, p. 182-200, 2008.
- LUNA, Maria Celeste; MCDIARMID, Roy W.; FAIVOVICH, Julian. From erotic excrescences to pheromone shots: structure and diversity of nuptial pads in anurans. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 124, n. 3, p. 403-446, 2018.
- LUTZ, Adolpho. Observações sobre batrachios brasileiros: Taxonomia e biologia das Elosiinas. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 24, p. 195-249, 1930.
- LUTZ, B. Observations on the life history of the Brazilian frog *Oocormus microps*. **Copeia**, v. 1943, n. 4, p. 225-231, 1943.
- LUTZ, B. Biologia e taxonomia de *Zachaenus parvulus*. **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro** v17 p. 1-66.1944.
- LUTZ, B. Ontogenetic evolution in frogs. **Evolution**, v. 2 p. 29-39, 1948.
- LUTZ, B. Trends towards non-aquatic and direct development in frogs. **Copeia**, v. 1947, n. 4, p. 242-252, 1947.
- LUTZ, Bertha. Anfíbios anuros do distrito federal. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 52, p. 155-238, 1954.
- LYNCH, J.D. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. **Miscellaneous publication**, v. 53, p. 1-238. 1971.
- LYNCH, J. D. Are-assessment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia (1978) Occasional Papers of the Museum of Natural History, 72. **University of Kansas**, v. 72, p. 1-57.
- MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31. 2017. 2021.
- MAGLIA, Anne M.; PUGENER, L. Analfá; TRUEB, Linda. Comparative development of anurans: using phylogeny to understand ontogeny. **American Zoologist**, v. 41, n. 3, p. 538-551, 2001.
- MANN, Ida. Iris pattern in the vertebrates. **The Transactions of the Zoological Society of London**, v. 21, n. 4, p. 355-412, 1931.
- MAYR, E. Cause and effect in biology: Kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist. **Science**, v. 134, n. 3489, p. 1501-1506, 1961.
- MAYR, E. Recapitulation reinterpreted: the somatic program. **The Quarterly Review of Biology**, v. 69, n. 2, p. 223-232, 1994.
- MCDIARMID, R.W. Evolution of parental care in frogs. **The development of behavior: comparative and evolutionary aspects**, 1978.
- MCDIARMID R.W, ALTIG R. **Tadpoles: the biology of anuran larvae**. Chicago: University of Chicago Press. 1999.
- MIRANDA, N.E.O. et al. Internal larval characters in anuran systematic studies: a phylogenetic hypothesis for *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 53, n. 1, p. 55-66, 2015.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. O genero *Telmatobius* já foi constatado no Brasil. **Revista do Museu Paulista**, v. 12, p. 261-278, 1920.
- MIRANDA-RIBEIRO, A., de. de. 1923. Os hylodideos do Museu Paulista. **Revista do Museu Paulista. Sao Paulo**, v. 13, p. 825-846.
- MIRANDA-RIBEIRO, Alipio. **Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios (Anura) brasileiros**. Pimenta de Mello & c., 1926.

- MORTIMER, Kate et al. Who's who in Magelona: phylogenetic hypotheses under Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888 (Annelida: Polychaeta). **PeerJ**, v. 9, p. e11993, 2021.
- MOURA, P.H.A.G. et al. Redescription of the tadpole of *Thoropa taophora* (MirandaRibeiro)(Anura: Cycloramphidae). **Zootaxa**, v. 4656, n. 2, p. 397–400, 2019.
- MURALIDHAR, P. et al. Kin-bias, breeding site selection and female fitness in a cannibalistic Neotropical frog. **Molecular Ecology**, v. 23, n. 2, p. 453-463, 2014.
- NUIN, P.A.S. Description of the tadpole of *Megaelosia goeldii* (Leptodactylidae, Hylodinae) with natural history notes. **Herpetological Review**, v. 34, n. 1, p. 27, 2003.
- NUNES-DE-ALMEIDA, C.H.L et al. Redescription of the advertisement call of five species of *Thoropa* (Anura, Cycloramphidae), including recordings of rare and endangered species. **PloS one**, v. 11, n. 9, p. e0162617, 2016.
- OLIVERA-LÓPEZ, Valeria; CAMARGO, Arley; MANEYRO, Raúl. Morphometric differentiation and sexual dimorphism in *Limnomedusa macroglossa* (Duméril & Bibron, 1841)(Anura: Alsodidae) from Uruguay. **Acta Herpetologica**, v. 16, n. 1, p. 11-25, 2021.
- ORTON, G.L. The systematics of vertebrate larvae. **Systematic Zoology**, v. 2, n. 2, p. 63-75, 1953.
- Owen, R., 1846. On the archetype and Homologies of the vertebrate skeleton. Rep. Meet.Rep. Meet. Br. Assoc. Adv. Sci. 16, 169e340.
- PEREYRA, Martín O. et al. The complex evolutionary history of the tympanic middle ear in frogs and toads (Anura). **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 1-9, 2016.
- PUGENER, L.A; MAGLIA, A.M.; TRUEB, L. Revisiting the contribution of larval characters to an analysis of phylogenetic relationships of basal anurans. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 139, n. 1, p. 129-155, 2003.
- PUGENER, L. A.; MAGLIA, Anne M. Skeletal morphology and development of the olfactory region of *Spea* (Anura: Scaphiopodidae). **Journal of Anatomy**, v. 211, n. 6, p. 754-768, 2007.
- PYRON, R.A.; WIENS, J.J. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 61, n. 2, p. 543-583, 2011.
- RABANAL, F.E.; FORMAS, J.R. Complementary diagnosis of the genus *Insuetophrynus* (Anura, Cycloramphidae) based on larval characters. **Zootaxa**, v. 2116, n. 1, p. 59-67, 2009.
- REBOUÇAS, Raoni; DA SILVA, Hélio Ricardo; SANUY, Delfi. Froghood: Postmetamorphic development of the rock river frog *Thoropa miliaris* (Spix, 1824)(Anura, Cycloramphidae). **Acta Zoologica**, v. 99, n. 2, p. 151-157, 2018.
- SABBAG, A.F. et al. Molecular phylogeny of Neotropical rock frogs reveals a long history of vicariant diversification in the Atlantic forest. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 122, p. 142-156, 2018.
- SABBAG, Ariadne F. et al. Sympatric and independently evolving lineages in the *Thoropa miliaris*–*T. taophora* species complex (Anura: Cycloramphidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 166, p. 107220, 2022a.
- SABBAG, Ariadne Fares et al. Nuptial pads of rock frogs (*Thoropa*, Cycloramphidae, Anura): How papillary epidermal projections are related to sexual maturity and taxonomy. **Zoologischer Anzeiger**, v. 301, p. 1-10, 2022b.
- SABBAG, Ariadne Fares et al. Moving forwards, sideways and up in the air: observations on the locomotion of semiterrestrial tadpoles (Cycloramphidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 136, n. 1, p. 92-110, 2022.
- SALTHE, Stanley N.; DUELLMAN, William E. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. **Evolutionary biology of the anurans**, p. 229-249, 1973.

- SCHILLING, Nadja. Evolution of the axial system in craniates: morphology and function of the perivertebral musculature. **Frontiers in zoology**, v. 8, n. 1, p. 1-19, 2011.
- SILVA-SOARES, T. et al. The larva of *Crossodactylus aeneus* Müller, 1924: Morphology and ecological aspects. **Herpetologica**, v. 71, n. 1, p. 46-57, 2015.
- STARRETT, P.H. Evolutionary patterns in larval morphology. In: Vial JL, eds. **Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems**. Columbia: University of Missouri Press, 1973. p. 251-271
- VON SPIX, Johann Baptist. **Animalia nova sive Species novae testudinum et ranarum, quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX..** FS Hübschmann, 1824.
- STREICHER, Jeffrey W. et al. Evaluating methods for phylogenomic analyses, and a new phylogeny for a major frog clade (Hyoidea) based on 2214 loci. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 119, p. 128-143, 2018.
- TAYLOR, W.R.; VAN DYKE, G.C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium (Paris)**, v. 9, n. 2, p. 107-119, 1985.
- THIBAudeau, D.G.; ALTIG, R. Sequence of ontogenetic development and atrophy of the oral apparatus of six anuran tadpoles. **Journal of Morphology**, v. 197, n. 1, p. 63-69, 1988.
- TRUEB, Linda. Bones, frogs, and evolution. **Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems**, p. 65-132, 1973.
- VAN DIJK, D. Eduard. Systematic and field keys to the families, genera and described species of southern African anuran tadpoles. **Annals of the Natal Museum**, v. 18, n. 2, p. 231-286, 1966.
- VERA CANDIOTI, M.F. Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: systematic relevance and correlation with feeding habits. **Zootaxa**, v. 1600, n. 1, p. 1-175, 2007.
- VERA CANDIOTI, M.F. Larval anatomy of Andean tadpoles of *Telmatobius* (Anura: Ceratophryidae) from northwestern Argentina. **Zootaxa**, v. 1938, n. 1, p. 40-60, 2008.
- VERA CANDIOTI, M.F.; ÚBEDA, C.; LAVILLA, E.O. Morphology and metamorphosis of *Eupsophus calcaratus* tadpoles (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Morphology**, v. 264, n. 2, p. 161-177, 2005.
- VERA CANDIOTI, F. et al. Different pathways are involved in the early development of the transient oral apparatus in anuran tadpoles (Anura: Leiuperidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 104, n. 2, p. 330-345, 2011a.
- VERA CANDIOTI, M.F.; NUÑEZ, J.J.; ÚBEDA, C.. Development of the nidicolous tadpoles of *Eupsophus emiliopugini* (Anura: Cycloramphidae) until metamorphosis, with comments on systematic relationships of the species and its endotrophic developmental mode. **Acta Zoologica**, v. 92, n. 1, p. 27-45, 2011b.
- VERA CANDIOTI, F. et al. Structural and heterochronic variations during the early ontogeny in toads (Anura: Bufonidae). **Herpetological Monographs**, v. 30, n. 1, p. 79-118, 2016.
- VERDADE, Vanessa Kruth. **Relações filogenéticas entre as espécies dos gêneros Cycloramphus Tschudi 1838 e Zachaenus Cope 1866 (Anura, Leptodactylidae)**. 2005. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- WASSERSUG, R.J.; HEYER, W.R. Morphological correlates of subaerial existence in leptodactylid tadpoles associated with flowing water. **Canadian Journal of Zoology**, v. 61, n. 4, p. 761-769, 1983.
- WASSERSUG, R.J.; HEYER, W. Ronald. A survey of internal oral features of leptodactylid larvae (Amphibia: Anura). **Smithsonian Contributions to Zoology**, 1988.
- WASSERSUG, R.J.; ROSENBERG, K. Surface anatomy of branchial food traps of tadpoles: a comparative study. **Journal of Morphology**, v. 159, n. 3, p. 393-425, 1979.

- WIENS, John J. Systematics and herpetology in the age of genomics. *BioScience*, v. 58, n. 4, p. 297-307, 2008.
- ZOCCA, C.Z.; FERREIRA, F.C.L.; FERREIRA, R.B. Observações sobre história natural de *Zachaenus carvalhoi* Izecksohn, 1983 “1982”(Amphibia: Anura: Cycloramphidae). **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão, Nova Série** 34: 63–74. 2014002E



Research paper

Can a shade shed light on the monophyly of Cycloramphidae (Lissamphibia: Anura)?

Gustavo Colaço^{a,*}, Gabriela Bueno Bittencourt-Silva^b, Helio Ricardo Silva^a^a Departamento de Biologia Animal, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, Caixa Postal 74524 - CEP 23897-970, RJ, Brazil^b Department of Life Sciences, The Natural History Museum, London SW7 5BD, UK

ARTICLE INFO

Article history:
 Received 16 October 2019
 Received in revised form
 26 December 2019
 Accepted 7 January 2020
 Available online 16 January 2020

Corresponding Editor: Alexander Kupfer

Keywords:
 Elygium
 Meniscus
 Ontogeny
 Terminology
 Umbraculum
 Systematics

ABSTRACT

We studied the morphology, development, and the terminology of a lobe over the iris present in three genera of South American cycloramphid frogs (*Cycloramphus*, *Thoropa*, and *Zachaeus*). This research is based on dissections and a macroscopic survey of the eyes of tadpoles, post-metamorphosed, and adults of all six species of *Thoropa*, nine species of *Cycloramphus* (3 with adults only, and 6 with tadpoles and adults), and *Zachaeus parvulus* and *Zachaeus curvifolii* (only adults). Because at least three distinctive names are associated with a similar lobe on the iris of frogs from different families, we also discuss the properties that guarantee the observed variations of the involved morphologies as homologues. Lastly, we discuss the possibility that structure present in Cycloramphidae may be the first morphological synapomorphy for the family.

© 2020 Elsevier GmbH. All rights reserved.

1. Introduction

Adult frogs have eyes similar to those of other terrestrial vertebrates. The outermost layer is composed of a sclera that covers the eyeball proximally and part of the exposed portion of the eye. Distally, a transparent cornea covers the muscular iris, which encircles the pupil, forming the window to the interior of the eye. Further into the organ, behind the pupil is the lens or crystallin. The innermost layer of the eye is covered by the light sensitive retina. Anuran larvae have two corneas, one internal, and one external, formed by a transparent layer of skin over the eye. At the end of metamorphosis, these two corneas fuse to form a single cornea (see Duellman and Trueb 1994 for a summary). In addition, on the dorsal portion, on the limits between the iris and the pupil, many species of anurans possess a structure called the "pupillary nodule" (Fig. 1), which lifts the iris free of the lens to permit the surge of aqueous humor during accommodation (Walls 1942).

According to Ewer (1952), the pupillary nodule is formed by a dilation of the edge of the iris, which projects inwards towards the lens. A pupillary nodule or a similar structure (discussed below) has been reported to occur in species of at least 10 families of anurans (Appendix A).

Miranda-Ribeiro (1920), when studying adult specimens of the South American genus *Cycloramphus* Tschudi, 1838 (then *Ilhodiscus*), was the first to report the presence of a structure associated with the iris which he referred to as "meniscus"¹ (Fig. 2). Later, Lutz (1929) describes the structure as a discoid lobe of the iris, which originates from the middle of the superior margin of the pupil and can be lifted when the eye is dissected. He also posited that this structure is present in all known *Cycloramphus*. The meniscus was documented in additional species of Cycloramphidae (Almeida-

¹ Meniscus-singular noun, used to describe the crescent of the upper surface of a liquid in a tube; a lens that is convex on one side and convex on the other; and in anatomy, a thin fibrous cartilage between the surfaces of some joints, eg. the knee. Origin: modern Latin, from Greek *mēniskos* 'crescent', diminutive of *mēnē* 'moon' – Based on the definition presented by Merriam-Webster Dictionary. We suppose that Miranda-Ribeiro (1920) usage was based on the similarity in shape of the structure in the eye of the frogs with the surface of a liquid in a tube.

* Corresponding author.

E-mail addresses: gustavcolaco@gmail.com (G. Colaço), g.bittencourt@nhm.ac.uk (G.B. Bittencourt-Silva), heliorsilva@gmail.com (H.R. Silva).<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2020.01.002>

0044-5231/© 2020 Elsevier GmbH. All rights reserved.

ANEXO II

Life on the edge: Tadpoles of Cycloramphidae (Amphibia; Anura), anatomy, systematics, functional morphology, and comments on the evolution of semiterrestrial tadpoles - Santos Dias - 2021 - Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research - Wiley Online Library

Received: 7 November 2020 | Revised: 4 February 2021 | Accepted: 14 February 2021

DOI: 10.1111/jzs.12483

ORIGINAL ARTICLE

JOURNAL OF
ZOOLOGICAL SYSTEMATICS
AND EVOLUTIONARY RESEARCH

WILEY

Life on the edge: Tadpoles of Cycloramphidae (Amphibia; Anura), anatomy, systematics, functional morphology, and comments on the evolution of semiterrestrial tadpoles

Pedro Henrique dos Santos Dias^{1,2} | Florencia Vera Candiotti³ | Ariadne Fares Sabbag⁴ | Gustavo Colaço⁵ | Hélio Ricardo da Silva⁵ | Célio F. Baptista Haddad⁴ | Ana Maria Paulino Telles de Carvalho-e-Silva⁶ | Taran Grant¹

¹Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil

²Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil

³Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – FML), San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina

⁴Departamento de Biodiversidade and CAUNESP, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brazil

⁵Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, Brazil

⁶Departamento de Zoologia, Laboratório de Biosistemática de Anfíbios, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil

Correspondence

Pedro Henrique dos Santos Dias,
Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
Email: pedrodiasherpeto@gmail.com

Funding information

Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Grant/Award Number: 88887.364687/2019-00; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Grant/Award Number: 306623/2018-8, 306823/2017-9 and 306963/2018-3; Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, Grant/Award Number: 2012/10000-5, 2013/20420-4, 2013/50741-7, 2015/11239-0 and 2018/15425-0

Abstract

The evolutionary success of anurans can be partially explained by the occurrence of free-living larvae. Tadpoles occupy several distinct habitats, including the terrestrial environment. Semiterrestriality appears to have evolved seven times in anurans, and tadpoles of distantly related lineages have converged in a set of phenotypic characters, such as a depressed body, ventral mouth, massive, well-keratinized and laterally compressed jaw sheaths, low fins, and well-developed hind limbs. The semiterrestrial tadpoles of the South American family Cycloramphidae remain poorly studied. In this work, we perform a comparative analysis of the external and internal morphology of these larvae, we comment on the systematic and evolutionary implications for the family, and finally, we discuss the convergent evolution of semiterrestrial tadpoles in anurans. We studied the external, buccopharyngeal, and musculoskeletal morphology of semiterrestrial tadpoles of 14 species of Cycloramphidae. These tadpoles are highly modified and present several character-states associated with semiterrestrial life. Most of them are unique and restricted to the family, such as the novel configuration of the muscles subarcualis rectus I, rectus abdominis, and levator arcuum branchialium III. We propose 13 new synapomorphies for Cycloramphidae and one for *Thoropa*. The presence of similar, homoplastic, character-states in all semiterrestrial tadpoles of unrelated phylogenetic lineages seems to suggest that these character-states are adaptations for semiterrestriality.

KEYWORDS

buccopharyngeal cavity, chondrocranium, *Cycloramphus*, larval muscles, *Thoropa*

Resumo

O sucesso evolutivo dos anuros pode ser parcialmente explicado pela ocorrência de larvas de vida livre. Os girinos ocupam vários habitats distintos, incluindo o ambiente terrestre. A semiterrestrialidade parece ter evoluído sete vezes em anuros, e girinos de linhagens distantemente relacionadas apresentam uma série de caracteres

Contributing authors: Florencia Vera Candiotti (florivc@gmail.com), Ariadne Fares Sabbag (ariadne.sabbag@gmail.com), Gustavo Colaço (gustavcolaço@gmail.com), Hélio Ricardo da Silva (heliorisilva@gmail.com), Célio F. Baptista Haddad (haddad1000@gmail.com), Ana Maria Paulino Telles de Carvalho-e-Silva (atellesunirio@gmail.com), Taran Grant (taran.grant@ib.usp.br)

ANEXO III

The tadpole of an insular population of *Cycloramphus boraceiensis* Heyer, 1983 (Anura: Cycloramphidae) with a review of larval descriptions for species in the genus | Papéis Avulsos de Zoologia (usp.br)

The tadpole of an insular population of *Cycloramphus boraceiensis* Heyer, 1983 (Anura: Cycloramphidae) with a review of larval descriptions for species in the genus

Gustavo Colaço^{1,2}; Marcelo Batista^{1,3}; Gabriel Limp^{1,4} & Hélio Ricardo da Silva^{1,5}

¹ Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde (ICBS),

Departamento de Biologia Animal, Seropédica, RJ, Brasil.

² ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-9861-1472>. E-mail: gustavocolaco@gmail.com (corresponding author)

³ ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-7970-1931>. E-mail: marcelokcsb@gmail.com

⁴ ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-5872-8833>. E-mail: gabriellimp@hotmail.com

⁵ ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-1819-8110>. E-mail: heliorsilva@gmail.com

Abstract. A literature survey for the external morphology of tadpoles for species in the genus *Cycloramphus* Tschudi, 1838, which is mainly represented by larval descriptions, resulted in finding some inconsistent character descriptions. In a few cases, some of the information is either not presented or mistakenly reported; in some cases, the illustrations provided the information not present in the descriptions. Here in we use a sample of tadpoles of an insular population identified as *Cycloramphus boraceiensis*, present a description for it, compare it to the original larval description for this species, and using it as a model, present a comparative review of the other larval descriptions for *Cycloramphus* tadpoles. We evaluate that most of the mistakes we found in the literature are associated to the unique morphology of these semiterrestrial larvae and some of their seemingly adaptation to their microhabitats, which for the majority of the known species is a film of water running associated to or near streams.

Keywords. Larvae; Literature-review; Flattened-Waterfall-Frog; Semiterrestrial; Terminology.

INTRODUCTION

Twenty-eight species are currently recognized for the genus *Cycloramphus* Tschudi, 1838. They are all endemic to the Atlantic Forest, on the eastern coast of Brazil (Verdade & Rodrigues, 2003; Weber *et al.*, 2011; Frost, 2020), with species recorded from the State of Bahia to Rio Grande do Sul (Heyer, 1983a; Haddad & Sazima, 1989; Lingnau *et al.*, 2008). Based on aspects of their natural history, reproduction, adult and tadpole morphology, Heyer (1983a) grouped these species into five phenetic groups, as follows: *C. bolitoglossus*, *C. eleutherodactylus*, *C. fuliginosus*, *C. granulatus* and *C. ohausi* groups. Additionally, using data for natural history (microhabitat of egg laying), reproductive and developmental biology of a few species, the genus has been alternatively arranged into two groups, as suggested by Verdade (2005), and followed in more recent publications (e.g., Lima *et al.*, 2010; Nunes-de-Almeida *et al.*, 2016; Verdade *et al.*, 2019). These two groups were designed to contain the species with exotrophic

separated from those with endotrophic tadpoles. By the time of this suggestion, the basic information for that was derived from publications by B. Lutz (1947, 1948), Heyer & Crombie (1979), Heyer (1983a, b). More recently, this arrangement was followed, with due consideration for its tentative nature, by Brasileiro *et al.* (2007) when describing *C. faustoi* as indicated by the sentence, "tadpoles which are apparently endotrophic and hatch in advanced phases".

Species with exotrophic larvae deposit their eggs on the inclined surface of rocks, which are wetted by splashes from waterfalls, small rivers, or by water trickling from soaked soil above the exposed rock. In this group, tadpoles thrive on films of water on the same rock faces where eggs are deposited (Heyer, 1983a; Verdade *et al.*, 2019). The concept of a group of endotrophic larvae was developed based on data gathered for *Cycloramphus stejneri* by Heyer & Crombie (1979). They reported a female, under a log near a stream, carrying 40 early stages larvae on its back (Gosner, 1960 stages 30 and 31), with a large amount of yolk within

Pap. Avulsos Zool., 2021; v.61: e20216148

<http://doi.org/10.11606/1807-0205/2021.61.48>

<http://www.revistas.usp.br/paz>

<http://www.scielo.br/paz>

Edited by: Julia Klaczko

Received: 21/07/2020

Accepted: 13/05/2021

Published: 04/06/2021

ISSN On-Line: 1807-0205

ISSN Printed: 0031-1049

ISSN: 0000-0004-0384-1825



ANEXO IV

Finding a pathway through the rocks: the role of development on the evolution of quasi-terrestriality and the origin of endotrophism in cycloramphids (Anura) | Biological Journal of the Linnean Society | Oxford Academic (oup.com)

Biological Journal of the Linnean Society, 2022, **XX**, 1–30. With 8 figures.

Finding a pathway through the rocks: the role of development on the evolution of quasi-terrestriality and the origin of endotrophism in cycloramphids (Anura)

GUSTAVO COLAÇO*[•] and HELIO RICARDO DA SILVA

Departamento de Biologia Animal, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 23851-970, Seropédica, RJ, Brazil

Received 23 February 2022; revised 21 April 2022; accepted for publication 26 April 2022

Anurans have served as models in evolutionary studies on reproduction and development. Several generalizations have emerged but it is unclear whether they represent the diversity of the entire group. We studied the development of two species of the Neotropical family Cycloramphidae. Frogs in this family have peculiar spawning sites and developmental biologies. Whereas some cycloramphid tadpoles are exotrophic, quasi-terrestrial and thrive in films of water that flow over rocky outcrops, others are endotrophic, terrestrial and complete their development outside the eggs laid on the forest floor, under logs or in crevices. Cycloramphid tadpoles have aspects of their morphology distinct from those of pond and stream dwellers; they hatch in more advanced stages of development and have typical tadpole structures, either in a modified form or absent. Herein we present a study of the tadpoles of *C. lithomimeticus* and *T. miliaris*, in order to document and discuss alterations in the ontogeny of several larval structures. These changes seem to be associated with adaptations to life in the peculiar habitats where the tadpoles thrive. We infer that the observations we present are explained by development being associated with aspects of terrestriality and endotrophism.

ADDITIONAL KEYWORDS: adaptation – larvae – morphology – natural history – ontogeny – rocky-outcrop – semiterrestrial – tadpole – waterfall.

INTRODUCTION

'A frog is a frog is a frog' (Inger 1967: 369 and poems by the American poet Gertrude Stein on roses and dogs)—or perhaps a toad, or even a treefrog. This reflects a somewhat widespread belief that the morphology of adult anurans is so conservative that if one has seen a frog once, it would be as if one has seen them all, and knows what a frog (as a collective word for toads and treefrogs) is. Although there is some truth to this statement, several aspects of frog ecology, natural history, internal and external morphology, reproductive behaviour and development may surprise the naïve observer when learning about a few more species. The more than 7000 known species of frogs are grouped in distinct phylogenetic groups, some of which were proposed more than three centuries ago, whereas others have been recognized only more recently (Frost, 2021).

Another popular misconception is that anurans (frogs, toads and treefrogs) are characterized as having a biphasic life cycle with an aquatic larvae and terrestrial adults presenting distinct morphology, ecology and physiology (Gosner, 1960) and a metamorphic process (Duellman & Trueb, 1986; Handrigan & Wassersug, 2007). However, within the order Anura it is estimated that there are more than 1000 species of direct-developing frogs, in which the whole development, from the embryo to the adult-like froglet, takes place inside the egg—grouped into the Neotropical superfamily Brachycephaloidea (see Frost, 2021). In addition, direct development, it seems, has evolved independently several times in Anura (Duellman & Trueb, 1986) and is observed among diverse families in addition to those contained in Brachycephaloidea (Drewry & Jones, 1976; Wake, 1978; Townsend & Stewart, 1985; see also Goldberg *et al.*, 2020 for more examples): Arthroleptidae (Schweiger *et al.*, 2017); Ceratobatrachidae (Alcala, 1962; Narayan *et al.*, 2011); Hemiphractidae (Castroviejo-Fisher *et al.*, 2015;

*Corresponding author. E-mail: gustavcolaco@gmail.com

ANEXO V

Lista de espécimes examinados: EI – Coleção Eugenio Izeckson. RU – Coleção Herpetológica da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. UFMG-AMP – Coleção de Anfíbios da Universidade Federal de Minas Gerais. USNM - Smithsonian Institution, National Museum of Natural History. ZUEC-AMP – Coleção de Anfíbios do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas "Adão José Cardoso."

Girinos

Cycloramphus brasiliensis: RU-GIR 56.

Cycloramphus fuliginosus: CFBH 37886.

Cycloramphus lithomimeticus: RU-GIR 57, RU-GIR 58, RU-GIR 70, RU-GIR 73, RU-GIR 75.

Cycloramphus stejnegeri: USNM 209370.

Thoropa lutzi: ZUEC-AMP 15844.

Thoropa megatympanum: UFMG-GIR 750, UFMG-GIR 887, UFMG-GIR 677, UFMG-GIR 139, UFMG-GIR 556, UFMG-GIR 43, UFMG-GIR 8, UFMG-GIR 532, UFMG-GIR 267, UFMG-GIR 158, UFMG-GIR 252, UFMG-GIR 386.

Thoropa miliaris: RU-GIR 60, RU-GIR 61, RU-GIR 62, RU-GIR 63, RU-GIR 64, RU-GIR 65, RU-GIR 68, RU-GIR 66, RU-GIR 72, RU-GIR 74, RU-GIR 77, RU-GIR 68, RU-GIR 69, RU-GIR 67.

Thoropa petropolitana: MZUSP 80015, ZUEC-AMP 15800, ZUEC/15850.

Thoropa saxatilis: MZUSP 64785.

Thoropa taophora: CFBH 29577, CFBH 9016, CFBH 9037, CFBH 9041, ZUEC-AMP 18999, ZUEC-AMP 19000, ZUEC-AMP 19001, ZUEC-AMP 19002, ZUEC-AMP 19003, ZUEC-AMP 19004, ZUEC-AMP 19005, ZUEC-AMP 19006, ZUEC-AMP 19007, ZUEC-AMP 19008, ZUEC-AMP 19009, ZUEC-AMP 19010, ZUEC-AMP 19011, ZUEC-AMP 19012.

Adultos

Alsodes nodosus: USNM 154202, USNM 154203, USNM 154204.

Atelognathus patagonicus: USNM 154170, USNM 220085, USNM 220086

Batrachyla leptopus: USNM 283230, USNM 283231, USNM 283232, USNM 283233, USNM 283234, USNM 283235, USNM 283236, USNM 283237.

Batrachyla taeniata: USNM 283238, USNM 283239.

Crossodactylus gaudichaudii: RU 204, RU, 205, RU 873, RU 1862, RU, 1863RU 09209, RU 09214, RU 09596

Cycloramphus brasiliensis: USNM 217858, USNM 217860, USNM 217861, USNM 217863, USNM 217864, USNM 217865, USNM 217866.

Cycloramphus carvalhoi: EI 7244, EI 7245, EI 7246, EI 7247, EI 7248, EI 7249, EI 7250

Cycloramphus eleutherodactylus: EI 916, EI 10067, USNM 217899, USNM 217900.

Cycloramphus fuliginosus: USNM 164121, USNM 164122, USNM 217901, USNM 239935, USNM 239936, USNM 284536, USNM 284537, USNM 284538, USNM 284539, USNM 284540, USNM 284541.

Cycloramphus granulatus: USNM 217903, USNM 217904.

Cycloramphus lithomimeticus: RU09698, RU09702, RU09696, RU09703, RU09750, RU09736, RU09737, RU09704, RU09697, RU09746, RU09700, RU09744, RU09745, RU09739, RU09701, RU09740, RU09706, RU09699, RU09738, RU09742, RU09747, RU09748, RU09749, RU09751, RU09743, RU09741

Cycloramphus mirandaribeiroi: USNM 160311, USNM 160318

Cycloramphus ohausi: USNM 217906, USNM 217907, USNM 217910, USNM 217912, USNM 217913, USNM 217914, USNM 217915, USNM, 217916, USNM, 217917.

Cycloramphus parvulus: RU 2038, RU 2210, RU3525, RU 3914

Cycloramphus semipalmatus: USNM 217918, USNM 217920, USNM 217922, USNM 217923, USNM 217924, USNM 217928.

Cycloramphus stejnegeri: USNM 208500, USNM 208501, USNM 208502, USNM 208503, USNM 208504, USNM 209370.
Cycloramphus valae: USNM 229811, USNM 229814, USNM 229816, USNM 229817, USNM 229827.
Eupsophus roseus: USNM 139790, USNM 139791, USNM 154196, USNM 283242.
Hylodes asper: RU 8012, RU 8013
Hylodes phyllodes: RU 1658, RU 3932, RU 5325, RU5326, RU 08997
Hylorina sylvatica: USNM 203849, USNM 203850.
Limnomedusa macroglossa: USNM 341527, USNM 341528, USNM 121355.
Thoropa lutzi: EI 9468, EI 9469, EI 9470, EI 9471, EI 9472, EI 9473, USNM 217817,
Thoropa megalympanum: RU 09621, RU 09622, RU 09623, USNM 218195, USNM 218196, USNM 218197, USNM 218198, USNM 218201,
Thoropa miliaris: RU 8005, RU 8006, RU 8007, RU 8014, RU 8384, RU 09341, RU 09342, RU 09343, RU 09344, RU 09345, RU 09346, RU 09347, RU 09348, RU 09349, RU 09350, RU 09351, RU 09352, RU 09353, RU 09354, RU 09355, RU 09356, RU 09357, RU 09358, RU 09359, RU 09360, RU 09361, RU 09362, RU 09363 RU 09413, RU 09414, RU 09415, RU 09416, RU 09417, RU 09418, RU 09419, RU 09420, RU 09421, RU 09422
Thoropa petropolitana: RU 609, RU 610, RU 611, RU 612, RU 613, USNM 81135, USNM 81136, USNM 96462, USNM 97648, USNM 97649, USNM 164133, USNM 164134, USNM 164135, USNM 164136, USNM 164137, USNM 164138, USNM 208598, USNM 208599, USNM 208600. USNM 208601, USNM 208602, USNM 208603, USNM 208604, USNM 208605, USNM 208606, USNM 208607, USNM 208608, USNM 208609, USNM 208610, USNM 208611, USNM 208612, USNM 208613, USNM 208614, USNM 208615, USNM 208616, USNM 208617, USNM 208618, USNM 208619, USNM 208620, USNM 208621, USNM 208622, USNM 208623, USNM 208624, USNM 208625, USNM 208626, USNM 208627, USNM 208628, USNM 208629, USNM 208630, USNM 208631, USNM 208632, USNM 208633, USNM 208634, USNM 208635, USNM 208636, USNM 208637, USNM 208638, USNM 208639, USNM 208640, USNM 208641, USNM 208642, USNM 208644, USNM 208646, USNM 208647, USNM 208648, USNM 208649, USNM 208650, USNM 208651, USNM 208652, USNM 208653, USNM 208654, USNM 208655, USNM 208656, USNM 208657, USNM 208658, USNM 208659,
Thoropa saxatilis: USNM 245968, USNM 245969, USNM 245970, USNM 245971, USNM 245975, USNM 245976, USNM 245977, USNM 245978, USNM 245979, USNM 245980, USNM 245981, USNM 245982, USNM 245983,
Thoropa taophora: RU 09628, RU 09629 USNM 96812, USNM 129163, USNM 129164, USNM 129165, USNM 129166, USNM 129167, USNM 129168, USNM 129169, USNM 129170, USNM 129171, USNM 129172, USNM 129173, USNM 209318, USNM 209320, USNM 209321, USNM 209322, USNM 209323, USNM 209324, USNM 209326, USNM 209327, USNM 209328, USNM 209329, USNM 209330, USNM 209331, USNM 209332, USNM 209333, USNM 209334, USNM 209335, USNM 209336, USNM 209337, USNM 209338, USNM 209339, USNM 209340, USNM 209341, USNM 209342, USNM 209343, USNM 209344, USNM 209345, USNM 209346, USNM 209347, USNM 209348, USNM 209349, USNM 209350, USNM 209351, USNM 209352, USNM 209353, USNM 209354, USNM 209355, USNM 209356, USNM 209357, USNM 209358.

ANEXO VI

Matriz de caracteres construída no programa *Mesquite 3.5*, utilizada para a inferência filogenética

Taxon \ Character		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	<i>T. bryomantis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
2	<i>T. lutzi</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
3	<i>T. megatypanum</i>	0	1	0	1	0	1	1	2	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
4	<i>T. miliaris</i>	0	1	0	1	0	1	1	2	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
5	<i>T. petropolitana</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	2	1	1	2	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
6	<i>T. saxatilis</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
7	<i>T. taophora</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
8	<i>C. brasiliensis</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	-	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
9	<i>C. carvalhoi</i>	1	1	1	-	0	1	1	2	0	1	1	2	1	0	-	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0
10	<i>C. eleutherodactylus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
11	<i>C. fuliginosus</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	-	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
12	<i>C. granulatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
13	<i>C. lithomimeticus</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	2	1	1	2	1	0	-	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
14	<i>C. mirandaribeiroi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
15	<i>C. ohausi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
16	<i>C. parvulus</i>	1	1	1	-	0	1	1	2	2	1	1	2	?	0	-	1	1	1	?	?	?	0	1	1	1
17	<i>C. semipalmatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
18	<i>C. stejnegeri</i>	1	1	1	-	0	1	1	2	2	1	1	2	1	0	-	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1
19	<i>C. valae</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	-	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0
20	<i>C. gaudichaudii</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	0	0	-	0	?	?	0	0	1	0	0	0	0
21	<i>H. asper</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
22	<i>H. phyllodes</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	0	0	-	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0
23	<i>M. goeldii</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	1	?	0	0	0	1	0	0	0	0
24	<i>A. neuquensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
25	<i>A. nodosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
26	<i>E. emiliopugini</i>	0	0	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	1	0	-	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
27	<i>E. roseus</i>	0	0	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
28	<i>L. macroglossa</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
29	<i>A. patagonicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
30	<i>B. leptopus</i>	?	0	0	0	?	?	?	-	-	0	0	0	0	0	-	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?
31	<i>B. taeniata</i>	0	0	0	0	1	0	0	-	-	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
32	<i>H. sylvatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
33	<i>I. acarpicus</i>	1	0	0	1	0	0	0	-	-	0	0	1	0	0	-	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
34	<i>R. darwinii</i>	1	0	1	-	0	1	0	-	-	0	0	1	0	0	-	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0
35	<i>T. pinguculus</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

		26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Taxon \ Character																										
1	<i>T. bryomantis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
2	<i>T. lutzi</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
3	<i>T. megatympanum</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
4	<i>T. miliaris</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
5	<i>T. petropolitana</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
6	<i>T. saxatilis</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
7	<i>T. taophora</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
8	<i>C. brasiliensis</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
9	<i>C. carvalhoi</i>	1	-	-	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
10	<i>C. eleutherodactylus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
11	<i>C. fuliginosus</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12	<i>C. granulatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
13	<i>C. lithomimeticus</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
14	<i>C. mirandaribeiroi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
15	<i>C. ohausi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
16	<i>C. parvulus</i>	1	-	-	1	-	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
17	<i>C. semipalmatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
18	<i>C. stejneri</i>	1	-	1	0	-	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	2	1	1	1	1	1	1	?	?	1
19	<i>C. valae</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
20	<i>C. gaudichaudii</i>	0	1	?	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	?	1	0	0	0	0	1
21	<i>H. asper</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
22	<i>H. phyllodes</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	0	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1
23	<i>M. goeldii</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	0	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1
24	<i>A. neuquensis</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	?	0	0	0	0	1	0	0	0	-	0	0	0	?
25	<i>A. nodosus</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
26	<i>E. emiliopugini</i>	0	1	1	0	-	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	?	0	?
27	<i>E. roseus</i>	0	1	0	0	-	1	0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	1
28	<i>L. macroglossa</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	3	0	1	0	0	0	-	0	0	0	0
29	<i>A. patagonicus</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
30	<i>B. leptopus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
31	<i>B. taeniata</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	?	?	1	0	0	0	-	0	0	0	2
32	<i>H. sylvatica</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0
33	<i>I. acarpicus</i>	0	1	1	1	-	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0
34	<i>R. darwinii</i>	-	-	1	0	1	1	0	1	1	?	0	0	0	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	0
35	<i>T. pinguiculus</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	?

		51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
Taxon \ Character																										
1	T. bryomantis	2	0	1	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
2	T. lutzi	2	0	1	0	0	1	0	0	0	?	0	?	1	?	0	?	1	?	0	?	0	?	0	?	0
3	T. megatypanum	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
4	T. miliaris	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
5	T. petropolitana	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
6	T. saxatilis	2	1	1	1	1	1	0	0	0	?	0	?	1	?	0	?	1	?	0	?	0	?	0	?	0
7	T. taophora	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
8	C. brasiliensis	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
9	C. carvalhoi	0	-	0	0	0	0	0	0	?	0	?	1	?	0	?	1	?	0	?	0	?	0	?	0	0
10	C. eleutherodactylus	0	-	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	1	?	0	?	1	?	0	?	0	?	0	0
11	C. fuliginosus	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
12	C. granulatus	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
13	C. lithomimeticus	0	-	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
14	C. mirandaribeiroi	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	?	0	0
15	C. ohausi	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
16	C. parvulus	0	-	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
17	C. semipalmatus	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
18	C. stejneri	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
19	C. valae	0	-	0	0	0	0	0	0	?	0	?	1	?	0	?	1	?	0	?	0	?	0	?	0	0
20	C. gaudichaudii	2	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1
21	H. asper	2	-	0	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
22	H. phyllodes	2	?	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
23	M. goeldii	0	-	0	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
24	A. neuquensis	0	1	1	1	0	1	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
25	A. nodosus	0	1	1	1	0	0	0	2	1	?	0	?	1	?	0	?	1	?	0	?	0	?	0	?	0
26	E. emiliopugini	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
27	E. roseus	1	0	1	1	0	0	0	0	?	0	?	0	?	1	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0	0
28	L. macroglossa	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	?	?	?	0	0	0	0	0
29	A. patagonicus	0	0	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
30	B. leptopus	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	B. taeniata	1	0	1	1	0	1	0	0	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0
32	H. sylvatica	1	0	1	1	0	1	0	0	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0
33	I. acarpicus	0	1	1	1	0	1	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
34	R. darwini	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
35	T. pinguius	1	0	1	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0

		76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
Taxon \ Character																										
1	<i>T. bryomantis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	-	1	0	
2	<i>T. lutzi</i>	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	1	0	?	?	0	0	?	?	0	0	-	0	0
3	<i>T. megatypanum</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
4	<i>T. miliaris</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
5	<i>T. petropolitana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	
6	<i>T. saxatilis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	1	0	
7	<i>T. taophora</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	
8	<i>C. brasiliensis</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	0	1	1	
9	<i>C. carvalhoi</i>	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	?	?	?	0
10	<i>C. eleutherodactylus</i>	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	0	0	-	0	0
11	<i>C. fuliginosus</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	0	0	1	
12	<i>C. granulatus</i>	1	1	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	2	0	2	0	0	1
13	<i>C. lithomimeticus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	-	0	1	
14	<i>C. mirandaribeiroi</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	1	1
15	<i>C. ohausi</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1
16	<i>C. parvulus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0
17	<i>C. semipalmatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	
18	<i>C. stejnegeri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	-	0	0
19	<i>C. valae</i>	1	1	?	?	1	1	?	?	1	?	?	?	1	1	?	?	1	1	?	?	0	2	0	0	1
20	<i>C. gaudichaudii</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	0	0
21	<i>H. asper</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	?	?	
22	<i>H. phyllodes</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	1	0
23	<i>M. goeldii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	?	0	
24	<i>A. neuquensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	
25	<i>A. nodosus</i>	2	2	?	?	2	2	?	?	2	2	?	?	2	2	?	?	2	2	?	?	1	?	?	1	1
26	<i>E. emiliopugini</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
27	<i>E. roseus</i>	?	?	1	0	?	?	1	0	?	?	1	0	?	?	1	0	?	?	0	1	0	?	?	0	0
28	<i>L. macroglossa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	2	2	1	1	1	0	1	2	1	0	0	
29	<i>A. patagonicus</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	0	0	
30	<i>B. leptopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	
31	<i>B. taeniata</i>	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	-	0	0
32	<i>H. sylvatica</i>	1	1	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?	1	1	?	?	1	1	?	?	1	2	1	1	0
33	<i>I. acarpicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	
34	<i>R. darwinii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
35	<i>T. pinguculus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	1	?

		101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125		
Taxon \ Character																												
1	T. bryomantis	0	?	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
2	T. lutzii	0	?	0	-	0	1	1	?	1	1	?	?	2	1	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	?	
3	T. megatypanum	0	0	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	2	0	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	1	?	
4	T. miliaris	0	0	0	-	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	2	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	
5	T. petropolitana	0	0	0	-	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	
6	T. saxatilis	0	0	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	2	0	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	1	?
7	T. taophora	0	0	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	2	0	?	?	?	?	?	1	1	0	?	?	?	1	?
8	C. brasiliensis	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	0	?
9	C. carvalhoi	0	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
10	C. eleutherodactylus	0	0	1	0	0	0	0	?	?	0	?	1	1	?	?	1	0	0	1	1	0	?	?	?	0	?	
11	C. fuliginosus	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	?	?	?	?	1	1	0	1	1	0	2	?
12	C. granulatus	0	0	1	0	1	0	0	?	?	0	?	1	1	0	?	1	0	0	1	0	1	1	1	0	?	?	
13	C. lithomimeticus	0	0	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
14	C. mirandaribeiroi	1	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	1	1	0	?	?	?	0	?
15	C. ohausi	1	0	1	0	1	0	0	?	?	0	?	1	1	0	2	1	0	0	1	1	1	1	?	?	0	?	
16	C. parvulus	?	?	1	1	?	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	?	?	?	?	0	1	0	2	
17	C. semipalmatus	1	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	0	0	1	?	?	?	0	?
18	C. stejnegeri	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	2
19	C. valae	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?
20	C. gaudichaudii	0	0	0	-	0	1	1	1	1	0	0	0	2	1	0	0	1	0	?	?	?	?	1	1	1	2	?
21	H. asper	?	?	0	-	?	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	0	1	0	?	?	?	?	1	1	1	1	?
22	H. phyllodes	0	0	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
23	M. goeldii	?	?	0	-	?	1	1	0	0	0	1	1	1	1	2	2	0	0	?	?	?	?	1	1	1	2	?
24	A. neuquensis	?	?	0	-	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?
25	A. nodosus	0	1	0	-	1	?	1	0	0	1	1	1	2	1	?	?	?	?	?	1	0	1	?	0	0	1	?
26	E. emiliopugini	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
27	E. roseus	0	0	0	-	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	2	?	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	?
28	L. macroglossa	0	0	0	-	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	?
29	A. patagonicus	-	0	?	?	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	?	1	1	?	1	0	1	?	?	?	0	1	?
30	B. leptopus	0	0	0	-	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	?	0	1	0	?	?
31	B. taeniata	0	0	0	-	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	0	1	0	?
32	H. sylvatica	-	0	0	-	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	1	1	1	?	?	?	0	?	?
33	I. acarpicus	?	?	?	?	?	1	?	1	0	1	1	0	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
34	R. darwini	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?
35	T. pinguius	1	0	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?