ALBERTO B. CARVALHO

**DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DE UM
ANURO NOVO (LISSAMPHIBIA, TETRAPODA) DO CRETÁCEO
SUPERIOR CONTINENTAL DO BRASIL (FORMAÇÃO
ADAMANTINA, BACIA BAURU) DO MUNICÍPIO DE MARÍLIA (SP)**

São Paulo

2006

ALBERTO B. CARVALHO

DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DE UM
ANURO NOVO (LISSAMPHIBIA, TETRAPODA) DO CRETÁCEO
SUPERIOR CONTINENTAL DO BRASIL (FORMAÇÃO
ADAMANTINA, BACIA BAURU) DO MUNICÍPIO DE MARÍLIA (SP)

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de Doutor em
Ciências, na área de Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Hussam Zaher

São Paulo

2006

FICHA CATALOGRÁFICA

Carvalho, Alberto Barbosa de

Descrição morfológica e posição filogenética de um anuro novo
(Lissamphibia, Tetrapoda) do Cretáceo Superior Continental do Brasil
(Formação Adamantina, Bacia Bauru) do Município de Marília (SP)
116p.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São
Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Anura 2. Fóssil 3. Bacia Bauru 4. Morfologia 5. Filogenia
I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de
Zoologia.

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr. Hussam Zaher

Dedico esse trabalho aos meus pais e minha irmã,
que com seus esforços me permitiram chegar onde cheguei.
E a todos aqueles que puderem de alguma forma usar
esta singela contribuição como semente para trabalhos futuros.

“Somos responsáveis por nossa tragédia e por nossa glória”

Chico Xavier / Emmanuel

AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente ao meu orientador, Dr. Hussam Zaher, pela atenção e orientação dispensadas durante o desenvolvimento deste trabalho.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão de bolsa de doutorado durante o primeiro ano de trabalho (2002 a 2003) e também a FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pela concessão de bolsa de doutorado durante anos de 2003 a 2005 (processo nº 02/07089-2). Sem tais recursos o desenvolvimento deste trabalho estaria comprometido.

À William Roberto Nava, historiador, paleontólogo amador e grande colaborador da Paleontologia Brasileira com seus achados fósseis da cidade de Marília e arredores. Graças ao seu grande entusiasmo, mesmo quando em condições adversas, não poupou esforços para “desenterrar” mais uma parte do quebra-cabeça do passado do nosso país. Obrigado por todo apoio e cooperação durante as fases de campo e por nos permitir conhecer os “anfibinhos” de Marília.

Aos professores e funcionários do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da USP (IBUSP), em especial aqueles ligados à pós-graduação, às secretarias e à biblioteca por sua atenção e esclarecimentos de dúvidas referentes a matrículas, disciplinas e consultas a livros. Agradeço ao Eduardo (dermestário, IBUSP) por sua dedicação e cuidado na preparação dos exemplares “secos” utilizados nas análises deste trabalho.

Aos funcionários e docentes do Museu de Zoologia da USP (MZUSP) principalmente da biblioteca pelo auxílio nas consultas de bibliografias. Agradecimentos especiais às técnicas Carolina Castro-Mello (herpetologia) e Luciana Moreira Lobo (paleontologia) pelo apoio durante o levantamento de espécimes na coleção e durante as fases de trabalhos no campo.

Aos amigos de trabalho do MZUSP dos Laboratórios de Herpetologia e Laboratório de Paleontologia: Tatiana (Tati), William (Will), Roberta (Ro), Julia (Ju), Pedro (Bial), Ricardo (Gringo), Paulo (Pirulla), Luciana (Lu Lobo), Marcelo, Maurício (Jesus), Vanessa, Carolina (Carol), Paola e Jane, por todo companheirismo e por compartilhar informações, experiências, aprendizado, dificuldades, sucessos e fracassos. Pelo apoio nos momentos de dúvidas profissionais e também pessoais. Pela ajuda nas dúvidas sobre a tese.

Meus agradecimentos muito especiais à Roberta, Gringo, Pedro, Lu Lobo, Júlia, Edward Hogan (Teddy), Felipe Curcio (Felipão) e William pela imensurável ajuda no fim desta etapa de trabalho, no uso do programa “TNT”, nas sugestões sobre as análises e preparação das figuras, e à Vanessa pelas valiosas sugestões a cerca dos resultados das análises e por compartilhar as aflições de um “fim de tese”. Ao Dr. Paulo C. A. Garcia por sugerir e fornecer referências sobre filogenia de anuros. À Dra. Ana Maria Báez, pelos conselhos durante a elaboração da matriz de caracteres e por compartilhar comigo seu extenso conhecimento sobre anuros fósseis.

Agradeço a todas as pessoas que eu pude ajudar de alguma forma, durante esse tempo. Tenham certeza de que eu fui tão beneficiado quanto vocês, aprendendo, crescendo e evoluindo.

Gostaria de fazer um agradecimento especial ao meu orientador e mentor Dr. Hussam Zaher. Obrigado por toda a confiança depositada em mim, não somente neste trabalho, mas durante o mestrado e nos projetos dos quais tive a honra de participar. Por gerar as situações e oportunidades que acrescentaram ao meu crescimento não só profissional, mas que direta ou indiretamente me permitiram também crescer como indivíduo. Pelos bons momentos no laboratório e também nos trabalhos de campo. E mesmo quando estivemos diante de dificuldades e discussões, nestes momentos eu pude amadurecer. Muito obrigado.

Dizem que não se escolhe a família em que vamos nascer. Acho, em parte, que é verdade. Mas é algo discutível. O fato é que, por escolha ou não, todos temos uma. E eu digo, com muito orgulho, que tenho duas!

Minha primeira família, a biológica, conheci há 32 anos atrás. Meu pai Alberto, minha mãe Ana Maria e minha irmã Luciana. Aquela família que me gerou, me criou, que moldou meu caráter, e me fez o homem que sou hoje. Pais que não mediram esforços para dar uma educação de qualidade aos seus filhos, apesar das muitas dificuldades. Aqueles que hoje, apesar da distância e da saudade, me apóiam e incentivam a continuar meu caminho. Sempre respeitaram minhas decisões e escolhas, sejam elas quais forem. E também sempre estiveram de braços abertos pra me receber, quando minhas escolhas foram infelizes. O fato é que, não fosse por eles, nada disso estaria escrito aqui. Amo muito vocês.

Minha segunda família, conheci há quase quatro anos atrás. Osmir (Urso), Maria José (Jô) e Hugo (Pépe). Coincidência, acaso, destino... não sei. São essas coisas que não se explica, ou melhor, que ainda não somos capazes de explicar. O fato é que essas pessoas me acolheram e me apoiaram como se eu fosse da família desde sempre. Ensinaram-me novamente os valores de uma família, que eu havia esquecido por conta de decepções. Que ficar “sozinho”, vivendo só de “tese” e “museu”, não basta, é pouco. E isso é verdade. Foi também graças ao apoio deles que esse trabalho pode ser finalizado. Amo vocês... muito.

Caso tenha esquecido de citar alguém, me perdoe. Agradeço a todos que de alguma forma, positiva ou negativa, me ajudaram a chegar até aqui.

Tem certas coisas que acontecem na vida da gente que não encontramos explicação na hora. Mas a vida vai explicando... e justificando nossos momentos e nossas atitudes.

ÍNDICE

Agradecimentos	
Resumo	
Abstract	
I. INTRODUÇÃO.....	1
I.1. Objetivos.....	5
II. Breve HISTÓRICO DAS PESQUISAS.....	7
II.1. O clado Lissamphibia.....	8
II.2. Os Pró-Anura.....	9
II.3. O clado Anura.....	11
II.4. O registro Mesozóico de Anura na América do Sul.....	12
III. SEQÜÊNCIA DEPOSICIONAL DA BACIA BAURU E A LOCALIDADE DE MARÍLIA.....	16
IV. MATERIAL E MÉTODOS.....	22
IV.1. Preparação do fóssil de anuro de Marília.....	23
IV.2. Escolha dos materiais de anuros da fauna recente.....	24
IV.3. Preparação dos espécimes de anuros da fauna recente.....	25
IV.4. Nomenclatura.....	30
IV.5. Análise filogenética.....	30
V. RESULTADOS.....	32
V.1. Descrição do material fóssil.....	35
V.1.1. Crânio.....	35
V.1.2. Mandíbula.....	38
V.1.3. Coluna vertebral.....	39
V.1.4. Cintura escapular e membros anteriores.....	41
V.1.5. Cintura pélvica e membros posteriores.....	43
V.2. Análise filogenética.....	44
V.2.1. Descrição das séries de transformação.....	44
V.2.2. Resultados da análise de parcimônia.....	91
VI. DISCUSSÃO E CONCLUSÃO.....	96
VI.1. A posição filogenética do fóssil.....	97
VI.2. Conclusão.....	101
VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	103
APÊNDICE 1 Lista de Figuras	
APÊNDICE 2 Lista do material examinado	
APÊNDICE 3 Tabelas	
APÊNDICE 4 Abreviaturas	

RESUMO

O registro fossilífero de anuros mesozóicos é raro na maioria das bacias sedimentares do mundo. Na América do Sul, esses registros são ainda mais escassos, principalmente no Brasil. Das ocorrências deste grupo nas bacias sedimentares brasileiras, são conhecidos *Arariphrynus placidoi* Leal e Brito 2006, do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, e *Baurubatrachus pricei* Báez e Peri, 1989, Cretáceo Superior da Bacia Bauru.

A Bacia Bauru (*sensu* Fernandes & Coimbra, 1996) teve o início de sua deposição no Cretáceo Superior (Senoniano) e é composta por dois Grupos: Caiuá e Bauru. O clima durante a deposição destes sedimentos era quente e árido/semi-árido, sendo que na porção oriental, o aporte de canais fluviais e uma maior abundância de água, favorecia a presença de elementos da flora e fauna.

Na região do Município de Marília, são encontrados sedimentos da Formação Adamantina, Grupo Bauru, Cretáceo Superior da Bacia Bauru. A descoberta de materiais de anuros fósseis nesta região tem demonstrado um potencial fossilífero muito grande em termos de vertebrados, com uma fauna peculiar, no contexto da Bacia Bauru.

Neste trabalho os materiais de anuros encontrados nos arredores do Município de Marília são descritos. Para testar suas relações com os demais grupos de anuros atuais uma análise filogenética seguindo os princípios da metodologia cladística foi aplicada. Uma matriz de 45 táxons pertencentes a gêneros atuais de diferentes famílias de Anura e 86 caracteres osteológicos foi analisada, resultando em uma única árvore mais parcimoniosa de 582 passos, índice de consistência (CI) de 0,239, índice de retenção (RI) de 0,435.

Como resultado da análise da matriz de caracteres os táxons atuais, embora bem definidos no cladograma, apresentam incongruências com as filogenias morfológicas e moleculares propostas até o momento. Isso ocorre provavelmente devido à falta de uma amostragem mais representativa dos grupos e de caracteres não osteológicos que sustentam alguns clados. Contudo, os conjuntos de caracteres levantados para cada um dos táxons estudados podem ser utilizados em análises comparativas e de identificação osteológica.

No resultado da análise, o anuro fóssil aparece incluso em um clado composto essencialmente por “leptodactílídeos”. Suas relações com os

Eleutherodactylinae (Brachycephalidae *sensu* Frost *et al.*, 2006) também é reforçada devido ao seu posicionamento próximo a representantes deste grupo.

Dessa forma, o anuro fóssil de Marília representa hoje o espécime mais bem preservado entre os leptodactílídeos fósseis da América do Sul, sendo o primeiro fóssil de anuro cretáceo formalmente descrito para o estado de São Paulo e o registro mais antigo de anuro da Bacia Bauru ($\pm$ 83 a 70 m.a.a.).

A presença de um registro mais antigo de Leptodactylidae em sedimentos Cretáceos na América do Sul reforça a hipótese da origem deste grupo neste continente.

ABSTRACT

The fossil record of mesozoic anurans is rare in most sedimentary basins worldwide. In South America, these records are even more scarce, particularly in Brazil. Among the findings of this group in Brazilian basins, there are records of *Arariphrynus placidoi* (Leal and Brito 2006), from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin and *Baurubatrachus pricei* Báez and Peri, 1989, Upper Cretaceous of the Bauru Basin.

The Bauru Basin (*sensu* Fernandes & Coimbra, 1996) deposit began in the Upper Cretaceous (Senonian) and is composed of two Groups: Caiuá and Bauru. The climate during the deposit of these sediments was hot and arid/semi-arid. Moreover, in the eastern areas, the intrusion of streams and rivers and a greater abundance of water favored the presence of fauna and flora.

In the area of the municipality of Marília, are found sediments from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of the Bauru Basin. The finding of anuran fossil material in this region has demonstrated a great potential for fossils regarding vertebrates, with a peculiar fauna within the Bauru Basin context.

In this study, the anuran material found in the nearby areas of the municipality of Marília is described. To test its relations with the other groups of modern anurans, a phylogenetic analysis according to the principles of the cladistic methodology was applied. A matrix of 45 taxa of modern genus of different families of Anura and 86 osteological characters was analyzed. This resulted in a single, more parsimonious tree with 582 steps, consistency index (CI) 0,239, and a retention index (RI) 0,435.

As a result of the analysis of the characters matrix, the modern taxa, although well defined in the cladogram, present inconsistencies with the morphological and molecular phylogenies proposed to date. This most likely occurs due to the lack of a more significant number of samples and of non-osteological characters which support some clades. However, the groups of characters found for each of the taxons studied can be used in comparative analyses and osteological identification.

In the result of the analysis, the anuran fossil appears within the clades "leptodactylids". Its relations with Eleutherodactylinae (*Brachycephalidae sensu*

Frost *et al.*, 2006) are also reinforced due to its position near representatives of this group.

Thus, the anuran fossil from Marília currently represents the most well preserved specimen among the leptodactylid fossils from South America. Moreover, it is the first fossil of cretaceous anuran formally described for the State of São Paulo and the oldest anuran from the Bauru Basin ($\pm$ 83 to 70 m.y.a.).

The presence of an older record of Leptodactylidae in Cretaceous sediment in South America reinforces the hypothesis of this groups origin on this continent.

I. INTRODUÇÃO

I. INTRODUÇÃO

Os Anura são o maior grupo dentro de Lissamphibia, compreendendo 32 famílias, 372 gêneros, com mais de 5200 espécies (*sensu* Frost *et al.*, 2006). Apesar desta grande diversidade de representantes atuais, o registro fóssil é escasso. Das famílias de anuros reconhecidas, apenas cinco possuem representantes fósseis, e dos gêneros conhecidos atualmente, somente 79 são fósseis (Dubois, 2005).

A história evolutiva dos anuros iniciou-se provavelmente durante o Triássico, período no qual aparecem os primeiros registros conhecidos de Pró-Anura (Piveteau, 1937; Rage e Roček, 1989; Evans e Borsuk-Bialynicka, 1998; Roček e Rage, 2000). O mais antigo anuro é conhecido dos sedimentos jurássicos da Formação Kayenta, E.U.A.: *Prosalirus bitis* (Shubin e Jenkins, 1995). Na América do Sul, o registro mais antigo é *Vierela herbstii* Reig 1961, da Argentina. O advento dos grandes grupos de anuros ocorreu de fato durante o período Cretáceo, com o aparecimento de representantes de várias famílias conhecidas atualmente (ver detalhes no Capítulo II).

Na América do Sul, as ocorrências de anuros mesozóicos são escassas, tanto no que diz respeito à sua ocorrência geográfica quanto à sua distribuição temporal nos sedimentos (**Figura 1**), fato que não diminui sua importância em termos evolutivos e bioestratigráficos. A maior parte das informações sobre a diversidade de anuros fósseis provém de achados nas regiões mais ao sul da América do Sul (ver Estes e Reig, 1973; Estes e Báez, 1985; Báez e Basso, 1996). Em latitudes mais baixas, as ocorrências de anuros fósseis são ainda mais raras, principalmente em se tratando da Era Mesozóica. No Brasil, apenas o período Cretáceo possui representantes: um anuro indeterminado do Cretáceo

Inferior da Bacia do Araripe (Kellner e Campos, 1986; Maisey, 1991); *Arariphrynus placidoi* Leal e Brito 2006, também do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, *Baurubatrachus pricei* Baéz e Peri 1989, do Cretáceo Superior da Bacia Bauru; e algumas vértebras isoladas atribuídas a anuros por Bertini *et al.* (1993) de localidades no estado de Minas Gerais e São Paulo (ver detalhes no Capítulo II).

Dentre as diversas condições que podem explicar esta carência de materiais fósseis nos sedimentos, principalmente no Brasil, podemos citar: 1- a ausência de condições favoráveis para a preservação de pequenos vertebrados, cujos ossos são mais suscetíveis à ação de fatores diagenéticos e tafonômicos; 2- a falta de busca intensiva no campo, direcionada para a coleta de pequenos vertebrados, com a aplicação de técnicas especiais de peneiramento (“screen washing”); 3- as condições fragmentárias em que alguns fósseis de anuros são encontrados, o que dificulta sua identificação e classificação dentro dos grupos de anuros existentes, já que são poucos os caracteres osteológicos que definem grupos.

Nas últimas décadas, as pesquisas paleontológicas com vertebrados fósseis no Brasil, ganharam impulso com o desenvolvimento de centros de pesquisas já existentes, principalmente no sul e sudeste, e através do surgimento de novos grupos de pesquisa (nas regiões norte e nordeste). Com isso, os trabalhos de campo têm sido intensificados, propiciando uma série de novos achados. Incluem-se nesses achados grupos que até então não haviam sido descritos e aqueles cuja representatividade era limitada a poucos espécimes. Kellner e Campos (1999) fazem um resumo das principais bacias sedimentares brasileiras e seus principais vertebrados fósseis e Kellner (1998) traça um

panorama dos estudos em répteis fósseis encontrados nas bacias sedimentares brasileiras até aquela data.

As descobertas feitas recentemente na Bacia Bauru pela equipe do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo representam um incremento significativo ao ainda escasso corpo de informação sobre a fauna de vertebrados mesozóicos brasileiros.

Com cerca de 370.000 km² de extensão, a Bacia Bauru (*sensu* Fernandes & Coimbra, 1994) representa a maior bacia sedimentar cretácea da América do Sul (Kellner e Campos, 1999). Seus sedimentos afloram nos estados de São Paulo, Minas Gerais, Paraná, Mato Grosso do Sul, Goiás e no nordeste do Paraguai (**Figura 2**). No estado de São Paulo esta bacia apresenta uma extensão de aproximadamente 100.000 km² (Riccomini, 1997). Apesar de sua grande área territorial, o registro fossilífero na Bacia Bauru, principalmente de vertebrados, ainda é deficiente e escasso.

Na região do município de Marília (SP), onde afloram sedimentos da Formação Adamantina, são encontrados, além de *Mariliасuchus* (um notossuquídeo endêmico da região), bioturbações, coprólitos, ovos (?*Mariliасuchus*), bivalves e escamas de peixes (**Figura 3**). Intensas campanhas de coleta nesta região foram realizadas durante os anos de 2001 a 2004 demonstrando que esta região apresentava uma fauna bastante peculiar em relação às demais localidades da Bacia Bauru. Destas expedições resultaram a coleta de dezenas de fragmentos de pequenos vertebrados ainda não identificados, várias escamas de peixes, esqueletos parcialmente completos de *Mariliасuchus* e diversas amostras de rochas contendo partes de anuros semi-articulados e outros fragmentos atribuídos a este grupo. Com exceção de

*Marília**suchus*, nenhum outro vertebrado foi descrito até o momento para esta localidade (ver Carvalho e Bertini, 1999; Zaher *et al.* 2006).

Neste trabalho são estudados os materiais atribuídos ao anuro encontrado em sedimentos mesozóicos da Bacia Bauru, no município de Marília (SP). Parte do material encontra-se articulado ou semi articulado devido ao seu excelente estado de preservação. Esta condição permitiu descrever em detalhes sua anatomia, auxiliando também no levantamento de caracteres osteológicos usados na análise filogenética. Uma hipótese de relação filogenética do fóssil também foi elaborada com o intuito de reconhecer suas afinidades com os demais grupos de anuros atuais.

I.1. Objetivos

A existência de vertebrados fósseis nos afloramentos da região de Marília é uma ocorrência recente, reportada inicialmente nos anos 90. Estas formas, a princípio endêmicas, apresentam um grande potencial informativo, embora apenas uma única espécie foi descrita para aquela localidade até o momento, fato que se deve, também, à falta de um esforço de coleta intensivo naquela área. Os novos materiais recentemente coletados reafirmam a importância paleontológica daquela região tanto no que diz respeito à diversidade e peculiaridade de suas formas viventes quanto ao seu contexto paleoambiental.

A presença de um novo anuro no Cretáceo Superior brasileiro por si só já justifica sua importância, visto que os registros fósseis deste grupo são escassos e não demonstram a real diversidade do grupo durante o Mesozóico do Brasil. Ademais, o excelente estado de preservação do material, bem como o conjunto

de elementos ósseos (crânio, cintura pélvica e cintura escapular), possibilitaram uma análise precisa de suas características.

Dessa forma, este trabalho tem como objetivos principais: 1) a descrição morfológica do material representando um táxon novo de anuro do Cretáceo Superior da Bacia Bauru; e 2) o estudo das suas relações filogenéticas dentro do clado Anura, incluindo membros das famílias Bufonidae, Hylidae e principalmente “Leptodactylidae”, esta última, com base nas comparações preliminares feitas por Carvalho *et al.* (2003, 2004).

II. BREVE HISTÓRICO DAS PESQUISAS

II. BREVE HISTÓRICO DAS PESQUISAS

II.1. O clado Lissamphibia

Lissamphibia corresponde ao “crown-clade” (*sensu* Jefferies, 1986; ver de Queiroz e Gauthier, 1990) formado pelo ancestral comum dos anfíbios atuais e todos os seus descendentes. Os anfíbios atuais englobam os clados Gymnophiona, Urodela e Anura, conhecidos popularmente como cecílias, salamandras e sapos. Apesar de ser tradicionalmente reconhecido como um grupo monofilético, o posicionamento filogenético dos Lissamphibia dentro da irradiação de tetrápodos anamniotas permanece pouco resolvido. Isto se deve provavelmente às profundas diferenças morfológicas e à longa divergência temporal existente entre os seus três grupos e os demais táxons de tetrápodos anamniotas (Frost *et al.*, 2006). Alguns autores (p.ex. Trueb e Cloutier, 1991; Lombard e Sumida, 1992) consideram que os Lissamphibia pertencem a irradiação dos Temnospondyli. Por outro lado, Laurin (1998a, 1998b, 1998c) relaciona os Lissamphibia com um grupo de Lepospondyli. Outros autores ainda consideram os anuros como sendo derivados de temnospondilios enquanto que os gimnofionas e caudados estariam mais relacionados aos Lepospondyli, em um arranjo claramente polifilético (Carroll e Currie, 1975; Carroll *et al.*, 1999; Carroll, 2000a; J.S. Anderson, 2001). Em um trabalho mais recente, os Lissamphibia foram considerados novamente como um grupo monofilético diretamente relacionado ao clado Temnospondyli (Ruta *et al.*, 2003).

O clado Gymnophiona é composto por seis famílias que agrupam 33 gêneros e 173 espécies (Frost *et al.* 2006), para as quais as relações mais

inclusivas encontram-se bem corroboradas (ver Nussbaum e Wilkinson, 1989; Wilkinson e Nussbaum, 1996, 1999; Gower *et al.*, 2002; Wilkinson *et al.*, 2002). Este clado é tido tradicionalmente como o grupo-irmão de Batrachia que inclui por sua vez Caudata, Anura e seus “stem-groups” respectivos (*Karaurus* e *Triadobatrachus*) (Trueb, 1993; Roček e Rage, 2000).

O clado Caudata corresponde ao grupo das salamandras e é composto por 10 famílias, 62 gêneros e 548 espécies. É um grupo de anfíbios caracterizado pela sua acentuada tendência ao pedomorfismo, o que tende a causar problemas de interpretação nas análises morfológicas (Larson *et al.*, 2003; Wiens *et al.*, 2005; Frost *et al.*, 2006).

O clado Salientia é composto pelo “crown-group” Anura e seu “stem-group” *Triadobatrachus* (Milner, 1988; Trueb e Cloutier, 1991). As sinapomorfias que definem o clado Salientia são: presença de um ílio alongado e direcionado anteriormente, 14 vértebras pré-sacrais, dentário sem dentes, presença de um frontoparietal (frontal e parietal fusionados) (Ford e Cannatella, 1993), e ausência do lacrimal e presença de costelas unicapituladas (Trueb e Cloutier, 1991).

II.2. Os Pró-Anura

Triadobatrachus massinoti (Piveteau 1937), apresenta uma morfologia geralmente plesiomórfica, considerada como sendo precursora do plano básico característico dos anuros modernos. O único exemplar existente foi encontrado há cerca de 60 anos atrás em sedimentos do Triássico Inferior de Madagascar (Roček e Rage, 2000). Sua condição de grupo irmão dos anuros tem sido confirmada em diversos trabalhos filogenéticos (Milner, 1988 ; Trueb e Cloutier,

1991 ; Ford e Cannatella, 1993 ; Báez e Basso, 1996, Gao e Wang, 2001). Esta relação é evidenciada principalmente pelos caracteres cranianos, como na presença de um frontoparietal, ausência de dentes, etc. A presença de um ílio projetado anteriormente reforça a hipótese de relação de parentesco exclusiva com os Anura. Por outro lado, o pós-crânio ainda mantém algumas características plesiomórficas: alto número de vértebras pré-sacrais (14 ao todo), presença de costelas livres, membros anteriores e posteriores de tamanho equivalente (Roček e Rage, 2000). Rage (2006) fornece uma tabela com alguns estados de caracteres encontrados em tetrápodes “típicos”, em *Triadobatrachus* e nos anuros. Além dessas características, Rage (2006) menciona pela primeira vez como uma autapomorfia para *Triadobatrachus* a ausência do processo ventral do pterigóide.

Czatkobatrachus polonicus foi descrito recentemente por Evans e Borsuk-Bialynicka (1998) de depósitos do Triássico Inferior da Polônia. Em termos cronoestratigráficos, *Czatkobatrachus* é aproximadamente 5 milhões de anos mais antigo que *Triadobatrachus*. Este táxon foi descrito com base em vários elementos ósseos desarticulados: vértebras pré-sacrais, incluindo Atlas, vértebras sacral e caudais, um fragmento de ulna, dois ílios, um ísquio (Evans e Borsuk-Bialynicka, 1998) e um escápulo-coracóide (Borsuk-Bialynicka e Evans, 2002). Rage (2006) comenta um problema referente à ocorrência desses ossos desarticulados e sua associação ao táxon *Czatkobatrachus*. Nos sedimentos onde foram encontrados os ossos relacionados a *Czatkobatrachus* são encontrados também temnospondílios. Segundo esse autor (Rage, 2006) alguns dos elementos encontrados poderiam também ser atribuídos a outros táxons, entre eles o escápulo-coracóide e o fragmento de ulna.

Dentre as características derivadas de *Czatkobatrachus*, está a presença de costelas fusionadas a vértebra sacral, possivelmente homólogas a diapófise sacral dos anuros, presença de longos processos transversos nas vértebras pré-sacrais, ausência de costelas no Atlas e presença de um côndilo umeral bem desenvolvido e ossificado.

De acordo com Evans e Borsuk-Bialynicka (1998), *Czatkobatrachus polonicus* representa provavelmente um intermediário entre *Triadobatrachus* e os demais anuros, considerando-se que todos os elementos ósseos encontrados são de fato atribuíveis a *Czatkobatrachus* (Rage, 2006)

Triadobatrachus massinoti e *Czatkobatrachus polonicus* representam até o momento únicos registros fósseis da irradiação mais basal de Salientia. Estes táxons permitem inferir que grupos relacionados aos pró-anuros provavelmente tiveram sua origem durante o Permiano e possuíam uma ampla distribuição geográfica. (Roček e Rage, 2000).

II.3. O clado Anura

Os anuros constituem a grande maioria das espécies de anfíbios vivos e correspondem aos sapos, rãs e pererecas, classificados atualmente em 32 famílias com 372 gêneros e 5227 espécies (Frost *et al.*, 2006).

O “crown-clade” Anura, está bem sustentado através de uma série de sinapomorfias das quais as mais conspícuas são: 1) presença de até nove vértebras pré-sacrais, 2) atlas com centro vertebral simples, 3) presença de urostilo formado a partir da fusão das vértebras caudais, 4) patas posteriores mais longas que as anteriores, 5) rádio e ulna fusionados, 6) tíbia e fíbula fusionados,

7) ossos do tornozelo alongados (tibial e fibular), 8) pré-frontal ausente, 9) elementos hiobrânquiais fusionados (Ford e Cannatella, 1993).

Fósseis mesozóicos de Anura são encontrados na América do Norte, América do Sul, África, Europa e Ásia [ver Roček (2000) para lista de distribuição estratigráfica]. Estes se assemelham aos anuros atuais quanto à sua estrutura esquelética, padrão que se manteve por cerca de 200 milhões de anos sem grandes mudanças significativas. O registro mais antigo de anuro, *Prosalirus bitis* Shubin e Jenkins (1995), provém de sedimentos do Jurássico Inferior da Formação Kayenta, Arizona (E.U.A.) (Roček, 2000).

II.4. O registro Mesozóico de Anura na América do Sul

Na América do Sul, *Vieraella herbstii* representa o registro mais antigo deste continente (Jurássico Inferior). Reig (1961) descreveu o espécime baseado em um exemplar juvenil coletado na Formação Roca Blanca, Província de Santa Cruz, Argentina. Segundo Estes e Reig (1973), *Vieraella* representaria um ancestral estrutural dos Discoglossidae e dos Leiopelmatidae.

Em recente análise, Báez e Basso (1996) fornecem uma revisão morfológica de *Vieraella* e uma análise cladística de Salientia incluindo este fóssil. Suas conclusões não corroboram as propostas feitas por outros autores (Casamiquela, 1965; Estes e Reig, 1973; Duellman e Trueb, 1986). Nenhuma apomorfia foi encontrada para este táxon. *Vieraella* aparece entre os Salientia como grupo mais plesiomórfico, exceto por *Triadobatrachus* (Báez e Basso, 1996).

O Jurássico Superior da América do Sul está representado por *Notobatrachus degiustoi* Reig 1955. O material corresponde a impressões de esqueletos provenientes das Formações La Matilde e La Trabajosa da Província de Santa Cruz (Argentina). É o anuro fóssil mais bem representado pelo grande número de espécimens coletados. Casamiquela (1961) descreve novos materiais de *Notobatrachus* da Laguna del Molino, também na Província de Santa Cruz. Para Estes e Reig (1973), *Notobatrachus* apresenta características que o posicionam na base da irradiação dos Leiopelmatidae.

Em sua revisão dos anuros jurássicos da América do Sul, Báez e Basso (1996) redescrevem *Notobatrachus* e o posicionam como grupo irmão de Anura, ressaltando a presença neste primeiro de diversas plesiomorfias.

No Cretáceo Inferior da América do Sul, os registros de anuros fósseis restringem-se a diversos fósseis encontrados no Membro Crato da Formação Santana, Bacia do Araripe no Ceará (Brasil), e a um pipídeo da Formação Rio Limay da Província de Rio Negro, na Argentina.

Um dos materiais da Bacia do Araripe foi citado por Kellner e Campos (1986). Estes autores fazem referência ao material do Araripe, sem descrever ou fornecer dados sobre sua posição taxonômica. Maisey (1991) figura e descreve artificialmente o mesmo material citado por Kellner e Campos (1986). O material consiste em um esqueleto parcialmente completo e articulado, com aproximadamente 20 mm de comprimento (Maisey, 1991).

Recentemente, *Arariphrynus placidoi* foi descrito para o Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe (Leal e Brito, 2006). Os autores descrevem este gênero através da análise de seis exemplares parcialmente completos e o associa à família “Leptodactylidae” com base, entre outros caracteres, na presença de oito

vértebras pré-sacrais, ausência de costelas, diapófise sacral cilíndrica e articulação sacro-coccigeal bicôndilar.

Báez e Calvo (1990) reportam um possível pipídeo de sedimentos do Cretáceo “Médio” da Patagônia (Argentina). Mais tarde, Báez *et al.* (2000) descrevem este mesmo material em detalhes nomeando-o como *Avitabatrachus uliana*. Este pode ser considerado o registro mais antigo de pipídeo na América do Sul. *Avitabatrachus* provém de sedimentos da Formação Candeleros, noroeste da Patagônia, de idade Albiano-Cenomaniano. Descrito a partir de materiais desarticulados e articulados, este táxon apresenta características relacionadas aos pipídeos, tais como o esquamosal em forma de concha, articulação mandibular ântero-lateral à cápsula ótica e ursotilo fusionado à vértebra sacral (Báez *et al.*, 2000). Autapomorfias deste táxon incluem a presença de projeções parasagittais na metade posterior das cápsulas óticas e processo transversal da última pré-sacral expandido (Báez *et al.*, 2000). Báez *et al.* (2000) posicionam preliminarmente *Avitabatrachus* como grupo irmão de Pipidae.

Reig (1959) descreve um novo pipídeo da Formação Pirgua, Província de Salta (Argentina), do Cretáceo Superior da América do Sul: *Saltenia ibanezi*. Uma revisão mais detalhada do material tipo levou Báez (1981) a definir alguns caracteres que distinguem este táxon dos demais membros da família Pipidae.

No Brasil, o único registro publicado de um anuro no Cretáceo Superior provém da Formação Marília, Bacia Bauru, município de Peirópolis (MG). *Baurubatrachus pricei* foi inicialmente descrito por Báez (1985) e mais tarde nomeado por Báez e Peri (1989). O material compreende um único exemplar, um esqueleto incompleto, porém articulado, que tem como peculiaridade a presença de forte exostose cobrindo boa parte do crânio. Segundo Báez e Peri (1989), a

presença de uma crista dorsal ilíaca bem desenvolvida e vértebras procélicas, entre outros caracteres, posicionam *Baurubatrachus* dentro da família “Leptodactylidae”, com possíveis afinidades com os Ceratophryinae.

Várias vértebras isoladas atribuídas a anuros foram encontradas no Km 24 da rodovia que liga as cidades de Uberaba e Uberlândia, no Triângulo Mineiro (MG), Formação Marília, e em localidade próxima a Santo Anastácio (sudoeste de SP), Formação Adamantina (Berini *et al.*, 2003). Nenhum trabalho sistemático foi feito até o momento com tais materiais que pudessem confirmar sua identificação.

III. SEQÜÊNCIA DEPOSICIONAL DA BACIA BAURU E A LOCALIDADE DE MARÍLIA

III. SEQÜÊNCIA DEPOSICIONAL DA BACIA BAURU E A LOCALIDADE DE MARÍLIA

A seqüência sedimentar neocretácea denominada Bacia Bauru (*sensu* Fernandes e Coimbra, 1996) teve seus estudos e exploração iniciados no começo do século XX. Os estudos de rochas areníticas depositadas sobre uma camada basáltica localizadas no oeste dos estados de São Paulo (Gonzaga de Campos, 1905; Florence, 1907) e do Paraná (Baker, 1923), bem como o estudo dos primeiros achados fósseis por Ihering (1911) marcam os primeiros passos para a compreensão dos processos de formação e evolução desta bacia. Desde então, vários trabalhos de cunho estratigráfico e paleontológico foram publicados na tentativa de compreender essa seqüência deposicional, que passou por diferentes denominações e classificações (ver Almeida e Barbosa, 1953; Barbosa *et al.*, 1970; Washburne, 1930; Arid, 1967; Suguio, 1973; Mezzalira, 1974; Price, 1945, 1950a e b, 1951, 1953, 1955, 1959; entre outros).

Durante toda a década de 80 até a primeira metade da década de 90, os sedimentos cretáceos encontrados principalmente no estado de São Paulo eram considerados como pertencentes aos eventos de deposição do Grupo Bauru, na Bacia do Paraná, embasados nos trabalhos de Soares *et al.* (1980) e Almeida *et al.* (1980). Trabalhos recentes realizados por Fernandes (1992), Coimbra e Fernandes (1994) e Fernandes e Coimbra (1996) consideram que estes eventos de deposição suprabasálticos devam ser considerados como uma unidade tectônica distinta da Bacia do Paraná, definida como por estes autores como Bacia Bauru.

A Bacia Bauru (*sensu* Fernandes & Coimbra, 1994) apresenta uma extensão de aproximadamente 370.000 km², dos quais 100.000 km² estão

distribuídos em território paulista (Riccomini, 1997). Seus sedimentos afloram nos estados de São Paulo, Minas Gerais, Paraná, Mato Grosso do Sul, Goiás e no nordeste do Paraguai (**Figura 2**). É considerada a maior seqüência sedimentar cretácea do Brasil e da América Latina (Kellner e Campos, 1999).

A deposição dos sedimentos da Bacia Bauru iniciou no Cretáceo Superior, em um clima quente, semi-árido a árido nas bordas e chegando a desértico no interior da bacia (Riccomini, 1997; Fernandes e Coimbra, 2000). O intervalo de tempo de deposição se deu entre o Coniaciano-Maastrichtiano (Fernandes e Coimbra, 2000). Este intervalo de tempo foi definido principalmente pela idade atribuída aos fósseis de dinossauros encontrados em suas formações (Huene, 1939); por datações absolutas realizadas em amostras de derrames magmáticos analcimíticos (Analcimitos Taiúva) (Coutinho *et al.*, 1982); e pela correlação com estágios de sedimentação da Bacia de Santos (Pereira e Feijó, 1994). A deposição desta bacia se deu sobre o Grupo São Bento, basicamente constituído pelos derramamentos basálticos da Formação Serra Geral, ocorrido no Jurássico-Cretáceo Inferior, e compreende uma seqüência sedimentar única, composta de depósitos continentais essencialmente arenosos, sendo dividida em dois grupos cronocorrelatos: Grupo Caiuá e Grupo Bauru (Coimbra e Fernandes, 1994; Fernandes e Coimbra, 1996, 2000;).

O Grupo Caiuá está localizado na porção central da Bacia Bauru, abrangendo os estados do Paraná, Mato Grosso do Sul e São Paulo. Este grupo corresponde ao primeiro período de deposição da Bacia Bauru e compreende as formações Rio Paraná, Goio Erê e Santo Anastácio (Fernandes, 1994). Este Grupo é formado por depósitos arenosos, caracterizado por um clima desértico

que determinou a escassez e a baixa diversidade de formas de vida durante aquele período de deposição (Fernandes e Coimbra, 1996; Fernandes, 1998).

O Grupo Bauru é formado por depósitos arenosos, cujo contexto deposicional predominam os sistemas fluviais entrelaçados e meandantes (Fernandes, 1998). Nesta segunda fase de sedimentação da bacia havia uma maior disponibilidade de água, criando um clima semi-árido úmido, o que propiciou um aumento considerável da presença de formas de vida, principalmente nas bordas da bacia e na faixa correspondente ao sistema de drenagem NE-SW (Fernandes e Coimbra, 1996; Fernandes, 1998). Sua idade deposicional ainda é pouco resolvida tendo sido inicialmente definida como Senoniano com base em fósseis de dinossauros encontrados nas Formações Adamantina e Marília (Huene, 1939). Estudos feitos por Dias-Brito *et al.* (2001) com ostracodes propõem um intervalo de tempo entre o Turoniano-Santoniano.

A Formação Marília é considerada de idade Maastrichtiana com base nos materiais de vertebrados fósseis (Fernandes e Coimbra, 2000). Dessa forma, a Formação Adamantina é provavelmente mais antiga que a Formação Marília por esta última estar sobreposta à primeira.

Comparado com a enorme extensão da Bacia Bauru, o seu registro fóssilífero de vertebrados parece inexpressivo e fragmentário. A grande maioria dos achados se concentra nos estratos pertencentes ao Grupo Bauru, principalmente nas Formações Adamantina e Marília onde são encontrados fósseis de Peixes (Holostei, Teleostei, Dipnoi), anfíbios (Anura – *Baurubatrachus pricei*), Testudines (*Roxochelys* e *Bauruemys*), alguns fragmentos ósseos de Squamata (Sauria – *Pristiguana brasiliensis*), Crocodyliformes (*Baurusuchus*, *Peirosaurus*, *Sphagesaurus*, ?*Goniopholis*, *Itasuchus*, *Mariliasuchus*),

Dinossauros (Saurischia e Ornithischia) e um fragmento de mandíbula atribuído a um mamífero (Bertini *et al.*, 1993; Marshall & Sempere, 1993; Kellner e Campos, 1999). Somente os anfíbios, os testudines e os crocodiliformes encontram-se bem representados por exemplares articulados e quase completos (Báez & Perí, 1989; Suárez, 1969, 1999; Carvalho & Bertini, 1999).

Na região do município de Marília, área da qual provêm os materiais de anuros estudados no presente trabalho, afloram sedimentos da Formação Adamantina. Esta formação do Grupo Bauru é caracterizada por arenitos finos, quartizosos, com bioturbações do tipo “skolithos” (Carvalho e Bertini, 1999). A idade atribuída aos sedimentos desta região foi proposta por Carvalho e Bertini (1999), baseados na comparação de *Mariliasuchus amarali* com outros crocodilomorfos do Cretáceo Inferior do Brasil e da Argentina. Segundo esses autores, a sedimentação da Formação Adamantina se deu pelo menos a partir do Coniaciano, idade proposta anteriormente por Lima *et al.* (1986) através da análise de dados palinológicos.

Uma redescrição do afloramento tipo, descrito por Carvalho e Bertini (1999) foi elaborada por Zaher *et al.* (2006) (**Figura 3**).

O afloramento denominado “Estrada Velha” localiza-se em um corte de estrada à esquerda da margem do Rio Peixe, 18 km a sudoeste do município de Marília, seguindo por estrada secundária entre a Marília e Ocaçu (SP). Os sedimentos encontrados neste afloramento compreendem cerca de 1.2 m de argilito marrom compacto a levemente estratificado, um depósito de “loess”, coberto por cerca de 3,7 m de arenito maciço a levemente estratificado de camadas arenosas. As camadas arenosas incluem intercalações decimétricas de laminas descontínuas de xistos intercalados com arenito, que provavelmente

correspondem a lagos rasos efêmeros, e arenitos compactos ou com estratificação cruzada com intraclastos representando respectivamente camadas arenosas e rios efêmeros (depósitos de “wadi”), com depósitos de lagos rasos retrabalhados. Esta associação de fácies é representativa da porção superior da Formação Adamantina sendo típica de desertos periféricos, com chuvas sazonais e inundações restritas em lagos efêmeros.

Juntamente com os restos de anuro descritos neste trabalho, ocorrem restos de *Mariliasuchus*, ovos, ostracodes, escamas ganóides e bioturbações verticais (“skolithos”).

Com base na posição estratigráfica da coluna estudada, na parte superior da Formação Adamantina, e sua relação com a Formação Marília, Zaher *et al.* (2006) admitem uma provável idade Campaniana a Maastrichtiana ($\pm$ 83 a 70 m.a.a.) para os vertebrados encontrados nesta localidade.

IV. MATERIAL E MÉTODOS

IV. MATERIAL E MÉTODOS

IV.1. Preparação do fóssil de anuro de Marília

Dezenas de amostras de rochas foram coletadas do afloramento denominado “Estrada Velha”, do município de Marília (SP). Nas amostras analisadas foram encontrados vestígios e fragmentos de pequenos ossos de vertebrados. A preparação dessas amostras revelou a presença de diversas estruturas ósseas atribuídas a anuros. Preservadas em três dimensões, alguns destes elementos apresentavam-se associados ou articulado, com pouco ou nenhum sinal de quebra ou deslocamento.

Como principal meio de preparação, optou-se pela técnica mecânica para evidenciar as estruturas ósseas das amostras de rochas. Neste processo, o sedimento é retirado manualmente sob lupa com o auxílio de ponteiros, cinzel, agulhas de diversos tamanhos, entre outras ferramentas, seguindo a metodologia de aplicação e segurança proposta por Chaney (1989), May *et al.* (1994), Palmer (1989) e Sohl (1989). Para consolidação dos ossos e realocar eventuais partes quebradas utilizou-se um adesivo a base de cianoacrilato denominado Paraloid B-72. Cabe salientar que todo processo de preparação exigiu cuidado e tempo, em virtude do tamanho, estado de preservação e raridade dos materiais envolvidos neste estudo.

Os materiais em questão estavam envoltos em uma matriz arenítica de grãos finos, pouco cimentada, o que facilitou sua preparação e muito provavelmente a condição tridimensional das estruturas ósseas. Das amostras preparadas, destacam-se um esqueleto quase completo articulado (**Figura 6A e**

6B), parte anterior de outro (**Figura 7**), além de dois crânios incompletos (**Figura 8 e 9**).

IV.2. Escolha dos materiais de anuros da fauna recente

Para a análise e entendimento das características morfológicas dos espécimes fósseis, foram utilizados exemplares da fauna recente de anuros pertencentes à Coleção de Herpetologia – Anfíbios do Museu de Zoologia da USP (MZUSP), que contém mais de 130 mil exemplares, com representantes da maioria das famílias de anfíbios.

Devido à imensa diversidade de anuros atuais, foi necessário definir algumas prioridades e estratégias de escolha dos taxons que seriam empregados nas análises comparativa e filogenética. Desta forma, os táxons utilizados foram escolhidos preferencialmente com base nas semelhanças osteológicas que mais se aproximavam das encontradas no material fóssil. Espécimes com características morfológicas muito especializadas (p.ex. *Pipa*) ou com alto grau de exostose (p.ex. *Bufo*, *Ceratophrys*) não foram incluídos na análise. Além disso, foi dada ênfase na utilização de táxons relacionados à irradiação dos “Leptodactylidae”, seguindo assim as conclusões preliminares emitidas previamente por Carvalho *et al.* (2003, 2004). Esses autores atribuíram ao fóssil uma possível relação com os leptodactilídeos com base em alguns caracteres osteológicos em comum.

Uma lista detalhada com as espécies preparadas e utilizadas nesta análise filogenética, bem como os seus respectivos números de tombo encontra-se no **Apêndice 2**.

IV.3. Preparação dos espécimes de anuros da fauna recente

Grande parte do acervo encontra-se armazenado em meio líquido (etanol 70%), e dessa forma, são necessárias preparações especiais para que as partes ósseas sejam evidenciadas e analisadas.

Dois tipos de preparação foram utilizados: preparação de esqueletos secos utilizando-se larvas de besouros dermestídeos e diafanização. Em ambas preparações, a pele e as vísceras dos espécimes foram retiradas com o auxílio de bisturis e instrumentos de dissecação e guardadas com seus respectivos números de tombo, para estudos futuros ou necessidade de confirmação da identificação. A listagem contendo os materiais preparados encontram-se no **Apêndice 2**.

A técnica de preparação de esqueleto seco (**Figura 4-A, B e C**), baseada no método proposto por Tiemeier (1940), consiste na remoção da musculatura e dos tecidos moles do esqueleto por larvas de besouros dermestídeos. Esta técnica foi aplicada aos exemplares maiores, com crânio maior que 3 cm de comprimento, já que a diafanização destes poderia ocasionar resultados insatisfatórios e mais demorados. Além disso, em espécimes maiores os ossos são mais resistentes e não são destruídos ou removidos de sua posição anatômica pelas larvas dos besouros. Uma desvantagem deste método é que podem ocorrer deformações e deslocamentos de algumas partes ósseas devido ao ressecamento dessas estruturas, podendo assim criar artefatos de preparação no exemplar.

O procedimento para aplicação desta técnica é descrita a seguir:

a) Lavagem e secagem do exemplar: inicialmente o exemplar fixado é lavado em água corrente durante 24 horas para remoção do excesso de

substâncias fixadoras (etanol e formol). O exemplar é então levado a uma estufa de secagem a 37 °C por algumas horas, até que este esteja livre da umidade excessiva, mas não totalmente ressecado.

b) Inclusão do exemplar na colônia de besouros: livre do excesso de umidade, o exemplar é colocado em uma caixa de acrílico e levado para a colônia de besouros dermestídeos, onde suas larvas se encarregarão de comer a carne e limpar os ossos. Em casos onde alguns ossos são muito frágeis, são utilizadas caixas seletivas de acrílico com aplicação de telas milimetradas que selecionam as larvas maiores, permitindo apenas a entrada na caixa de larvas pequenas. Estas são menos “agressivas” e, dessa forma, diminui muito o risco de danos ou destruição das partes ósseas mais delicadas. Na sala ou área onde fica a colônia, a temperatura e a umidade devem ser controladas para que a mesma não venha a declinar e morrer. O tempo de permanência na colônia depende da condição populacional desta e do tamanho do exemplar, entre outros fatores variáveis. De qualquer modo, o acompanhamento diário é imprescindível para obtenção de resultados satisfatórios.

c) Retirada da colônia e limpeza final: quando o exemplar se apresentar livre dos tecidos moles, ele deve ser retirado da colônia e imediatamente acondicionado em uma estufa de secagem com temperatura em torno de 70 °C, para eliminação das larvas que estejam ainda no exemplar, evitando assim infestações externas à sala do dermestário. Caso ainda persista algum tecido muscular no exemplar este deve ser retirado manualmente com o auxílio dos materiais de dissecação e com hipoclorito de sódio diluído a 2,5%.

A diafanização (**Figura 5-A, B e C**) tem como finalidade a coloração das estruturas ósseas e cartilaginosas em vermelho e azul, respectivamente. Esta

técnica foi aplicada aos exemplares de menor porte (comprimento do crânio menor que 3 cm), evitando o risco de perda e destruição de pequenos ossos que pode ocorrer durante a preparação a seco.

Esta técnica permite uma melhor visualização das suturas e forames dos ossos, do caminho percorrido pelos nervos e das áreas cartilaginosas, que na maioria das vezes, não se preservam ou não ficam facilmente visíveis na preparação a seco. Além disso, a diafanização permite manter, de forma mais precisa, os elementos ósseos e cartilaginosos em sua posição anatômica original, sem deslocamento ou desarticulação destes.

O protocolo utilizado para aplicação desta técnica foi o proposto por Taylor & Van Dyke (1985) e Song e Parenti (1995), com adaptações pelo protocolo de Springer & Johnson (2000), substituindo-se o Hdróxido de potássio (KOH) por álcool P.A. na fase de coloração dos ossos com vermelho de alizarina. Algumas modificações foram feitas que permitiram minimizar o tempo de preparação e diminuir o custo dos materiais, sem perda da qualidade do resultado final. O procedimento é descrito a seguir:

a) Lavagem: assim como na preparação a seco, o exemplar fixado e sem a pele, é submetido a um banho em água corrente durante 24 horas para remoção do excesso de substâncias fixadoras (etanol e formol)

b) Coloração das estruturas cartilaginosas: após a lavagem, o exemplar é mergulhado em uma solução de alcian blue por um ou dois dias. A solução é feita dissolvendo 10 mg de alcian blue 8GN em solução de ácido acético P.A. e etanol P.A. na proporção de 2:8. Quando da preparação de exemplares muito jovens ou embriões, esta proporção deve ser de 4:6. Cabe salientar que o espécime deve ser checado dia a dia para verificar se suas cartilagens estão coradas. O tempo

de permanência nesta solução pode variar de espécime para espécime, porém não é recomendada a permanência por tempo excessivo, visto que o ácido acético é descalcificante, e pode acarretar problemas na seqüência da coloração dos ossos e até mesmo desarticulação e destruição do exemplar.

c) Neutralização do ácido e rehidratação: coradas as estruturas cartilaginosas, o exemplar é banhado em etanol P.A. por algumas horas para retirada do excesso de corante azul e neutralização do ácido acético. Em seguida inicia-se o processo de rehidratação do espécime, com intervalos de três horas de banhos em soluções de etanol 95%, 70%, 50% e 30%, nessa ordem. Após esse procedimento, mergulha-se o espécime em três banhos de água destilada com intervalos de troca de três horas cada.

d) Digestão do tecido muscular: este processo tem como objetivo a visualização dos elementos esqueléticos que estão cobertos ou envolvidos pela musculatura. Para isso, o exemplar hidratado é imerso em uma solução de enzimas digestivas sob temperatura de 37 a 40 °C durante alguns dias ou semanas, dependendo do tamanho e gordura contidos neste. A cada três ou quatro dias a solução deve ser trocada, para evitar contaminação por fungos e para verificação do andamento do processo, até que todos ossos e cartilagens estejam bem visíveis. A enzima utilizada neste procedimento foi a pancreatina. A primeira, embora tenha uma ação relativamente mais lenta que a tripsina, apresenta um custo menor, gerando resultados muito satisfatórios quando bem aplicada. Em exemplares com a musculatura mais desenvolvida ou em excesso, sugere-se a injeção da solução de pancreatina na musculatura para uma ação mais efetiva da enzima. Em alguns casos fez-se necessária a remoção de partes da musculatura para que a enzima pudesse agir de forma mais rápida. A solução

de enzima usada neste trabalho foi feita dissolvendo duas colheres de sopa de pancreatina em uma solução tampão de borato de sódio a 30% (3 partes de solução saturada de borato de sódio + 7 partes de água destilada).

e) Lavagem e neutralização da enzima: o próximo passo é mergulhar o exemplar em um recipiente contendo hidróxido de potássio (KOH) a 0,5% por 5 a 10 minutos, para eliminar a ação da enzima e preparar os ossos para a próxima etapa de coloração. A observação nesta fase é primordial de forma a evitar que o KOH aja sobre as partes cartilaginosas já coradas.

f) Coloração dos elementos ósseos: nesta etapa, o exemplar é mergulhado em uma solução de etanol P.A. com alizarina (alizarin red S) durante 24 horas ou até que os ossos estejam vermelhos ou púrpuro-avermelhados. A solução de alizarina é feita adicionando-se aos poucos o corante ao etanol, até que esta apresente uma cor púrpura profundo.

g) Clareamento final e armazenamento: corados os ossos, o exemplar é então lavado em etanol P.A. por 5 a 10 minutos para retirada do excesso de corante alizarina. Em seguida, este é transferido para um recipiente contendo glicerina a 25% que, a cada 24 horas, deverá ser substituída por soluções de glicerina a 50% e 75 %, respectivamente. Após a última solução, o exemplar é colocado em glicerina 100% com uma pequena quantidade de timol e armazenado. A glicerina auxilia na clarificação de alguns tecidos e o timol evita a contaminação e proliferação de fungos.

IV.4. Nomenclatura

A terminologia usada para definir as estruturas esqueléticas analisadas neste trabalho segue basicamente a utilizada em trabalhos como de Trueb (1973), Duellman e Trueb (1986), Trueb e Cloutier (1991) e Sanchiz (1998)

IV.5. Análise filogenética

Para elaboração da hipótese de relação filogenética entre o fóssil em questão e os demais grupos de anuros estudados, foram utilizados somente caracteres osteológicos obtidos a partir da análise direta do material, tanto fóssil como atual. Uma matriz de dados foi gerada através do software NDE versão 0.5.0 (Page, 2001). Dos 86 caracteres utilizados, 54 foram extraídos de dados existentes na literatura (Lynch, 1971; Ardila-Robayo, 1979; Cannatella e Trueb, 1988; Ford, 1989; Duellman e Trueb, 1986; Henrici, 1994; Báez e Basso, 1996; Báez e Trueb, 1997; Mendelson *et al.* 2000; Gao e Wang, 2001; Fabrezzi, 2001; Pramuk, 2002; Verdade, 2005) e os 22 restantes foram adicionados com base nas observações feitas no material fóssil e nos materiais usados na comparação. Alguns caracteres retirados da literatura foram redefinidos para se ajustarem ao universo do estudo.

A metodologia adotada para determinar as relações filogenéticas entre o novo táxon e os demais grupos de Anura foi a Cladística (segundo Hennig, 1966; Nelson e Platnick, 1991; Wiley, 1981; Rieppel, 1988). A análise dos dados seguiu os princípios da parcimônia (Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970). Os estados de

caracteres foram polarizados por meio de comparações com grupos externos (Watrous e Wheeler, 1981; Farris, 1982; Maddison *et al.*, 1984).

Caracteres não informativos para a análise foram excluídos. Todos os caracteres utilizados receberam o mesmo peso. Caracteres multiestados não foram considerados aditivos. Para caracteres não aplicáveis ou desconhecidos, foram usados os símbolos (-) ou (?) respectivamente.

A análise dos dados foi feita pelo programa T.N.T. (Goloboff *et al.*, 2003), através do comando “Tradisional search”, com 1000 réplicas, e com somente uma árvore salva por réplica. As árvores iniciais foram obtidas através do algoritmo “stepwise addition”, com terminais adicionados aleatoriamente. As árvores iniciais foram combinadas usando o algoritmo “branch-swapping” na opção TBR (“tree-bisection reconnection”). As árvores cujos ramos apresentavam comprimento mínimo igual a zero tiveram seus ramos colapsados através da opção “Min. lenght=0”.

V. RESULTADOS

V. RESULTADOS

A seguir encontra-se a descrição do anuro fóssil. Este táxon está sendo considerado como um novo gênero para o Cretáceo Superior da Bacia Bauru pois difere morfológicamente e cronoestratigraficamente de *Baurubatrachus pricei* (Báez e Peri, 1989), único registro de anuro formalmente conhecido para esta bacia.

Os materiais atribuídos a este táxon estão representados por restos ósseos articulados de quatro exemplares. Estes ossos estão preservados de forma tridimensional, apresentando pouca deformação ou deslocamento de seus elementos. A mesma condição tridimensional também pode ser encontrada em alguns fósseis provenientes da mesma localidade (ver Carvalho e Bertini, 1998; Zaher *et al.*, 2006). Alguns dos elementos ósseos preservaram-se em sua posição anatômica original, enquanto que outros sofreram leve deslocamento ou foram totalmente isolados. A matriz rochosa que envolve os fósseis é formada por um arenito de granulação fina, pouco cimentado, o que permitiu uma boa preservação do material, sem que este sofresse grandes alterações diagenéticas.

Os dados morfométricos dos exemplares analisados neste trabalho estão disponíveis no **Apêndice 3 Tabela I**.

SISTEMÁTICA

Salientia Laurenti, 1768

Anura Duméril, 1806

Neobatrachia Reig, 1958

Gênero novo e espécie nova

Holótipo: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP-PV) 25 (**Figura 6A e 6B**) representado por um esqueleto parcialmente completo, com crânio quase completo, oito vértebras pré-sacrais, elementos da cintura escapular e elementos apendiculares anteriores incompletos, vértebra sacral, urostilo, ílio, ísquio, púbis, fêmures, tíbia e fíbula e parte do tibial e fibular.

Espécimes relacionados: MZSP-PV 26 (**Figura 7**): este exemplar representa a região anterior do corpo, em vista ventral, incluindo a cintura escapular e seus elementos, parte proximal dos membros anteriores e região ântero-medial da coluna vertebral. O crânio apresenta-se em vista dorsal e parte da vista ventral, além de fragmentos de elementos mandibulares e do suspensório; MZSP-PV 27 (**Figura 8**): neste exemplar, estão presentes apenas informações sobre o a vista dorsal do crânio e cápsulas óticas; MZSP-PV 28 (**Figura 9**): apresentando a face dorsal do crânio e cápsulas óticas e informações sobre a vista ventral do crânio e paraesfenóide.

Localidade tipo e horizonte: corte de estrada à esquerda da margem do Rio Peixe, 18 km a sudoeste de Marília, seguindo por estrada secundária entre a Marília e Ocaçu (SP) (49°56'45" W, 22°20'32" S); parte sudeste da Bacia Bauru, Formação Adamantina. Cretáceo Superior, provavelmente de idade entre o Campaniano e Maastrichtiano (Zaher *et al.*, 2006).

V.1. Descrição do material fóssil

V.1.1. Crânio

O crânio é pequeno e tão largo quanto longo. Em vista dorsal apresenta um contorno triangular, cordiforme.

Os pré-maxilares estão representados apenas no holótipo pelo elemento do lado direito. Este possui 2,1 mm de comprimento, faltando uma pequena parte da sua extremidade posterior. A *pars facialis* é lisa, sem ornamentações. A forma e o tamanho do processo alar não pôde ser estimado, visto que apenas a base deste processo se preservou. A *pars palatina* não apresenta desenvolvimento de processo palatino. O contato entre o pré-maxilar e o maxilar não pôde ser estimado, visto que o primeiro elemento encontra-se ligeiramente deslocado de sua posição original. O pré-maxilar possui dentes, entretanto, apenas os pedicelos encontram-se preservados.

Os nasais estão preservados no holótipo e estão dispostos obliquamente em relação ao plano sagital do crânio. Não há contato medial entre os dois elementos. Devido a pouca preservação de suas bordas, não foi possível determinar a condição da borda ântero-lateral. Não há evidências de contato entre os nasais e o pré-maxilar. Sua superfície dorsal é lisa, sem ornamentações. Lateralmente, os nasais se projetam através do processo maxilar. A borda posterior do processo maxilar do nasal contribui para a formação de parte da margem anterior da órbita. A extremidade do processo maxilar articula-se com o maxilar, próximo à articulação deste último com o neopalatino.

Os frontoparietais estão fusionados entre si, formando um osso único. Não se observou nenhum indício de sutura entre seus elementos. Dorsalmente,

os frontoparietais apresentam uma ornamentação moderada e irregular. Esta ornamentação assemelha-se a “poças” ou crateras pequenas e rasas, sendo mais conspícuas na região médio-posterior. A fontanela do frontoparietal está ausente. Anteriormente, os frontoparietais cobrem a parte posterior do esfenetimóide. Os frontoparietais apresentam uma pequena expansão supra-orbital pósterolateralmente. A região posterior dos frontoparietais está claramente fusionada às cápsulas óticas e ao exoccipital. Dessa forma, não foi possível definir a presença de expansão póstero-orbital dos frontoparietais.

Os maxilares estão representados apenas no holótipo pelo elemento direito. O comprimento estimado deste elemento é de 8,1 mm. Sua *pars facialis* não apresenta ornamentações, sendo anteriormente mais larga, estreitando-se gradualmente na parte posterior. O contato entre o maxilar e o quadradojugal não pôde ser definido visto que este último osso ou estava ausente ou não se preservou. A *pars dentalis* do maxilar apresenta pedicelos em quase toda sua extensão, estando estes ausentes apenas nos 3 mm finais da extremidade posterior. Nenhum dente completo foi observado. Na altura da região do processo pré-orbital do maxilar, articulam-se o ramo anterior do pterigóide e a extremidade lateral do neopalatino, bem como os processo maxilar dos nasais.

Os proóticos e os exoccipitais estão fusionados numa única peça, formando a cápsula ótica e a região posterior do crânio. Os exoccipitais estão fusionados ventral e dorsalmente, circundando por completo o forame magno. Os côndilos occipitais são bem distintos e estão bem separados entre si, não havendo confluência entre eles (Tipo I) (**Figura 11**).

A columela está sendo atribuída a um pequeno fragmento de osso de formato cilíndrico, considerando-se sua topografia e a pouca deformação que o

fóssil sofreu durante sua preservação. Este osso está localizado próximo ao ramo ótico do esquamosal esquerdo do holótipo. Contudo, seu estado de preservação não nos permite inferir mais sobre sua condição.

O esquamosal é trirradiado, em forma de “T”, delgado e sem ornamentações em sua superfície, estando apenas o elemento esquerdo preservado no holótipo (**Figura 10**). Este está levemente deslocado de sua posição original. O ramo zigomático é curto e delgado, e embora sua extremidade esteja quebrada, este muito provavelmente não alcançava o maxilar. O ramo ótico é curto e delgado. O ramo ventral é longo, delgado e retilíneo.

O neopalatino somente pode ser observado no holótipo através do elemento direito. Apenas a vista dorsal deste osso está visível. Este elemento se apresenta como um osso delgado, e disposto transversalmente em relação à linha sagital do crânio. Este se encontra parcialmente coberto pelo processo lateral do esfenetimóide e pelo processo maxilar do nasal. Sua extremidade lateral contata a *pars palatina* do maxilar na altura do processo pré-orbital.

O esfenetimóide é um osso único, sem ornamentações. Está visível em vista dorsal, sendo poligonal, com forma de diamante. Sua borda posterior está coberta pelos frontoparietais fusionados. A borda anterior do esfenetimóide apresenta um contato com a borda posterior dos nasais porém estes não se sobrepõem ao esfenetimóide. Anteriormente não se observa expansão óssea do esfenetimóide por entre os nasais. Lateralmente, o esfenetimóide apresenta uma expansão que se sobrepõe parcialmente ao neopalatino formando parte da borda anterior da órbita. Esta expansão está ossificada apenas até a metade da região denominada *planum antorbitale*. Em vista ventral o esfenetimóide está presente, sendo um elemento único e sem ornamentações visíveis.

Os pterigóides estão preservados em ambos os lados no holótipo, sendo que o elemento direito apresenta-se pouco deslocado de sua posição original e quase completo. O ramo anterior desse osso é longo, contatando o maxilar na porção ântero-medial da *pars palatina*. O ramo anterior não alcança a região do *planum antorbitale*, na altura do neopalatino. O ramo medial estende-se pela face anterior da cápsula ótica. Apesar de seu leve deslocamento, não existe evidência de contato entre o ramo medial do pterigóide e o paraesfenóide. O ramo posterior é curto e apenas sua extremidade está quebrada, não se estendendo além do limite posterior do crânio.

O paraesfenóide apresenta forma de “T”. Este elemento não está fusionado ao crânio (MZSP-PV 27) (**Figura 13**). As asas laterais do paraesfenóide estão presentes e se estendem sob as cápsulas óticas. Crista ventral da asa do paraesfenóide presente, porém discreta. O processo cultriforme é longo, com suas bordas laterais paralelas e afilando gradualmente na extremidade anterior. A extremidade anterior do processo cultriforme alcança a região do *planum antorbitale*. Processo pósteromedial presente.

V.1.2. Mandíbula

A mandíbula possui elementos representados em ambos os lados no holótipo.

O osso mentomeckeliano está presente e bem ossificado. Apenas o elemento esquerdo está preservado e está deslocado da região da sínfise mandibular. Este elemento encontra-se separado do dentário, que não se preservou.

O dentário está melhor representado pelo elemento do lado direito no holótipo. É um osso delgado, sem ornamentações em sua *pars facialis*. O dentário se sobrepõe à porção anterior do ânguloesplênico cobrindo parte do canal de Meckel. Grande parte deste osso está coberta pelo nasal e pelo neopalatino, estando visível apenas o terço final. A *pars dentalis* do dentário não possui dentes ou pedicelos.

O ânguloesplênico está presente em ambos os lados no holótipo, e é melhor visualizado no lado esquerdo (**Figura 10**). Este osso é delgado e curvo. Sua face lateral apresenta um sulco por onde passa a cartilagem de Meckel. A metade anterior deste osso é coberta pelo dentário, fechando o canal de Meckel. O processo coronóide está presente e bem desenvolvido. Em sua extremidade posterior, o ânguloesplênico apresenta uma expansão lateral, cuja face dorsal se articula com os elementos do suspensório mandibular.

V.1.3. Coluna vertebral

A coluna vertebral, embora esteja fragmentada ao meio, está parcialmente completa no holótipo tendo sido possível precisar o número total de vértebras pré-sacrais. O novo táxon apresenta oito vértebras pré-sacrais procélicas (**Figura 15**) e o arco neural é levemente imbricado, estando uma pequena parte do canal espinhal exposto. No exemplar MZSP-PV 26 a coluna vertebral está representada pela vista ventral das vértebras pré-sacrais, permitindo ver claramente sua condição procélica. Não foram observadas em nenhum dos exemplares costelas livres associadas aos processos transversos das vértebras pré-sacrais. A primeira vértebra pré-sacral, Atlas (Atlantal), não está fusionada a pré-sacral II (**Figura 12**). Esta possui seus cótilos bem definidos e

separados entre si e não apresenta processo transverso. Dorsalmente, observa-se uma pequena expansão posterior – pós-zigapófise – que se articula com a pré-sacral II. A pré-sacral II apresenta os processos transversos longos e delgados, orientados lateralmente. A pré-sacral III também apresenta os processos transversos longos, porém estes são orientados ântero-lateralmente, ocorrendo uma expansão gradativa do processo em direção à extremidade. A pré-sacral IV está fragmentada no holótipo e representada apenas por parte do arco neural e parte dos processos transversos. Nestes últimos, apesar de incompletos, é possível observar uma ligeira expansão do corpo do processo em direção às extremidades. A pré-sacral IV do exemplar MZSP-PV 26 está bem preservada. Seus processos transversos são longos e lateralmente orientados, com discreta expansão de suas extremidades. A pré-sacral V do exemplar MZSP-PV 26 está fragmentada, sem o corpo vertebral, tendo seus processos transversos longos e delgados orientados lateralmente, sem expansão das extremidades. As três vértebras seguintes (V, VI, VII) observadas no holótipo possuem os processos transversos de tamanhos semelhantes e orientados lateralmente. A última vértebra pré-sacral (VIII) possui seus processos transversos de tamanho semelhante aos das vértebras anteriores, porém este está ligeiramente orientado ântero-lateralmente. A vértebra sacral no holótipo possui cerca de 6,6 mm de largura de uma extremidade a outra das diapófises sacrais. Esta vértebra apresenta pré-zigapófises bem distintas que se articulam com as pós-zigapófises da última vértebra pré-sacral. As diapófises sacrais estão orientadas pósterolateralmente e sua extensão é cilíndrica, sem expansão ou dilatação nas extremidades. O urostilo do holótipo é longo, com cerca de 9,7 mm de comprimento. A articulação entre o urostilo e a vértebra sacral é bicôndilar.

Próximo à extremidade anterior, localiza-se o forame por onde passa o nervo espinhal. A crista dorsal do urostilo é bem desenvolvida e em sua face lateral e não se observa nenhum vestígio de processo transversos.

V.1.4. Cintura escapular e membros anteriores

A cintura escapular está melhor representada no exemplar MZSP-PV 26. Esta se apresenta em vista ventral, levemente deslocada para a direita, sendo do tipo arcífera, indicado principalmente pela condição curvada das clavículas.

A clavículas estão bem preservadas e suas extremidades mediais não apresentam expansão. Estas estão sobrepostas devido ao deslocamento durante a fossilização. A extremidade lateral destes elementos está fusionada à escápula e ao coracóide.

Os coracóides apresentam a extremidade lateral expandida e fusionada anteriormente com a clavícula. Estes ossos estão dispostos horizontalmente, com suas extremidades mediais largas com a borda anterior levemente expandida anteriormente. O coracóide esquerdo está levemente deslocado de sua posição original e direcionado posteriormente. Sua extremidade medial está quebrada e posicionada sobre o coracóide direito.

A cavidade glenóide está totalmente ossificada e fechada pela fusão das extremidades laterais da clavícula e do coracóide e pela extremidade proximal da escápula (**Figura 14**).

A escápula direita do exemplar MZSP-PV 26 está quebrada estando preservada apenas sua extremidade proximal. A escápula esquerda do mesmo exemplar é a que melhor representa este elemento. Sua borda anterior é côncava, enquanto que a posterior é retilínea, também observado na escápula

direita do holótipo. Em vista ântero-posterior a escápula apresenta-se curvada. A *pars acromialis* é bem desenvolvida.

Os cleitros não puderam ser analisados no exemplar MZSP-PV 26. No holótipo o cleitro está representado apenas por um fragmento no lado esquerdo. Sua borda anterior é retilínea, entretanto não foi possível definir se este era ou não bifurcado.

As supra-escápulas estão presentes em ambos os lados no exemplar MZSP-PV 26. Estas se apresentam relativamente calcificadas, contudo sua morfologia não pôde ser definida devido ao seu estado fragmentário e a sobreposição de alguns ossos sobre esses elementos.

O úmero esquerdo e direito estão preservados e completos nos exemplares estudados. O úmero apresenta uma *crista ventralis* bem desenvolvida que se estende ligeiramente à diáfise. A *crista medialis* e a *crista lateralis* estão ausentes. O côndilo umeral é único e bem ossificado.

Os ossos rádio e ulna estão preservados em ambos os membros e fusionados entre si numa peça única – o radioulna. A fossa olecraneana é bem profunda e côncava e o processo olecraneano está bem desenvolvido.

Os elementos carpais estão presentes na pata esquerda em vista ventral no holótipo (**Figura 6A e 6B**). Os carpais da pata direita não se preservaram. Devido ao deslocamento e preservação precária desses elementos pouca informação pôde ser obtida. Contudo, a presença desses elementos bem como a ossificação das epífises dos ossos longos, associados a um osso mentomeckeliano ossificado confirmam se tratar, ao menos no caso do holótipo, de um indivíduo adulto. Os quatro metacarpais estão bem preservados na mão esquerda. Estes apresentam suas extremidades quebradas. A mão direita

apresenta apenas três metacarpais fragmentados e sobrepostos entre si. Apenas um fragmento da falange proximal do dedo II da mão esquerda está presente. Nenhuma das patas apresentam informações sobre a morfologia da extremidade das falanges distais.

V.1.5. Cintura pélvica e membros posteriores

A cintura pélvica está bem preservada apenas no holótipo (**Figura 6A e 6B**). Esta está articulada com a coluna vertebral e com os membros posteriores.

Os ílios apresentam uma haste longa e delgada. Sua extremidade anterior se articula com a face ventral da extremidade das diapófises da vértebra sacral. A haste dos ílios possui uma crista dorsal bem desenvolvida, confluyente com a protuberância dorsal, também desenvolvida e levemente orientada lateralmente, localizada próxima à fossa acetabular. Não foi possível definir as suturas entre os ossos da cintura pélvica, estando estes provavelmente fusionados. A fossa acetabular é grande e pouco profunda. Esta apresenta uma expansão acetabular dorsal e ventral desenvolvida.

O púbis está presente e ossificado, porém sua morfologia não pôde ser definida devido a este estar parcialmente incluso no sedimento.

Os fêmures estão presentes e totalmente ossificados no holótipo. O fêmur esquerdo está quebrado e somente a metade anterior está preservada. Ambos os fêmures apresentam uma crista medial conspícua na metade proximal do osso.

A tíbia e a fíbula estão fusionadas entre si formando a tibiofibula. Esta está representada, no holótipo, pelo elemento do lado direito.

O tibial e o fibular estão representados apenas pela extremidade proximal do lado direito no holótipo. Nestes dois ossos, as extremidades proximais estão fusionadas, havendo um espaço entre as diáfises.

V.2. Análise filogenética

V.2.1. Descrição das séries de transformação

São apresentados abaixo o resultado da análise dos exemplares e seus caracteres osteológicos. Os caracteres foram separados em complexos morfológicos e seguem a ordem em que se encontram na matriz de caracteres (1 ao 86) com seus respectivos estados (**Apêndice 3, Tabela II**). Ao lado do nome do caráter encontra-se o índice de consistência e o índice de retenção calculado para cada caráter da árvore encontrada.

Abaixo de cada estado de caráter são listados os estados e os táxons nos quais estes são encontrados. Quando do polimorfismo do caráter, o táxon é listado mais de uma vez. Alguns caracteres foram figurados e encontram-se na Lista de figuras (**Figuras 16 a 83**).

Ossos dérmicos

Nasal

1. Contato entre os elementos: (IC= 0,100; IR= 0,400)

(0) não fusionados com contato medial;

Discoglossus, *Alytes*, *Barycholos*, *Eleutherodactylus*, *Holoaden*, *Ischnocnema*, *Phrynopus*, *Osteocephalus*, *Edalorhina*, *Physalaemus*, *Cycloramphus*, *Zachaeus*, *Dendrophryniscus*, *Cophixalus*, *Hyperolius*, *Rana*.

(1) não fusionados sem contato medial.

Euparkerella, *Flectonotus*, *Gastrotheca*, *Acris*, *Bokermannohyla*, *Hypsiboas*,

Itapotihyla, *Pseudis*, *Agalychnis*, *Phyllomedusa*, *Allophryne*, *Cochranella*, *Hyalinobatrachium*, *Adenomera*, *Hydrolaetare*, *Leptodactylus*, *Lithodytes*, *Rupirana*, *Odontophrynus*, *Rhinoderma*, *Crossodactylus*, *Hylodes*, *Colostethus*, *Dendrobates*, *Epipedobates*, *Thoropa*, *Atelopus*, FÓSSIL.

Na maioria dos anuros, este osso encontra-se dividido em dois elementos paralelos. Assim como o frontoparietal, a morfologia do nasal varia de acordo com o hábito do animal (ver caráter 7). Apenas em *Rhinophrynus* e pipídeos, os nasais estão fusionados entre si, com o frontoparietal e o esfenetímóide (Trueb, 1973).

2. Sobreposição ao esfenetímóide: (IC= 0,111; IR= 0,600)

(0) ausente:

Alytes, *Holoaden*, *Flectonotus*, *Gastrotheca*, *Acris*, *Bokermannohyla*, *Hypsiboas*, *Pseudis*, *Agalychnis*, *Phyllomedusa*, *Centrolenella*, *Cochranella*, *Hyalinobatrachium*, *Leptodactylus*, *Lithodytes*, *Physalaemus*, *Rupirana*, *Rhinoderma*, *Colostethus*, *Dendrobates*, *Epipedobates*, *Cophylaxus*, FÓSSIL.

(1) presente:

Discoglossus, *Barycholos*, *Euparkerella*, *Ischnocnema*, *Phrynopus*, *Itapotihyla*, *Osteocephalus*, *Allophryne*, *Adenomera*, *Edalorhina*, *Hydrolaetare*, *Cycloramphus*, *Odontophrynus*, *Zachaenus*, *Crossodactylus*, *Hylodes*, *Thoropa*, *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Hyperolius*, *Rana*.

(?) Condição desconhecida.

Eleutherodactylus.

A sobreposição do nasal sobre o esfenetímóide ocorre em alguns grupos de anuros. Entretanto essa sobreposição nem sempre cobre por completo o esfenetímóide, deixando o mesmo parcialmente exposto.

3. Contato com os maxilares (modificado de Mendelson *et al.*, 2000 - caráter 34): (IC= 0,167; IR= 0,524)

(0) ausente:

Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Ischnocnema, Acris, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Crossodactylus, Hylodes, Dendrobates, Thoropa, Cophylaxus, Hyperolius.

(1) presente, através do processo maxilar do nasal:

Discoglossus, Euparkerella, Flectonotus, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Hydrolaetare, Cyclorhamphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Colosthetus, Epipedobates, Atelopus, Rana, FÓSSIL.

(2) presente, através de parte ou toda margem lateral do nasal.

Holoaden, Phrynopus, Dendrophryniscus.

O contato entre o nasal e o maxilar pode ocorrer através do processo maxilar do nasal (estado 1) que contata o processo pré-orbital do maxilar ou através do contato total ou parcial da borda lateral do nasal (estado 2) com o limite dorsal da *pars facialis* do maxilar. A ausência de contato ocorre independentemente da presença dos demais processos acima referidos.

Frontoparietal

4. Crista parasagital (de Verdade, 2005 – caráter 17): (IC= 0,500; IR= 0,667)

(0) ausente:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca; Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Odontophrynus, Rhinoderma, Crossodactylus, Hylodes, Colosthetus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophylaxus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(1) presente.

Hydrolaetare, Leptodactylus, Cycloramphus, Zachaenus.

As cristas parasagittais variam entre os grupos, variando também intra-especificamente (Verdade, 2005). Segundo Burton (1986 *apud* Verdade, 2005) a presença destas cristas está relacionada ao desenvolvimento desproporcional dos músculos adutores da mandíbula que comprimem o frontoparietal durante a ontogenia.

5. Contato entre os elementos: (IC= 0,200; IR= 0,273)

(0) Elementos parelhados (não fusionados, próximos ou afastados;

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Ischnocnema, Phrynopus, Gastrotheca, Acris, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Crossodactylus, Hylodes, Colosthetus, Epipedobates, Cophylaxus, Hyperolius, Rana.

(1) Elementos em contato ou fusionados medialmente na região posterior do osso;

Holoaden, Flectonotus, Bokermannohyla, Hypsiboas, Agalychnis, Phyllomedusa, Rupirana, Zachaenus, Dendrobates, Thoropa.

(2) Elementos completamente fusionados entre si medialmente

Allophryne, Hydrolaetare, FÓSSIL.

(?) Condição desconhecida.

Dendrophryniscus, Atelopus.

O frontoparietal é um osso composto, formado a partir da fusão entre o frontal e o parietal, que cobre o condrocrânio dorsalmente. A maioria dos anuros apresenta o frontoparietal parelhado ou parcialmente fusionado na sua extremidade mais posterior. Em Rhinophrynidae e alguns Brachycephalidae os frontoparietais são únicos no estágio adulto, não apresentando nenhuma indicação da sutura entre os dois elementos (Trueb, 1973). Todos os pipóideos apresentam o frontoparietal único (Cannatella e Trueb, 1988). A fusão entre os

elementos do frontoparietal pode ser considerada uma especialização entre os anuros (Trueb, 1973).

6. Contato com o nasal: (IC= 0,400; IR= 0,500)

(0) ausente:

Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Holoaden, Ischnocnema, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Odontophrynus, Rhinoderma, Crossodactylus, Hylodes, Colosthetus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophylaxus, Rana, FÓSSIL.

(1) presente em toda a extremidade anterior dos elementos:

Euparkerella, Cycloramphus, Zachaenus, Hyperolius.

(2) presente apenas nas extremidades ântero-laterais dos elementos.

Discoglossus, Phrynopus, Osteocephalus.

A região anterior do frontoparietal pode ou não contatar a borda posterior do nasal. O amplo contato entre esses ossos (estado 1) em geral ocorre em função do alto grau de desenvolvimento dos frontoparietais. Nestes casos, é comum que o esfenetimóide esteja totalmente coberto e a fontanela do frontoparietal esteja ausente. O contato parcial entre o frontoparietal e o nasal (estado 2) em geral ocorre em função da presença da fontanela do frontoparietal ampla e/ou da morfologia do nasal.

7. Fontanela: (IC= 0,666; IR= 0,636)

(0) ausente:

Discoglossus, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Ischnocnema, Phrynopus, Gastrotheca, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Allophryne, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus,

Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colosthetus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophylaxus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(1) Presente e ampla;

Alytes, Flectonotus, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Agalychnis, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Thoropa.

(2) Presente e estreita.

Holoaden, Rupirana.

A fontanela do frontoparietal corresponde ao espaço existente entre os elementos desse osso que não se contatam medialmente em indivíduos adultos. Esta característica é variável entre gêneros e espécies, dependendo do sexo, estágio de desenvolvimento do animal e tamanho, onde indivíduos mais jovens e menores apresentam a fontanela mais exposta que indivíduos maiores e mais velhos (Trueb, 1973; Lynch, 1978). Ademais, o padrão de formação dos frontoparietais também está relacionado ao hábito de vida desses animais. Anuros de hábito arborícola (Centrolenidae, p.ex.) apresentam o frontoparietal pouco desenvolvido, com ampla fontanela, enquanto que anuros de hábitos terrícolas apresentam os frontoparietais bem ossificados e fontanela estreita ou ausente. Já os anuros de hábitos fossoriais ou aquáticos possuem o frontoparietal altamente ossificado (Trueb, 1973). Devido a variações apresentadas por este caráter, optou-se em definir os estados como ausente (0) em que não há espaço entre os elementos do frontoparietal ou quando estes estão fusionados, presente e ampla (1) quando existe um amplo espaço entre toda a extensão longitudinal dos elementos; e presente e estreita (2) quando o espaço entre os elementos do frontoparietal é muito pequeno. A ausência da exposição da fontanela sugere uma condição primitiva, sendo observada por exemplo em caudados e em *Triadobatrachus* (Lynch, 1978; Gao e Wang, 2001).

8. Exposição da fenestra craniana: (IC= 0,200; IR= 0,600)

(0) ausente:

Discoglossus, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Ischnocnema, Phrynopus, Gastrotheca, Bokermannohyla, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Allophryne, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophylaxus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(1) presente.

Alytes, Holoaden, Flectonotus, Acris, Hypsiboas, Agalychnis, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Thoropa.

A fenestra craniana é uma abertura dorsal do neurocrânio de formato ovóide, presente em todos os grupos de anuros, variando em alguns casos em tamanho ou posição. A exposição da fenestra craniana está associada à condição do contato medial entre os elementos do frontoparietal. Neste trabalho, optou-se em codificar este caráter como ausente (0) quando toda a extensão da fenestra está coberta pelos frontoparietais e presente (1) quando parte ou toda a fenestra craniana está visível dorsalmente.

9. Expansão supra-orbital: (IC= 0,444; IR= 0,286)

(0) Ausente:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Hypsiboas, Pseudis, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Rhinoderma, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Epipedobates, Thoropa, Cophylaxus, Hyperolius, Rana.

(1) Presente na região anterior do osso:

Bokermannohyla, Agalychnis, Phyllomedusa, Dendrobates.

(2) Presente na região medial do osso;

Edalorhina, Zachaenus.

(3) Presente na região posterior do osso;

Odontophrynus, Atelopus, FÓSSIL.

(4) Presente em toda extensão do osso;

Itapotihyla, Osteocephalus.

(?) Condição desconhecida;

Dendrophryniscus.

A expansão supra-orbital ou borda do frontoparietal corresponde a um prolongamento do osso frontoparietal sobre a região orbital. Esta é mais bem observada em vista ventral e seu posicionamento ao longo do frontoparietal varia entre os grupos analisados. Provavelmente a presença desta borda pode estar relacionada a um aumento da ossificação dos ossos dérmicos (no caso, frontoparietal).

10. Expansão póstero-orbital: (IC= 0,250; IR= 0,333)

(0) ausente;

Alytes, Acris, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Lithodytes, Hylodes, Rana, FÓSSIL.

(1) Presente, cobrindo toda a cápsula ótica;

Dendrophryniscus.

(2) Presente e discreta, restrita ao limite da eminência epiótica.

Discoglossus, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Adenomera, Hydrolaetare, Leptodactylus, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Colosthetus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Cophylaxus, Hyperolius.

Na maioria dos anuros a região posterior do frontoparietal não se expande

(estado 0) ou se projeta lateralmente até o limite da eminência epiótica do proótico (estado 3). Em alguns grupos, o frontoparietal projeta-se sobre as cápsulas óticas cobrindo-as parcialmente (estado 1) ou totalmente (estado 2), chegando a contatar o ramo ótico do esquamosal. A presença de dessa expansão ocorre em caudatos basais (Gao e Wang, 2001), *Triadobatrachus* (Rage e Roček, 1989), em *Prosalirus* (Jenkins e Shubin, 1998) e em *Notobatrachus* (Báez e Basso, 1996), podendo ser considerada uma condição primitiva.

11. Fusão com os proóticos: (IC= 0,500; IR= 0,0)

(0) ausente:

Discoglossus, *Barycholos*, *Eleutherodactylus*, *Euparkerella*, *Holoaden*, *Ischnocnema*, *Phrynopus*, *Flectonotus*, *Gastrotheca*, *Bokermannohyla*, *Hypsiboas*, *Itapotihyla*, *Osteocephalus*, *Pseudis*, *Agalychnis*, *Phyllomedusa*, *Cochranella*, *Centrolenella*, *Hyalinobatrachium*, *Adenomera*, *Edalorhina*, *Hydrolaetare*, *Leptodactylus*, *Lithodytes*, *Physalaemus*, *Rupirana*, *Cycloramphus*, *Odontophrynus*, *Rhinoderma*, *Zachaenus*, *Crossodactylus*, *Hylodes*, *Colosthetus*, *Dendrobates*, *Epipedobates*, *Thoropa*, *Dendrophryniscus*, *Cophylaxus*, *Hyperolius*, *Rana*.

(1) presente:

Allophryne, FÓSSIL.

(?) Condição desconhecida.

Dendrophryniscus.

A extremidade posterior do frontoparietal pode fusionar-se com os proóticos em alguns gêneros de anuros. Esta fusão pode estar diretamente relacionada à taxa de desenvolvimento e do animal, bem como seu hábito de vida.

12. Área de passagem da artéria Occipital (modificado de Mendelson *et al.*,

2000 - caráter 38): (IC= 0,375; IR= 0,167)

(0) passagem externa sobre a cápsula ótica;

Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Rhinoderma, Zachaenus, Hylodes, Colosthetus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Cophylaxus, Hyperolius, Rana.

(1) canal aberto;

Discoglossus, Osteocephalus, Pseudis, Cycloramphus, Crossodactylus, Dendrophryniscus, FÓSSIL.

(2) canal fechado abrindo posteriormente à órbita;

Atelopus.

(3) canal fechado abrindo dentro da órbita.

Odontophrynus.

A disposição da passagem da artéria occipital varia de acordo principalmente ao nível de exostose. Como ocorre entre na maioria dos anuros, a passagem da artéria se dá dorsalmente sobre a cápsula ótica e região pósterolateral dos frontoparietais (estado 0) em indivíduos com pouca ou nenhuma exostose. Em outros casos a passagem se dá através de um canal aberto (estado 1). Em altos graus de exostose, a passagem da artéria é encoberta formando um canal fechado, cuja desembocadura varia de posição (estados 2 e 3).

Neurocrânio

Esfenetímóide

13. Vista dorsal: (IC= 0,250; IR= 0,0)

(0) Elementos fusionados;

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas,

Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colosthetus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Rana, FÓSSIL.

(1) Elementos não fusionados:

Euparkerella, Pseudis, Thoropa, Cophilaus.

(-) Inaplicável.

Hyperolius.

O esfenetímóide é um osso endocondral presente em todos os anuros, envolvendo a região anterior do cérebro. Este elemento está ossificado em alguns grupos, enquanto que em outros se mantêm cartilaginoso, principalmente em espécies de pequeno porte caracterizando uma adaptação neotênica para redução do peso craniano (Trueb, 1973). Em grande parte dos anuros, o limite anterior desse osso está ao nível posterior dos nasais e seu limite posterior limita-se à borda anterior dos frontoparietais. Ontogeneticamente, todos os esfenetímóides passam por uma fase parelhada, conservando-se assim em estágios adultos (estado 1) ou fusionando-se (estado 0) (Trueb, 1973).

14. Vista ventral (de Ford, 1989 - caráter 7): (IC= 0,200; IR= 0,0)

(0) Elementos fusionados:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Holoaden, Phrynopis, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colosthetus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(1) elementos não fusionados.

Euparkerella, Ischnocnema, Pseudis, Thoropa, Cophixalus.

Ver discussão caráter 13.

15. Extensão anterior: (IC= 0,100; IR= 0,100)

(0) não estendendo-se anteriormente:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Holoaden Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Agalychnis, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Hydrolaetare, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Hyperolius, FÓSSIL.

(1) estendendo-se anteriormente:

Euparkerella, Ischnocnema, Pseudis, Thoropa, Cophixalus, Phrynopus, Flectonotus, Osteocephalus, Allophryne, Adenomera, Leptodactylus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Atelopus, Rana.

(?) Condição desconhecida.

Dendrophryniscus.

A extensão anterior do esfenetmóide corresponde ao septo internasal podendo ser cartilaginoso ou ósseo (estado 1) ou não estar presente (estado 0).

16. Porção ventrolateral (modificado de Ford, 1989 - caráter 8): (IC= 0,111; IR= 0,00)

(0) porção não participa da formação do forame óptico:

Discoglossus, Alytes, Eleutherodactylus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Agalychnis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Hydrolaetare, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Colostethus, Epipedobates, Hyperolius, , Euparkerella, Ischnocnema, Pseudis, Thoropa, Cophixalus, Phrynopus, Osteocephalus, Adenomera, Leptodactylus, Rhinoderma, Crossodactylus, Rana, Dendrophryniscus, FÓSSIL.

(1) porção participa da formação da margem anterior do forame óptico;

Barycholos, Holoaden, Phyllomedusa, Lithodytes, Odontophrynus, Hylodes, Flectonotus, Allophryne, Zachaenus.

(?) condição desconhecida.

Dendrobates, Atelopus.

17. Forame orbitonasal (modificado de Cannatella e Trueb, 1988 - caráter 9):
IC= 0,250; IR= 0,250)

(0) forame totalmente envolvido por osso;

Discoglossus, Alytes, Eleutherodactylus, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Agalychnis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Hydrolaetare, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Colostethus, Epipedobates, Hyperolius, Euparkerella, Cophixalus, Phrynopus, Osteocephalus, Adenomera, Leptodactylus, Rhinoderma, Crossodactylus, Rana, Dendrophryniscus, Barycholos, Holoaden, Phyllomedusa, Lithodytes, Odontophrynus, Hylodes, Flectonotus, Allophryne, Zachaenus, Dendrobates, Atelopus.

(1) forame parcialmente envolvido por osso;

Acris, Ischnocnema, Pseudis, Thoropa, FÓSSIL.

18. Planum antorbitale do crânio (Báez e Trueb, 1997 - caráter 4): (IC= 0,500; IR= 0,00)

(0) Planum antorbitale ossificado (ou mineralizado) parcialmente apenas na região medial;

Discoglossus, Alytes, Eleutherodactylus, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Agalychnis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Hydrolaetare, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Colostethus, Epipedobates, Hyperolius, Euparkerella, Cophixalus, Phrynopus, Osteocephalus, Adenomera, Leptodactylus, Rhinoderma, Crossodactylus, Rana, Dendrophryniscus, Barycholos, Holoaden, Phyllomedusa, Lithodytes, Odontophrynus, Hylodes, Allophryne, Zachaenus, Dendrobates, Acris, Ischnocnema, Pseudis, Thoropa, FÓSSIL.

(1) Planum antorbitale totalmente ossificado entre o esfenetimóide e o maxilar.

Flectonotus, Atelopus.

19. Columela: (IC= 0,500; IR= 0,00)

(0) presente:

Discoglossus, Alytes, Eleutherodactylus, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Agalychnis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Hydrolaetare, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Colostethus, Epipedobates, Cophixalus, Phrynopis, Osteocephalus, Adenomera, Leptodactylus, Rhinoderma, Crossodactylus, Dendrophryniscus, Barycholos, Phyllomedusa, Lithodytes, Odontophrynus, Hylodes, Allophryne, Zachaenus, Dendrobates, Acris, Ischnocnema, Pseudis, Thoropa, Flectonotus, Atelopus, FÓSSIL.

(1) ausente:

Euparkerella, Holoaden.

(?) condição desconhecida.

Hyperolius, Rana.

Arcada Maxilar

Pré-maxilar

20. Pré-maxilar, forma do processo alar: (IC= 0,33; IR= 0,200)

(0) delgado, sem expansão lateral:

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Phrynopis, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Itapotihyla, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Physalaemus, Rupirana, Odontophrynus, Rhinoderma, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius.

(1) largo, expandido lateralmente em toda a extensão do processo:

Hypsiboas, Osteocephalus, Lithodytes, Zachaenus.

(2) expandido apenas na extremidade:

Discoglossus, Alytes, Ischnocnema.

(?) condição Desconhecida:

Cycloramphus, *Rana*, FÓSSIL.

21. Pré-maxilar, processo alar: (IC= 0,125; IR= 0,533)

(0) simples:

Physalaemus, *Gastrotheca*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Rupirana*, *Bokermannohyla*, *Agalychnis*, *Itapotihyla*, *Cophixalus*, *Rhinoderma*, *Phrynopus*, *Dendrophryniscus*, *Barycholos*, *Allophryne*, *Acris*, *Pseudis*, *Flectonotus*, *Atelopus*, *Euparkerella*, *Holoaden*, *Hyperolius*, *Hypsiboas*, *Osteocephalus*, *Lithodytes*, *Zachaenus*, *Alytes*, *Discoglossus*.

(1) bifurcado:

Adenomera, *Centrolenella*, *Cochranella*, *Crossodactylus*, *Cycloramphus*, *Dendrobates*, *Edalorhina*, *Eleutherodactylus*, *Hyalinobatrachium*, *Hydrolaetare*, *Hylodes*, *Ischnocnema*, *Leptodactylus*, *Odontophrynus*, *Phyllomedusa*, *Thoropa*.

(?) condição desconhecida.

Rana, FÓSSIL.

22. Pré-maxilar, orientação do processo alar (modificado de Mendelson *et al.*, 2000 - caráter 26): (IC= 0,200; IR= 0,467)

(0) processos alares paralelos:

Acris, *Allophryne*, *Alytes*, *Atelopus*, *Bokermannohyla*, *Cophixalus*, *Dendrophryniscus*, *Flectonotus*, *Gastrotheca*, *Holoaden*, *Hyperolius*, *Hypsiboas*, *Itapotihyla*, *Lithodytes*, *Osteocephalus*, *Phrynopus*, *Physalaemus*, *Rhinoderma*, *Rupirana*, *Adenomera*, *Cycloramphus*, *Edalorhina*, *Hydrolaetare*, *Ischnocnema*, *Leptodactylus*, *Odontophrynus*.

(1) processos alares divergindo lateralmente:

Agalychnis, *Barycholos*, *Colostethus*, *Discoglossus*, *Epipedobates*, *Euparkerella*, *Pseudis*, *Zachaenus*, *Dendrobates*, *Eleutherodactylus*, *Phyllomedusa*.

(2) processos alares paralelos divergindo lateralmente apenas na extremidade distal:

Centrolenella, *Cochranella*, *Crossodactylus*, *Hyalinobatrachium*, *Hylodes*, *Thoropa*.

(?) Condição desconhecida.

Rana, FÓSSIL .

23. Pré-maxilar, processo palatino (modificado de Báez e Basso, 1996 - caráter 9): (IC= 0,33; IR= 0,00)

(0) presente, bem desenvolvido;

Acris, Alytes, Atelopus, Bokermannohyla, Cophixalus, Dendrophryniscus, Flectonotus, Holoaden, Hyperolius, Hypsiboas, Itapotihyla, Lithodytes, Osteocephalus, Phrynopus, Physalaemus, Rhinoderma, Rupirana, Adenomera, Cycloramphus, Edalorhina, Hydrolaetare, Ischnocnema, Leptodactylus, Odontophrynus, Agalychnis, Barycholos, Colostethus, Discoglossus, Epipedobates, Euparkerella, Pseudis, Zachaenus, Dendrobates, Eleutherodactylus, Phyllomedusa, Centrolenella, Cochranella, Hyalinobatrachium, Hylodes, Thoropa, Rana.

(1) presente, discreto ou rudimentar;

Allophryne, Gastrotheca, Crossodactylus.

(?) condição desconhecida.

FÓSSIL.

24. Pré-maxilar, processo maxilar (modificado de Báez e Basso, 1996 - caráter 10): (IC= 0,250; IR= 0,684)

(0) presente, bem desenvolvido, direcionado póstero-medialmente;

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Pseudis, Phyllomedusa, Edalorhina, Physalaemus, Odontophrynus, Rhinoderma, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Cophixalus, Hyperolius.

(1) presente, bem desenvolvido, direcionado posteriormente abraçando medialmente o maxilar;

Adenomera, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Cycloramphus, Zachaenus.

(2) Presente, discreto ou rudimentar.

Discoglossus, Alytes, Flectonotus, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Rupirana, Crossodactylus, Hylodes, Thoropa, Dendrophryniscus, Rana.

(?) condição desconhecida.

Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Allophryne, FÓSSIL.

Maxilar

25. Maxilar, forma da *pars facialis* (de Ford, 1989 - caráter 16): (IC= 0,200; IR= 0,750)

(0) *pars facialis* retangular;

Barycholos, Ischnocnema, Pseudis, Phyllomedusa, Edalorhina, Odontophrynus, Adenomera, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Discoglossus, Alytes, Flectonotus, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Rupirana, Crossodactylus, Hylodes, Thoropa, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, FÓSSIL.

(1) *pars facialis* triangular;

Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Physalaemus, Rhinoderma, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Cophixalus, Hyperolius, Cycloramphus, Zachaenus, Dendrophryniscus, Rana, Allophryne.

26. Maxilar, processo pré-orbital (de Mendelson *et al.*, 2000 - caráter 19): (IC= 0,167; IR= 0,167)

(0) ausente;

Edalorhina; Adenomera; Rupirana; Crossodactylus; Thoropa.

(1) presente, distinto da *pars facialis* (elevado ou separado por um entalhe);

Pseudis, Phyllomedusa, Odontophrynus, Hydrolaetare, Discoglossus, Flectonotus, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Rhinoderma, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Cophixalus, Cycloramphus, Zachaenus, Dendrophryniscus, Rana, Allophryne, FÓSSIL.

(2) presente, não distinto da *pars facialis* (contínuo).

Barycholos, Ischnocnema, Leptodactylus, Lithodytes, Alytes, Hylodes, Acris, Physalaemus, Hyperolius.

27. Maxilar, processo pós-orbital (de Mendelson *et al.*, 2000 - caráter 20): (IC= 0,667; 0,00)

(0) ausente;

Barycholos, Edalorhina, Adenomera, Rupirana, Crossodactylus, Thoropa, Pseudis, Phyllomedusa, Odontophrynus, Hydrolaetare, Flectonotus, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Rhinoderma, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Cophixalus, Cycloramphus, Dendrophryniscus, Rana, Allophryne, Ischnocnema, Leptodactylus, Lithodytes, Alytes, Hylodes, Acris, Physalaemus, Hyperolius,
FÓSSIL.

(1) presente, discreto ou rudimentar;

Eleutherodactylus, Zachaenus.

(2) presente, conspícuo.

Discoglossus.

28. Maxilar, articulação com os pré-maxilares em vista anterior (de Mendelson *et al.*, 2000 - caráter 21): (IC= 0,500; IR= 0,600)

(0) sem sobreposição, dispostos paralelamente;

Thoropa, Rhinoderma, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Dendrophryniscus.

(1) maxilar ligeiramente sobreposto sobre o pré-maxilar;

Barycholos, Edalorhina, Adenomera, Rupirana, Crossodactylus, Pseudis, Phyllomedusa, Odontophrynus, Hydrolaetare, Flectonotus, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Colostethus, Cophixalus, Rana, Allophryne, Ischnocnema, Leptodactylus, Lithodytes, Alytes, Hylodes, Acris, Physalaemus, Hyperolius, Eleutherodactylus, Zachaenus, Discoglossus.

(2) Maxilar amplamente sobreposto sobre o pré-maxilar;

Cycloramphus

(?) Condição desconhecida.

FÓSSIL.

29. Maxilar, expansão da pars palatina (de Ford, 1989 - caráter 18): (IC= 0,250; IR= 0,250)

(0) largura da *pars palatina* do maxilar igual à largura da extremidade lateral da *pars palatina* do pré-maxilar;

Thoropa, *Rhinoderma*, *Dendrobates*, *Epipedobates*, *Atelopus*, *Barycholos*, *Edalorhina*, *Adenomera*, *Crossodactylus*, *Pseudis*, *Phyllomedusa*, *Odontophrynus*, *Hydrolaetare*, *Flectonotus*, *Itapotihyla*, *Osteocephalus*, *Cochranella*, *Centrolenella*, *Hyalinobatrachium*, *Gastrotheca*, *Bokermannohyla*, *Hypsiboas*, *Euparkerella* , *Holoaden*, *Colostethus*, *Cophixalus*, *Leptodactylus*, *Alytes*, *Hylodes*, *Acris*, *Hyperolius*, *Zachaenus*, *Discoglossus*, *Cycloramphus*, FÓSSIL.

(1) largura da *pars palatina* do maxilar menor que a largura da extremidade lateral da *pars palatina* do pré-maxilar;

Dendrophryniscus, *Agalychnis*, *Phrynopus*, *Rana*, *Allophryne*, *Ischnocnema*, *Lithodytes*, *Physalaemus*, *Eleutherodactylus*.

(2) Largura da *pars palatina* do maxilar mais larga que a largura da extremidade lateral da *pars palatina* do pré-maxilar.

Rupirana.

30. Maxilar, processo pterigóide da *pars palatina* (de Ford, 1989 - caráter 19):
(IC= 0,333; IR= 0,600)

(0) presente;

Odontophrynus, *Euparkerella*, *Alytes*, *Zachaenus*, *Discoglossus*, *Cycloramphus*.

(1) ausente.

Thoropa, *Rhinoderma*, *Dendrobates*, *Epipedobates*, *Atelopus*, *Barycholos*, *Edalorhina*, *Adenomera*, *Crossodactylus*, *Pseudis*, *Phyllomedusa*, *Hydrolaetare*, *Flectonotus*, *Itapotihyla*, *Osteocephalus*, *Cochranella*, *Centrolenella*, *Hyalinobatrachium*, *Gastrotheca*, *Bokermannohyla*, *Hypsiboas*, *Holoaden*, *Colostethus*, *Cophixalus*, *Leptodactylus*, *Hylodes*, *Acris*, *Hyperolius*, *Dendrophryniscus*, *Agalychnis*, *Phrynopus*, *Rana*, *Allophryne*, *Ischnocnema*, *Lithodytes*, *Physalaemus*, *Eleutherodactylus*, *Rupirana*, FÓSSIL.

Dentes

31. Dentes no complexo pré-maxilar-maxilar: (IC= 0,333; IR= 0,500)

(0) presentes;

Thoropa, Odontophrynus, Euparkerella, Alytes, Zachaenus, Discoglossus, Cycloramphus, Barycholos, Edalorhina, Adenomera, Crossodactylus, Pseudis, Phyllomedusa, Hydrolaetare, Flectonotus, Itapotihyla, Osteocephalus, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Holoaden, Colostethus, Cophixalus, Leptodactylus, Hylodes, Acris, Hyperolius, Agalychnis, Phrynopus, Rana, Ischnocnema, Lithodytes, Physalaemus, Eleutherodactylus, Rupirana, FÓSSIL.

(1) ausentes;

Rhinoderma, Dendrobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Allophryne.

(?) Condição desconhecida.

Epipedobates.

A presença de dentes pedicelados no maxilar e no pré-maxilar é considerado um estado primitivo, enquanto que a ausência ou modificação da dentição pedicelada é considerada uma especialização (Trueb, 1973).

32. Dentes no complexo pré-maxilar-maxilar, tamanho da coroa (a partir de Fabrezzi, 2001): (IC= 0,200; IR= 0,200)

(0) curta;

Thoropa, Odontophrynus, Euparkerella, Zachaenus, Discoglossus, Cycloramphus, Barycholos, Edalorhina, Crossodactylus, Pseudis, Phyllomedusa, Flectonotus, Itapotihyla, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Holoaden, Leptodactylus, Hylodes, Acris, Hyperolius, Agalychnis, Phrynopus, Ischnocnema, Physalaemus, Eleutherodactylus, Rupirana.

(1) longa;

Adenomera, Hydrolaetare, Osteocephalus, Colostethus, Lithodytes, Epipedobates.

(-) inaplicável;

Cophixalus, Rhinoderma, Dendrobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Allophryne.

(?) condição desconhecida.

Alytes, Rana, FÓSSIL.

33. Dentes no complexo pré-maxilar-maxilar, morfologia da coroa (a partir de Fabrezzi, 2001): (IC= 0,333; IR= 0,500)

(0) monocuspidados;

Phyllomedusa, Agalychnis, Physalaemus, Rupirana, Lithodytes.

(1) bicuspidados;

Thoropa, Odontophrynus, Euparkerella, Zachaenus, Discoglossus, Cycloramphus, Barycholos, Crossodactylus, Pseudis, Flectonotus, Itapotihyla, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Holoaden, Leptodactylus, Hylodes, Acris, Hyperolius, Phrynopus, Ischnocnema, Eleutherodactylus, Adenomera, Hydrolaetare, Osteocephalus, Colostethus, Epipedobates, FÓSSIL.

(-) inaplicável;

Cophixalus, Rhinoderma, Dendrobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Allophryne.

(?) condição desconhecida.

Alytes, Rana, Edalorhina.

34. Quadradojugal (modificado de Mendelson *et al.*, 2000 - caráter 23): (IC= 0,429; IR= 0,00)

(0) ausente;

Flectonotus, Dendrophryniscus, Allophryne.

(1) longo, articulando com o maxilar;

Phyllomedusa, Agalychnis, Physalaemus, Rupirana, Lithodytes, Thoropa, Odontophrynus, Euparkerella, Zachaenus, Discoglossus, Cycloramphus, Barycholos, Pseudis, Itapotihyla, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Holoaden, Leptodactylus, Hylodes, Acris, Hyperolius, Phrynopus, Ischnocnema, Eleutherodactylus, Adenomera, Hydrolaetare, Osteocephalus, Colostethus, Epipedobates, Cophixalus, Edalorhina, Alytes, Rana.

(2) longo, não articulando com o maxilar;

Rhinoderma.

(3) curto, restrito à articulação mandibular, sem contato com o maxilar;

Crossodactylus, Dendrobates, Atelopus.

(?) condição desconhecida.

FÓSSIL.

Suspensório mandibular

Esquamosal

35. Esquamosal, ramo zigomático: (IC= 0,400; IR= 0,250)

(0) ausente ou rudimentar;

Dendrophryniscus, Physalaemus, Dendrobates, Atelopus, FÓSSIL.

(1) presente, não articulando com o maxilar;

Flectonotus, Allophryne, Phyllomedusa, Agalychnis, Rupirana, Lithodytes, Thoropa, Odontophrynus, Euparkerella, Zachaenus, Cycloramphus, Barycholos, Pseudis, Itapotihyla, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hysiboas, Holoaden, Leptodactylus, Hylodes, Acris, Hyperolius, Phrynopus, Ischnocnema, Eleutherodactylus, Adenomera, Hydrolaetare, Osteocephalus, Colostethus, Epipedobates, Cophixalus, Edalorhina, Alytes, Rana, Rhinoderma, Crossodactylus.

(2) presente, articulando com o maxilar.

Discoglossus.

36. Esquamosal, grau de desenvolvimento da placa ótica do ramo ótico

(modificado de Ford, 1989 - caráter 29): (IC= 0,500; IR= 0,00)

(0) placa ótica sobrepondo a margem cartilaginosa da crista parótica;

Flectonotus, Dendrophryniscus, Physalaemus, Dendrobates, Atelopus, Allophryne, Phyllomedusa, Agalychnis, Rupirana, Lithodytes, Thoropa, Odontophrynus, Euparkerella, Zachaenus, Cycloramphus, Barycholos, Pseudis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hysiboas, Leptodactylus, Hylodes, Acris, Hyperolius, Phrynopus, Ischnocnema, Eleutherodactylus, Adenomera, Hydrolaetare, Osteocephalus, Colostethus, Epipedobates, Edalorhina, Rana, Rhinoderma, Crossodactylus, Discoglossus, FÓSSIL.

(1) placa ótica sem sobreposição ou contato com a crista parótica;

Holoaden, Cophixalus, Alytes.

(2) Placa ótica (processo pós-orbital do esquamosal [de Mendelson III et al., 2000]) sobrepondo o proótico sem contato com ossos dérmicos.

Itapotihyla.

37. Esquamosal, morfologia do ramo ventral em vista lateral (modificado de Ford, 1989 - caráter 25): (IC= 0,167; IR= 0,375)

(0) ramo ventral reto:

Flectonotus, Dendrophryniscus, Atelopus, Allophryne, Phyllomedusa, Agalychnis, Lithodytes, Thoropa, Odontophrynus, Euparkerella, Zachaenus, Cycloramphus, Barycholos, Pseudis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Bokermannohyla, Hypsiboas, Leptodactylus, Acris, Hyperolius, Phrynopus, Ischnocnema, Adenomera, Hydrolaetare, Osteocephalus, Edalorhina, Rana, Rhinoderma, Crossodactylus, Discoglossus, Holoaden, Alytes, Itapotihyla, FÓSSIL.

(1) ramo ventral levemente curvo (anteriormente convexo):

Physalaemus, Dendrobates, Rupirana, Gastrotheca, Hylodes, Eleutherodactylus, Colostethus, Epipedobates, Cophixalus.

Pterigóide

38. Pterigóide, morfologia do ramo anterior (de Ford, 1989 - caráter 31): (IC= 0,167; IR= 0,706)

(0) ramo relativamente retilíneo, não curvado lateralmente:

Lithodytes, Odontophrynus, Euparkerella, Zachaenus, Cycloramphus, Barycholos, Leptodactylus, Phrynopus, Ischnocnema, Adenomera, Hydrolaetare, Rana, Discoglossus, Holoaden, Alytes, Rupirana, Gastrotheca, Eleutherodactylus.

(1) ramo curvado lateralmente.

Flectonotus, Dendrophryniscus, Atelopus, Allophryne, Phyllomedusa, Agalychnis, Thoropa, Pseudis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Bokermannohyla, Hypsiboas, Acris, Hyperolius, Osteocephalus, Edalorhina, Rhinoderma, Crossodactylus, Itapotihyla, Physalaemus, Dendrobates, Hylodes, Colostethus, Epipedobates, Cophixalus, FÓSSIL.

39. Pterigóide, extensão do ramo anterior: (IC= 0,500; 0,667)

(0) ramo anterior alcança o *planum antorbitale*:

Odontophrynus, Crossodactylus, Physalaemus, Cophixalus.

(1) ramo anterior não alcança o *planum antorbitale*:

Flectonotus, Lithodytes, Euparkerella, Zachaenus, Cycloramphus, Barycholos, Leptodactylus, Phrynopus, Ischnocnema, Adenomera, Hydrolaetare, Rana, Discoglossus, Holoaden, Alytes, Rupirana, Gastrotheca, Eleutherodactylus, Dendrophryniscus, Atelopus, Allophryne, Phyllomedusa, Agalychnis, Thoropa, Pseudis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Bokermannohyla, Hypsiboas, Acris, Hyperolius, Osteocephalus, Edalorhina, Rhinoderma, Itapotihyla, Dendrobates, Hylodes, Colostethus, Epipedobates, FÓSSIL.

40. Pterigóide, saliência ventral do ramo anterior (de Cannatella e Trueb, 1988

- caráter 14): (IC= 0,250; IR= 0,250)

(0) ausente:

Flectonotus, Lithodytes, Odontophrynus, Crossodactylus, Physalaemus, Cophixalus, Euparkerella, Barycholos, Leptodactylus, Phrynopus, Ischnocnema, Adenomera, Rana, Holoaden, Alytes, Rupirana, Gastrotheca, Eleutherodactylus, Dendrophryniscus, Atelopus, Allophryne, Phyllomedusa, Agalychnis, Thoropa, Pseudis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Bokermannohyla, Acris, Hyperolius, Osteocephalus, Edalorhina, Rhinoderma, Itapotihyla, Dendrobates, Hylodes, Colostethus, Epipedobates, FÓSSIL.

(1) presente.

Zachaenus, Cycloramphus, Hydrolaetare, Discoglossus, Hypsiboas.

41. Pterigóide, ramo ótico (modificado de Mendelson *et al.*, 2000 - caráter 8):

(IC= 0,214; IR= 0,267)

(0) ramo ótico contata a face ânteroventral do proótico ossificado:

Flectonotus, Lithodytes, Odontophrynus, Crossodactylus, Physalaemus, Barycholos, Leptodactylus, Phrynopus, Ischnocnema, Adenomera, Rupirana, Gastrotheca, Eleutherodactylus, Atelopus, Phyllomedusa, Agalychnis, Pseudis,

Cochranella, Centrolenella, Osteocephalus, Edalorhina, Rhinoderma, Hylodes, Zachaenus, Cycloramphus, Hydrolaetare, FÓSSIL.

(1) ramo ótico contata a borda ventrolateral da cápsula ótica ossificada;

Cophixalus, Euparkerella, Rana, Holoaden, Alytes, Dendrophryniscus, Allophryne, Hyalinobatrachium, Bokermannohyla, Acris, Hyperolius, Hysiboas.

(2) ramo ótico contata a face ânteroventral do proótico ossificado e a face ânterolateral da asa do paraesfenóide;

Thoropa, Itapotihyla, Discoglossus.

(3) ramo não articula com a cápsula ótica.

Dendrobates, Colostethus, Epipedobates.

42. *Pars articularis*, posição, em vista lateral, da articulação mandibular em relação aos côndilos occipitais (modificado de Báez e Trueb, 1997 - caráter 10): (IC= 0,400; IR= 0,400)

(0) *pars articularis* lateral aos côndilos occipitais;

Leptodactylus, Phyllomedusa, Agalychnis, Bokermannohyla.

(1) *pars articularis* póstero-lateral aos côndilos occipitais;

Osteocephalus, Hydrolaetare, Itapotihyla.

(2) *pars articularis* ânterolateral aos côndilos occipitais;

Flectonotus, Lithodytes, Odontophrynus, Crossodactylus, Physalaemus, Barycholos, Phrynopus, Ischnocnema, Adenomera, Rupirana, Gastrotheca, Eleutherodactylus, Atelopus, Pseudis, Cochranella, Centrolenella, Edalorhina, Rhinoderma, Hylodes, Zachaenus, Cycloramphus, Cophixalus, Euparkerella, Rana, Holoaden, Alytes, Dendrophryniscus, Allophryne, Hyalinobatrachium, Acris, Hyperolius, Hysiboas, Thoropa, Discoglossus, Dendrobates, Colostethus, Epipedobates, FÓSSIL.

Palato

Vômer

43. Vômer, processo anterior (de Ford, 1989 - caráter 37): (IC= 0,200; IR= 0,00)

(0) presente;

Leptodactylus, *Phyllomedusa*, *Agalychnis*, *Bokermannohyla*, *Osteocephalus*, *Hydrolaetare*, *Itapotihyla*, *Flectonotus*, *Lithodytes*, *Odontophrynus*, *Crossodactylus*, *Physalaemus*, *Barycholos*, *Phrynopus*, *Ischnocnema*, *Adenomera*, *Rupirana*, *Gastrotheca*, *Eleutherodactylus*, *Atelopus*, *Pseudis*, *Cochranella*, *Centrolenella*, *Edalorhina*, *Rhinoderma*, *Hylodes*, *Zachaenus*, *Cycloramphus*, *Cophixalus*, *Dendrophryniscus*, *Acris*, *Hyperolius*, *Hypsiboas*, *Thoropa*, *Discoglossus*, *Dendrobates*, *Colostethus*, *Epipedobates*.

(1) ausente:

Euparkerella, *Rana*, *Holoaden*, *Alytes*, *Hyalinobatrachium*.

(?) Condição desconhecida.

Allophryne, FÓSSIL.

44. Vômer, processo posterior (dentígero) (de Ford, 1989 - caráter 42): (IC= 0,333; IR= 0,667)

(0) presente:

Leptodactylus, *Phyllomedusa*, *Agalychnis*, *Bokermannohyla*, *Osteocephalus*, *Hydrolaetare*, *Itapotihyla*, *Flectonotus*, *Lithodytes*, *Odontophrynus*, *Crossodactylus*, *Physalaemus*, *Barycholos*, *Phrynopus*, *Ischnocnema*, *Adenomera*, *Rupirana*, *Gastrotheca*, *Eleutherodactylus*, *Atelopus*, *Pseudis*, *Cochranella*, *Centrolenella*, *Edalorhina*, *Hylodes*, *Zachaenus*, *Cycloramphus*, *Cophixalus*, *Acris*, *Hypsiboas*, *Thoropa*, *Discoglossus*, *Euparkerella*, *Rana*, *Holoaden*, *Alytes*.

(1) ausente:

Rhinoderma, *Dendrophryniscus*, *Hyperolius*, *Dendrobates*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyalinobatrachium*.

(?) condição desconhecida.

Allophryne, FÓSSIL.

45. Vômer, processo pré-coanal (de Ford, 1989 - caráter 39): (IC= 1,00; IR= 1,00)

(0) presente:

Discoglossus, *Alytes*, *Barycholos*, *Eleutherodactylus*, *Euparkerella*, *Holoaden*, *Ischnocnema*, *Phrynopus*, *Flectonotus*, *Gastrotheca*, *Acris*, *Bokermannohyla*,

Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Cophixalus, Hyperolius.

(1) ausente;

Atelopus, Dendrophryniscus.

(?) condição desconhecida.

Allophryne, Rana, FÓSSIL.

46. Vômer, processo pós-coanal (de Ford, 1989 - caráter 40): (IC= 0,33; IR= 0,00)

(0) presente;

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Cophixalus, Hyperolius.

(1) ausente;

Flectonotus, Hydrolaetare, Dendrophryniscus.

(?) condição desconhecida.

Allophryne, Rana, FÓSSIL.

47. Vômer, presença de estruturas dentígeras (modificado de Ardila-Robayo, 1979 - caráter 61): (IC= 0,200; IR= 0,667)

(0) presentes;

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Centrolenella, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Rupirana, Odontophrynus, Zachaenus, Hylodes, Thoropa, Rana.

(1) ausentes;

Euparkerella, Cochranella, Hyalinobatrachium, Physalaemus, Rhinoderma, Crossodactylus, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius.

(?) condição desconhecida.

Allophryne, Cycloramphus, FÓSSIL.

Neopalatino

48. Neopalatino (sensu Trueb 1993): (IC= 0,182; IR= 0,357)

(0) ausente;

Discoglossus, Alytes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Cophixalus.

(1) presente, elementos pouco separados entre si;

Ischnocnema, Pseudis, Cochranella, Centrolenella, Hydrolaetare, Leptodactylus, Physalaemus, Cycloramphus, Odontophrynus, Thoropa.

(2) presente, elementos amplamente separados entre si;

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Phyllomedusa, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Lithodytes, Rupirana, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Atelopus, Dendrophryniscus, Hyperolius, Rana.

(?) condição desconhecida.

Allophryne, Rhinoderma.

49. Neopalatino, crista ventral (de Mendelson et al., 2000 - caráter 10): (IC= 0,182; IR= 0,308)

(0) ausente

Barycholos, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Acris, Agalychnis, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Physalaemus, Rupirana, Zachaenus, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Hyperolius, Rana.

(1) presente, lisa ;

Eleutherodactylus, Ischnocnema, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Lithodytes, Cycloramphus, Crossodactylus.

(2) presente, levemente ornamentada

Flectonotus, Pseudis, Leptodactylus, Odontophrynus, Hylodes.

(-) Inaplicável:

Discoglossus, Alytes, Cophixalus, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates

(?) condição desconhecida.

Allophryne, Rhinoderma, FÓSSIL.

50. Neopalatino, contato da extremidade lateral com a *pars palatina* do maxilar: (IC= 0,250; IR= 0,250)

(0) presente:

Barycholos, Eleutherodactylus, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Thoropa, Hyperolius, FÓSSIL.

(1) ausente:

Euparkerella, Gastrotheca, Edalorhina, Atelopus, Dendrophryniscus.

(-) Inaplicável:

Discoglossus, Alytes, Cophixalus, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates.

(?) condição desconhecida

Allophryne, Rhinoderma, Rana.

Paraesfenóide

51. Paraesfenóide, fusão com a base do crânio: (IC= 0,250; IR= 0,00)

(0) não fusionado:

Discoglossus, Alytes, Eleutherodactylus, Euparkerella, Ischnocnema, Phrynopus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma,

Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana.

(1) parcialmente fusionado:

Barycholos, Holoaden, Flectonotus, Rupirana, Zachaenus, FÓSSIL.

(2) totalmente fusionado:

Allophryne, Dendrobates.

(?) condição desconhecida.

Epipedobates.

52. Paraesfenóide, processo cultriforme (modificado de Mendelson *et al.*, 2000 - caráter 1): (IC= 0,167; IR= 0,250)

(0) margens relativamente paralelas em toda a extensão do processo com a extremidade terminando abruptamente:

Discoglossus, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Zachaenus, Dendrophryniscus.

(1) margens relativamente paralelas até cerca da metade do processo, alargando-se um pouco e convergindo novamente até terminar em uma extremidade afilada:

Alytes, Phrynopus, Pseudis, Lithodytes, Cycloramphus, Odontophrynus, Crossodactylus, Epipedobates, Thoropa, Hyperolius.

(2) margens relativamente paralelas em toda a extensão do processo, afilando na extremidade:

Barycholos, Ischnocnema, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Phyllomedusa, Hydrolaetare, Leptodactylus, Physalaemus, Rupirana, Rhinoderma, Hylodes, Atelopus, Rana, FÓSSIL.

(3) Margens relativamente paralelas até cerca da metade do processo, alargando-se um pouco e convergindo novamente até terminar abruptamente:

Adenomera, Edalorhina, Colostethus, Cophixalus.

(-) Inaplicável:

Allophryne

(?) condição desconhecida.

Dendrobates.

53. Paraesfenóide, extremidade anterior do processo cultriforme (modificado de Gao e Wang, 2001 - caráter 26): (IC= 0,167; IR= 0,444)

(0) não alcançando a região do *planum antorbitale*:

Discoglossus, Barycholos, Euparkerella, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Epipedobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana.

(1) alcançando a região do *planum antorbitale*:

Alytes, Eleutherodactylus, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Pseudis, Hydrolaetare, Rupirana, Thoropa, FÓSSIL.

(-) Inaplicável:

Allophryne.

(?) condição desconhecida.

Dendrobates.

54. Paraesfenóide, largura total das asas em relação ao comprimento do processo cultriforme (de Ford, 1989 - caráter 47): (IC= 0,154; IR= 0,500)

(0) largura das asas menor que o comprimento do processo cultriforme.

Alytes, Barycholos, Holoaden, Flectonotus, Acris, Centrolenella.

(1) largura das asas aproximadamente igual ao comprimento do processo cultriforme:

Discoglossus, Ischnocnema, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Cochranella, Hyalinobatrachium, Hydrolaetare, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Epipedobates, Thoropa, Dendrophryniscus, Hyperolius, Rana.

(2) largura das asas maior que o , comprimento do processo cultriforme:

Eleutherodactylus, Euparkerella, Phrynopus, Agalychnis, Phyllomedusa, Adenomera, Edalorhina, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Atelopus, Cophixalus, FÓSSIL.

(-) Inaplicável:

Allophryne.

(?) condição desconhecida.

Dendrobates.

55. Paraesfenóide, crista ventral das asas (de Mendelson et al., 2000 - caráter 3): (IC= 0,250; IR= 0,00)

(0) ausente:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Colostethus, Dendrobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana.

(1) presente :

Adenomera, Odontophrynus, Hylodes, FÓSSIL.

(?) condição desconhecida.

Epipedobates.

Mandíbula

56. Ângulo-esplênico, processo coronóide: (IC= 0,67;IR= 0,545)

(0) ausente:

Hyalinobatrachium, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus.

(1) presente e discreto:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Holoaden, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Itapotihyla, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Edalorhina, Leptodactylus, Physalaemus, Odontophrynus, Rhinoderma, Thoropa, Dendrophryniscus, Cophixalus, Rana.

(2) presente e conspicuo, como uma aba ou borda definida.

Euparkerella, Ischnocnema, Phrynopus, Bokermannohyla, Hypsiboas, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Adenomera, Hydrolaetare,

Lithodytes, Rupirana, Cycloramphus, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Hyperolius, FÓSSIL.

Esqueleto axial

Vértebra pré-sacral

57. Vértebra pré-sacral, morfologia do centro vertebral (de Duellman e Trueb, 1986 - pg. 470): (IC= 1,00; IR= 1,00)

(0) Opistocélico:

Discoglossus, Alytes.

(1) Procélico.

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

58. Vértebra pré-sacral, arco neural (de Báez e Basso, 1996 - caráter 32): (IC= 0,125; IR= 0,364)

(0) Imbricado ou levemente imbricado:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius.

(1) não imbricado.

Eleutherodactylus, Ischnocnema, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Rhinoderma, Rana, FÓSSIL.

59. Vértebra pré-sacral, espinha neural: (IC= 0,167; IR= 0,615)

(0) Ausente:

Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Colostethus, Epipedobates, Dendrophryniscus, Hyperolius.

(1) processo espinhoso simples, sagital:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Adenomera, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Dendrobates, Thoropa, Cophixalus, Rana, FÓSSIL.

(?) condição desconhecida.

Atelopus.

60. Vértebra pré-sacral, costelas livres: (IC= 1,00; IR= 1,00)

(0) presentes :

Discoglossus, Alytes.

(1) ausentes:

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

61. Vértebra pré-sacral, morfologia dos cótilos atlântais (segundo Lynch, 1971): (IC= 0,167; IR= 0,167)

(0) amplamente separados - Tipo I:

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella,

Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Lithodytes, Rupirana, Cycloramphus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(1) separados apenas por uma fenda , estreita - Tipo II.

Discoglossus, Alytes, Leptodactylus, Physalaemus, Odontophrynus, Thoropa, Atelopus.

62. Vértebra pré-sacral, fusão entre a pré-sacral I e II (de Duellman e Trueb, 1986 - pg. 470): (IC= 0,500; IR= 0,00)

(0) ausente:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(1) presente:

Cochranella, Rhinoderma.

(?) condição desconhecida.

Atelopus.

63. Vértebra pré-sacral, extremidade lateral do processo transversal da pré-sacral II (de Ford, 1989 - caráter 68): (IC= 0,250; IR= 0,250)

(0) expandida:

Allophryne, Hydrolaetare, Leptodactylus, Hylodes, Hyperolius.

(1) não expandida.

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina,

Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Rana, FÓSSIL.

64. Vértebra pré-sacral, número de vértebras e morfologia dos processos transversos das últimas vértebras pré-sacrais (modificado de Báez e Trueb, 1997 - caráter 37): (IC= 1,00; IR= 1,00)

(0) oito vértebras, sendo quatro vértebras anteriores ao sacro com processos transversos reduzidos:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(1) oito vértebras, sendo cinco vértebras anteriores ao sacro com processos transversos reduzidos:

Itapotihyla, Osteocephalus.

(2) nove vértebras, sendo cinco vértebras anteriores ao sacro com processos transversos reduzidos.

Cochranella.

65. Vértebra pré-sacral, orientação dos processos transversos da última pré-sacral: (IC= 0,200; IR= 0,294)

(0) anteriormente orientadas:

Gastrotheca, Allophryne, Rana.

(1) ântero-lateralmente orientadas:

Discoglossus, Alytes, Holoaden, Acris, Hypsiboas, Phyllomedusa, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Lithodytes, Physalaemus, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Crossodactylus, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, FÓSSIL.

(2) lateralmente orientadas:

Barycholos, Euparkerella, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Bokermannohyla, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Leptodactylus, Rupirana, Zachaenus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates.

(3) póstero-lateralmente orientadas:

Eleutherodactylus.

Vértebra sacral

66. Vértebra sacral, morfologia da diapófise (modificado de Pramuk, 2002 - caráter 39): (IC= 0,286; IR= 0,722)

(0) dilatação moderada: quando o comprimento da dilatação da diapófise é maior que a largura da diapófise e menor ou igual à largura total das diapófises juntas:

Itapotihyla, Atelopus, Dendrophryniscus.

(1) Dilatação discreta: quando a diapófise apresenta ligeira dilatação ou quando o comprimento da dilatação é menor ou igual à largura da diapófise:

Discoglossus, Alytes, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hysiboas, Osteocephalus, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Physalaemus, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Thoropa, Cophixalus, Rana.

(2) sem dilatação ou expansão: quando a diapófise é cilíndrica, sem a extremidade desenvolvida.

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Pseudis, Adenomera, Lithodytes, Rupirana, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Hyperolius, FÓSSIL.

67. Vértebra sacral, margem posterior da diapófise (modificado de Pramuk, 2002 - caráter 40): (IC= 0,600; IR= 0,500)

(0) relativamente reta e lisa:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Hydrolaetare, Leptodactylus,

Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Cophixalus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(1) margem com discreto sulco ou reentrância, acomodando o processo anterior da crista dorsal do uróstilo;

Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Edalorhina, Dendrophryniscus.

(2) apresentando uma profunda depressão, acomodando o processo anterior da crista dorsal do urostilo;

Allophryne.

(?) condição desconhecida.

Ischnocnema, Cochranella, Atelopus.

Uróstilo

68. Uróstilo, processo anterior da crista dorsal (de Ford, 1989 - caráter 79):

(IC= 0,250; IR= 0,625)

(0) ausente:

Discoglossus, Alytes, Agalychnis, Phyllomedusa, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Rhinoderma, Dendrophryniscus, Hyperolius.

(1) presente:

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Allophryne, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Cophixalus, Rana, FÓSSIL.

(?) condição desconhecida.

Ischnocnema, Cochranella, Atelopus.

69. Uróstilo, processo transverso: (IC= 0,667; IR= 0,500)

(0) presente e conspícuo ;

Discoglossus, Alytes, Rhinoderma.

(1) presente e discreto:

Phyllomedusa.

(2) ausente:

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Cophixalus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(?) condição desconhecida.

Ischnocnema, Odontophrynus, Atelopus, Dendrophryniscus.

70. Uróstilo, crista dorsal: (IC= 0,200; IR= 0,529)

(0) ausente:

Discoglossus, Alytes, Agalychnis, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Atelopus.

(1) presente e discreta:

Holoaden, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Phyllomedusa, Allophryne, Rhinoderma, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Cophixalus, Hyperolius.

(2) presente e conspícua:

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Zachaenus, Crossodactylus, Epipedobates, Thoropa, Rana, FÓSSIL.

(?) condição desconhecida.

Ischnocnema, Dendrophryniscus.

Cintura escapular

71. Cintura escapular, fusão entre os elementos: (IC= 0,167; IR= 0,231)

(0) ausente:

Discoglossus, Alytes, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Physalaemus, Cycloramphus, Odontophrynus, Hylodes, Thoropa, Cophixalus, Hyperolius.

(1) presente apenas entre a clavícula e a escápula:

Barycholos, Flectonotus, Zachaenus, Colostethus, Dendrophryniscus.

(2) presente entre a clavícula, a escápula e o coracóide:

Eleutherodactylus, Phrynopus, Lithodytes, Rupirana, Rhinoderma, Crossodactylus, Dendrobates, Epipedobates, Rana, FÓSSIL.

(?) condição desconhecida.

Atelopus.

Clavícula

72. Clavícula, morfologia: (IC= 0,400; IR= 0,625)

(0) clavícula fortemente curvada e orientada anteriormente:

Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Hydrolaetare, Odontophrynus, Zachaenus, Rana, FÓSSIL.

(1) clavícula levemente curvada e orientada anteriormente:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Crossodactylus, Hylodes, Thoropa.

(2) clavícula retilínea e orientada medialmente:

Pseudis, Rhinoderma, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Hyperolius.

(3) clavícula retilínea e orientada anteriormente:

Agalychnis, Phyllomedusa.

(4) ausente.

Cophixalus.

Coracóide

73. Coracóide, expansão da extremidade medial (modificado de Báez e Trueb, 1997 - caráter 48): (IC= 0,222; IR= 0,462)

(0) expansão medial menor que a metade do osso;

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Itapotihyla, Osteocephalus, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Thoropa, Cophixalus, Hyperolius, Rana.

(1) expansão medial aproximadamente igual a metade do osso;

Holoaden, Hypsiboas, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Hydrolaetare, Leptodactylus, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, FÓSSIL.

(2) expansão medial aproximadamente do mesmo tamanho que o osso;

Euparkerella, Odontophrynus, Rhinoderma, Atelopus.

(?) condição desconhecida.

Dendrophryniscus.

Escápula

74. Escápula, comprimento (modificado de Báez e Basso, 1996 - caráter 41): (IC= 0,143; IR= 0,250)

(0) cerca da metade do comprimento do úmero;

Barycholos, Eleutherodactylus, Holoaden, Phrynopus, Itapotihyla, Pseudis, Phyllomedusa, Cochranella, Hydrolaetare, Rupirana, Zachaenus, Crossodactylus.

(1) menor que a metade do comprimento do úmero;

Discoglossus, Alytes, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Hypsiboas, Osteocephalus, Agalychnis, Allophryne, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Leptodactylus, Lithodytes, Cycloramphus, Rhinoderma, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana.

(2) Maior que a metade do comprimento do úmero.

Euparkerella, Ischnocnema, Bokermannohyla, Physalaemus, Odontophrynus, FÓSSIL.

75. Escápula, borda anterior (de Báez e Basso, 1996 - caráter 41): (IC= 1,00; IR= 1,00)

(0) côncava:

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(1) Retilínea.

Discoglossus, Alytes.

76. Escápula, tamanho da pars acromialis: (IC= 0,200; IR= 0,385)

(0) ausente:

Discoglossus, Alytes.

(1) pouco desenvolvida, baixa:

Phrynopus, Gastrotheca, Hypsiboas, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Rhinoderma, Thoropa, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana.

(2) Bem desenvolvida, alta.

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Flectonotus, Acris, Bokermannohyla, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, FÓSSIL.

Cleitro

77. Cleitro, morfologia (de Gao e Wang, 2001 - caráter 51): (IC= 0,143; IR= 0,143)

(0) não bifurcado:

Bokermannohyla, Hypsiboas, Pseudis, Phyllomedusa, Odontophrynus, Atelopus, Cophixalus, Rana.

(1) bifurcado:

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Dendrophryniscus, Hyperolius.

(?) condição desconhecida.

FÓSSIL.

Membros anteriores

Úmero

78. Úmero, crista ventralis: (IC= 0,182; IR= 0,357)

(0) presente e discreta, restrita à região proximal do úmero:

Eleutherodactylus, Flectonotus, Agalychnis, Phyllomedusa, Hyalinobatrachium, Lithodytes, Dendrobates, Epipedobates, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius.

(1) presente e conspícua, se estendendo até quase a metade do úmero:

Discoglossus., Barycholos, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Gastrotheca, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Odontophrynus, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Thoropa, Rana, FÓSSIL.

(2) presente e conspícua, se estendendo por quase todo o comprimento do úmero:

Alytes, Acris, Pseudis, Rhinoderma.

79. Úmero, crista medialis: (IC= 0,200; IR= 0,400)

(0) ausente;

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Ischnocnema, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Adenomera, Physalaemus, Cycloramphus, Odontophrynus, Rhinoderma, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Hyperolius, FÓSSIL.

(1) presente e discreta, restrita à epífise distal do úmero;

Alytes, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Hydrolaetare, Leptodactylus, Zachaenus, Crossodactylus, Atelopus, Cophixalus.

(2) presente e conspícua, se estendendo ligeiramente à diáfise do úmero;

Discoglossus, Bokermannohyla, Cochranella, Edalorhina, Lithodytes, Rupirana.

(3) presente e conspícua, restrita à epífise distal do úmero;

Pseudis, Rana.

(?) condição desconhecida.

Dendrophryniscus.

80. Úmero, crista lateralis: (IC= 0,214; IR= 0,500)

(0) ausente;

Barycholos, Euparkerella, Ischnocnema, Acris, Pseudis, Adenomera, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Rhinoderma, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, FÓSSIL.

(1) presente e discreta, restrita à epífise distal do úmero;

Alytes, Eleutherodactylus, Holoaden, Flectonotus, Gastrotheca, Hypsiboas, Agalychnis, Phyllomedusa, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Odontophrynus, Zachaenus, Thoropa, Atelopus, Cophixalus, Hyperolius.

(2) presente e conspícua, se estendendo ligeiramente à diáfise do úmero;

Discoglossus, Cochranella, Lithodytes.

(3) presente e conspícua, restrita à epífise distal do úmero.

Phrynopus, Bokermannohyla, Itapotihyla, Osteocephalus, Allophryne, Rana.

Cintura pélvica

81. Cintura pélvica, forma da pelve em vista dorsal em função da junção dos ílios (de Cannatella e Trueb, 1988 - caráter 69): (IC= 0,167; IR= 0,545)

(0) forma de "V":

Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Odontophrynus, Atelopus.

(1) forma de "U":

Discoglossus, Alytes, Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Pseudis, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Physalaemus, Rupirana, Cycloramphus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius, Rana, FÓSSIL.

(?) condição desconhecida.

Ischnocnema.

Ílio

82. Ílio, crista dorsal: (IC= 0,333; IR= 0,600)

(0) ausente:

Discoglossus, Alytes, Flectonotus, Acris, Bokermannohyla, Itapotihyla, Osteocephalus, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Centrolenella, Hyalinobatrachium, Edalorhina, Odontophrynus, Rhinoderma, Zachaenus, Atelopus, Cophixalus, Hyperolius.

(1) presente e discreta, não confluenta com a protuberância dorsal do ílio:

Holoaden, Phrynopus, Gastrotheca, Hypsiboas, Physalaemus, Thoropa, Dendrophryniscus, Rana.

(2) presente e conspícua, não confluenta com a protuberância dorsal do ílio:

Adenomera; Crossodactylus, Hylodes.

(3) presente e conspícua, confluyente com a protuberância dorsal do ílio:

Barycholos, Eleutherodactylus, Euparkerella, Pseudis, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Rupirana, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, FÓSSIL.

(4) presente e discreta, confluyente com a protuberância dorsal do ílio.

Cycloramphus.

83. Ílio, protuberância dorsal: (IC= 0,100; IR= 0,471)

(0) presente e discreta:

Alytes, Euparkerella, Holoaden, Phrynopus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Hypsiboas, Itapotihyla, Osteocephalus, Pseudis, Agalychnis, Phyllomedusa, Allophryne, Centrolenella, Lithodytes, Cycloramphus, Zachaenus, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Cophixalus, Hyperolius.

(1) presente e conspícua:

Discoglossus, Barycholos, Eleutherodactylus, Flectonotus, Cochranella, Hyalinobatrachium, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Physalaemus, Rupirana, Odontophrynus, Rhinoderma, Crossodactylus, Hylodes, Rana, FÓSSIL.

(?) condição desconhecida.

Ischnocnema.

84. Ílio, expansão acetabular dorsal (de Báez e Basso, 1996 - caráter 50): (IC= 0,125; IR= 0,364)

(0) não se estendendo ao limite dorsal do ísquio:

Barycholos, Eleutherodactylus, Holoaden, Phrynopus, Flectonotus, Gastrotheca, Acris, Bokermannohyla, Osteocephalus, Pseudis, Phyllomedusa, Allophryne, Cochranella, Adenomera, Edalorhina, Hydrolaetare, Leptodactylus, Lithodytes, Rupirana, Cycloramphus, Rhinoderma, Zachaenus, Crossodactylus, Hylodes, Colostethus, Dendrobates, Epipedobates, Thoropa, Atelopus, Dendrophryniscus, Rana, FÓSSIL.

(1) estendendo-se ao limite dorsal do ísquio:

Discoglossus, *Alytes*, *Euparkerella*, *Hypsiboas*, *Itapotihyla*, *Agalychnis*, *Centrolenella*, *Hyalinobatrachium*, *Physalaemus*, *Odontophrynus*, *Cophixalus*, *Hyperolius*.

(?) condição desconhecida.

Ischnocnema.

Membros posteriores

85. Fêmur, crista medial: (IC= 0,111; IR= 0,529)

(0) ausente :

Barycholos, *Euparkerella*, *Ischnocnema*, *Phrynopus*, *Pseudis*, *Hydrolaetare*, *Leptodactylus*, *Lithodytes*, *Physalaemus*, *Rupirana*, *Cycloramphus*, *Rhinoderma*, *Colostethus*, *Dendrobates*, *Epipedobates*, *Thoropa*, *Cophixalus*, *Rana*.

(1) presente.

Discoglossus, *Alytes*, *Eleutherodactylus*, *Holoaden*, *Flectonotus*, *Gastrotheca*, *Acris*, *Bokermannohyla*, *Hypsiboas*, *Itapotihyla*, *Osteocephalus*, *Agalychnis*, *Phyllomedusa*, *Allophryne*, *Cochranella*, *Centrolenella*, *Hyalinobatrachium*, , *Adenomera*, *Edalorhina*, *Odontophrynus*, *Zachaenus*, *Crossodactylus*, *Hylodes*, *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Hyperolius*, FÓSSIL.

86. Tibial e fibular, fusão entre os ossos (de Henrici, 1994 - caráter 22): (IC= 1,00; IR= 1,00)

(0) fusão nas extremidades proximal e distal:

Discoglossus, *Alytes*, *Barycholos*, *Eleutherodactylus*, *Euparkerella*, *Holoaden*, *Ischnocnema*, *Phrynopus*, *Flectonotus*, *Gastrotheca*, *Acris*, *Bokermannohyla*, *Hypsiboas*, *Itapotihyla*, *Osteocephalus*, *Pseudis*, *Agalychnis*, *Phyllomedusa*, *Allophryne*, *Adenomera*, *Edalorhina*, *Hydrolaetare*, *Leptodactylus*, *Lithodytes*, *Physalaemus*, *Rupirana*, *Cycloramphus*, *Odontophrynus*, *Rhinoderma*, *Zachaenus*, *Crossodactylus*, *Hylodes*, *Colostethus*, *Dendrobates*, *Epipedobates*, *Thoropa*, *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Cophixalus*, *Hyperolius*, *Rana*, FÓSSIL.

(1) fusão completa entre os ossos.

Cochranella, *Centrolenella*, *Hyalinobatrachium*.

V.2.2. Resultados da análise de parcimônia

Como resultado da análise de parcimônia da matriz de 86 caracteres e 45 táxons usando o programa T.N.T., foi encontrada uma única árvore de 582 passos (**Figuras 84 a 86**), com índice de consistência (CI) de 0,239, índice de retenção (RI) de 0,435.

Apesar das relações entre os táxons estarem bem resolvidas no cladograma encontrado, este resultado vai de encontro a algumas propostas filogenéticas disponíveis na literatura (p.ex. Frost *et al.*, 2006).

O fato é que a maioria dos trabalhos filogenéticos utilizando caracteres morfológicos desenvolvidos até a presente data, envolve apenas a análise de grupos menos inclusivos (genéricos e infra-genéricos). Mesmo em análises mais abrangentes, grande parte dos dados utilizados consistem principalmente de caracteres moleculares para a maioria dos táxons envolvidos. Dados morfológicos, quando usados, foram aplicados apenas a poucos táxons, justificado muitas vezes pela ausência de um número acessível de espécimes que pudessem ser preparados, devido à sua raridade em coleções. Une-se a isso a falta de trabalhos descritivos detalhados, em que se possa tentativamente caracterizar grupos mais inclusivos anatomicamente, sendo uma exceção notável o trabalho de Lynch (1971) com os leptodactilideos.

Embora não seja o foco do presente trabalho discutir as relações de grandes grupos dentro da irradiação de Neobatrachia, segue abaixo uma descrição dos nós mais inclusivos encontrados na árvore que corroboram as propostas filogenéticas moleculares publicadas mais recentemente.

Nó 76: inclui *Hyalinobatrachium*, *Cochranella* e *Centrolene* (Centrolenidae, Centroleninae).

Sinapomorfias: processo alar do pré-maxilar bifurcado (caráter 21, estado 1); processo alar dos pré-maxilares paralelos divergindo nas extremidades (caráter 22, estado 2); cintura pélvica em forma de “V” (caráter 81, estado 0); e tibial e fibular completamente fusionados entre si (carater 86, estado 1).

O monofiletismo de Centrolenidae, sua relação com os hilídeos, assim como as afinidades entre seus táxons ainda não estão bem esclarecidas e merecem atenção (Faivovich *et al.*, 2005). Sua relação com os Hylidae inicialmente foi baseada na presença de cartilagens intercalares entre a penúltima e a última falange (Lynch, 1973; Ford e Cannatella, 1993; Duellman, 2001). Trabalhos utilizando caracteres morfológicos larvais (Haas, 2003) e outros usando caracteres moleculares (Darst e Cannatella, 2004; Austin *et al.*, 2002) têm mudado o panorama de compreensão das relações deste grupo. Austin *et al.* (2002) através de evidências moleculares relaciona os Centrolenidae como grupo irmão de Allophrynidae. Faivovich *et al.* (2005) através também de dados moleculares corroboram esta hipótese. A presença de fusão total entre o tibial e fibular (astrágalo e calcâneo) constituem uma autapomorfia de Centrolenidae, pelo menos dentro de Neobatrachia.

O resultado encontrado neste trabalho, não apresenta nenhuma sinapomorfia osteológica sustentando a relação entre Allophrynidae e Centrolenidae.

Nó 73: inclui *Phyllomedusa* e *Agalychnis* (Hylidae, Phyllomedusinae).

Sinapomorfias: expansão supra-orbital presente na região anterior do frontoparietal (caráter 9, estado 1); processo alar do pré-maxilar divergindo lateralmente (caráter 22, estado 1); coroa dos dentes do complexo pré-maxilar-maxilar monocuspidada (caráter 33, estado 0); articulação mandibular disposta lateralmente aos côndilos occipitais (caráter 42, estado 0); largura das asas do paraesfenóide maior que o comprimento do processo cultriforme (caráter 54, estado 2); processo coronóide do ângulo-esplinal conspícuo como uma aba (caráter 56, estado 2); arco neural das vértebras pré-sacrais imbricado ou levemente imbricado (caráter 58, estado 0); ausência do processo anterior da crista dorsal do urostilo (caráter 68, estado 0); clavícula retilínea e orientada anteriormente (caráter 72, estado 3); expansão medial do coracóide aproximadamente igual à metade do osso (caráter 73, estado 1); *crista medialis* do úmero presente, discreta e restrita a epífise (caráter 79, estado 1); cintura pélvica em forma de “V” (caráter 81, estado 0).

O monofiletismo deste grupo demonstra estar bem estabelecido através de uma série de evidências morfológicas (musculares e larvais) e moleculares (Faivovich *et al.*, 2005; Frost *et al.*, 2006). Os dois gêneros incluídos na análise proposta neste trabalho formam um grupo bem sustentado por 12 caracteres.

Nó 89: inclui *Atelopus* e *Dendrophryniscus* (Bufonidae).

Sinapomorfias: ramo zigomático do esquamosal ausente ou rudimentar (caráter 35, estado 0); processo pré-coanal do vômer ausente (caráter 45, estado 1); diapófise sacral com dilatação moderada (caráter 66, estado 0).

Bufonidae é um grupo claramente monofilético, porém suas relações internas apresentam ainda inconsistências. Ford e Cannatella (1993) mencionam

algumas sinapomorfias que sustentam este clado. Dentre as sinapomorfias morfológicas, apenas duas são osteológicas: ausência de dentes; presença de um elemento ótico na região temporal que se funde ao ramo ótico do esquamosal. A primeira ocorre também em alguns dendrobatídeos, *Allophryne*, alguns racoforídeos e telmatobíneos. A segunda sinapomorfia também é encontrada em ceratofríneos (*Chacophrys* e *Ceratophrys*). Na presente análise, apenas três caracteres sustentam este clado.

Nó 88: inclui *Epipedobates*, *Dendrobates* e *Colostethus* (Dendrobatidae).

Sinapomorfias: processo alar do pré-maxilar divergindo lateralmente (caráter 22, estado 1); ramo ventral do esquamosal levemente curvo (caráter 37, estado 1); ramo ótico do pterigóide não articula com a cápsula ótica (caráter 41, estado 3); processo coronóide do ângulo-esplênico ausente (caráter 56, estado 0); processo anterior da crista dorsal do urostilo presente (caráter 68, estado 1); expansão medial do coracóide aproximadamente igual à metade do osso (caráter 73, estado 1); *pars acromialis* da escápula alta, bem desenvolvida (caráter 76, estado 2); crista dorsal do ílio conspicua confluenta com a protuberância dorsal (caráter 82, estado 3).

A filogenia do clado Dendrobatidae parece bem estabelecida (ver Grant *et al.*, 1997), apesar de recentes trabalhos baseados em dados moleculares levantarem questões sobre as relações dentro deste grupo (Vences *et al.*, 2000; Santos *et al.*, 2003; Vences *et al.*, 2003). Dentre as sinapomorfias osteológicas propostas para este clado estão: presença de processo retroarticular na mandíbula (Ford e Cannatella, 1993); e falanges terminais em forma de “Y” ou “T” (Haas, 2003). Na análise proposta, os dendrobatídeos representados por três

gêneros aparecem como um grupo monofilético bem sustentado por 8 sinapomorfias.

Nó 82: inclui *Cycloramphus* e *Zachaenus* (Leptodactylidae, Cycloramphinae).

Sinapomorfias: crista parasagital presente (caráter 4, estado 1); processo maxilar do pré-maxilar bem desenvolvido abraçando o maxilar (caráter 24, estado 1); saliência ventral do ramo anterior do pterigóide presente (caráter 40, estado 1); diapófise sacral com dilatação discreta (caráter 66, estado 1).

Esta subfamília foi recentemente relacionada aos Dendrobatidae por Haas (2003) através da análise de caracteres larvais. Esta classificação corrobora a proposta de autores anteriores de que Hylodinae representa um grupo parafilético em relação aos Dendrobatidae (Noble, 1926; Lynch, 1973; Faivovich *et al.*, 2005). Os dois gêneros utilizados neste trabalho correspondem aos “Gripsini” de Lynch (1971) e considerados por este autor como relacionados aos Eleutherodactylini com base em similaridades gerais (Frost *et al.*, 2006). Verdade (2005) faz uma análise das afinidades entre os gêneros *Cycloramphus* e *Zachaenus*, usando dados morfológicos (osteologia, miologia e morfologia externa). A autora propõe a sinonimização de *Zachaenus* com *Cycloramphus* e sugere que *Thoropa* seja o grupo irmão de *Cycloramphus*.

A análise aqui apresentada relaciona *Cycloramphus* e *Zachaenus* como grupo irmão de *Euparkerella*, um representante dos “Gripsini” de Lynch (1971). Entretanto, *Thoropa* aparece distante de *Cycloramphus* e *Zachaenus*, na base do “leptodactilídeos” (Nó 53).

VI. DISCUSSÃO E CONCLUSÃO

VI. DISCUSSÃO E CONCLUSÃO

VI.1. A posição filogenética do fóssil

O nó 72 sustenta as relações de *Pseudis* e o fóssil de Marília. As sinapomorfias encontradas são: nasais não fusionados sem contato medial (caráter 1, estado 1); nasais sem sobreposição ao esfenetímóide (caráter 2, estado 0); artéria occipital passando por um sulco ou canal aberto (caráter 12, estado 1); forame orbitonasal parcialmente envolvido por osso (caráter 17, estado 1); ramo anterior do pterigóide curvado lateralmente (caráter 38, estado 1); expansão medial do coracóide aproximadamente igual à metade do osso (caráter 73, estado 1).

Análises comparativas feitas por Carvalho *et al.* (2003, 2004) propunham uma afinidade do fóssil com os “Leptodactylidae”, e mais especificamente com os Eleutherodactylinae (Brachycephalidae de Frost *et al.*, 2006). Caracteres como a presença de um ílio do “tipo Leptodactylideo” e a fusão dos frontoparietais com a capsula ótica foram usados por estes autores (Carvalho *et al.*, 2003, 2004) para sustentar esta hipótese. A presença de outros caracteres, entretanto, indicavam uma possível afinidade com outros grupos fora de “Leptodactylidae”, como a fusão entre os elementos do frontoparietal, encontrada em alguns Rhinophrynidae e Pipidae.

Com base na topologia encontrada após a análise da matriz de caracteres, o fóssil em questão aparece incluso em um clado composto essencialmente por “leptodactilídeos”, no nó 53. Exceto por *Cophixalus* e *Pseudis*, todos os demais táxons são ou já foram classificados como membros da família Leptodactylidae (*sensu lato*).

A presença de *Pseudis* como grupo irmão do fóssil, e também relacionado aos leptodactilídeos, foi uma surpresa e ao mesmo tempo um problema.

A subfamília Pseudinae é sustentada principalmente pela presença de um elemento ósseo intercalar longo entre a penúltima e última falange (Faivovich *et al.*, 2005). Possivelmente o posicionamento deste táxon entre os Leptodactylidae se deva pela falta de caracteres não osteológicos que sustentem suas relações dentro de Hylidae. No que diz respeito ao presente trabalho, o clado formado por *Pseudis* e pelo fóssil de Marília não se encontra sustentado por nenhuma sinapomorfia não ambígua e sua validade, tanto à vista das evidências morfológicas quanto das moleculares, é altamente questionável. Por outro lado, o posicionamento do fóssil dentro de uma irradiação de leptodactilídeos encontra-se sustentado pelas seguintes sinapomorfias e representa uma hipótese aceitável em vista dos dados e táxons estudados neste trabalho:

Nó 53: inclui todos os “leptodactilídeos” analisados (*Edalorhina*, *Odontophrynus*, *Physalaemus*, *Cophixalus*, *Crossodactylus*, *Hylodes*, *Adenomera*, *Hydrolaetare*, *Leptodactylus*, *Lithodytes*, *Rupirana*, *Barycholos*, *Eleutherodactylus*, *Ischnocnema*, *Pseudis*, FÓSSIL, *Holoaden*, *Phrynopus*, *Euparkerella*, *Cycloramphus*, *Zachaenus*).

Sinapomorfias: *Pars acromialis* da escápula bem desenvolvida (caráter 76, estado 2); protuberância dorsal do ílio conspicua (caráter 83, estado 1).

Nó 52: inclui *Crossodactylus*, *Hylodes*, *Adenomera*, *Hydrolaetare*, *Leptodactylus*, *Lithodytes*, *Rupirana*, *Barycholos*, *Eleutherodactylus*, *Ischnocnema*, *Pseudis*, FÓSSIL, *Holoaden*, *Phrynopus*, *Euparkerella*, *Cycloramphus*, *Zachaenus*.

Sinapomorfias: processo coronóide do ângulo-esplênico conspicuo (caráter 56, estado 2); diapófise sacral sem dilatação ou expansão (caráter 66, estado 2); ausência da *crista lateralis* do úmero (caráter 80, estado 0); crista dorsal do ílio conspicua não confluenta com a protuberância dorsal (caráter 82, estado 2).

Nó 51: inclui *Adenomera*, *Hydrolaetare*, *Leptodactylus*, *Lithodytes*, *Rupirana*, *Barycholos*, *Eleutherodactylus*, *Ischnocnema*, *Pseudis*, FÓSSIL, *Holoaden*, *Phrynopus*, *Euparkerella*, *Cycloramphus*, *Zachaenus*.

Sinapomorfias: processo pré-maxilar bem desenvolvido direcionado posteriormente abraçando medialmente o maxilar (caráter 24, estado 1); ramo anterior do pterigóide relativamente reto (caráter 38, estado 0).

Nó 50: inclui *Hydrolaetare*, *Leptodactylus*, *Lithodytes*, *Rupirana*, *Barycholos*, *Eleutherodactylus*, *Ischnocnema*, *Pseudis*, FÓSSIL, *Holoaden*, *Phrynopus*, *Euparkerella*, *Cycloramphus*, *Zachaenus*.

Sinapomorfias: processo pré-orbital do maxilar não distinto da *pars facialis* (caráter 26, estado 2); crista dorsal do ílio conspicua confluenta com a protuberância dorsal do ílio (caráter 82, estado 3); ausência da crista medial do fêmur (caráter 85, estado 0).

Nó 49: inclui *Lithodytes*, *Rupirana*, *Barycholos*, *Eleutherodactylus*, *Ischnocnema*, *Pseudis*, FÓSSIL, *Holoaden*, *Phrynopus*, *Euparkerella*, *Cycloramphus*, *Zachaenus*.

Sinapomorfias: processo alar do pré-maxilar simples (caráter 21, estado 0).

Nó 48: inclui *Barycholos*, *Eleutherodactylus*, *Ischnocnema*, *Pseudis*, FÓSSIL, *Holoaden*, *Phrynopus*, *Euparkerella*, *Cycloramphus*, *Zachaenus*.

Sinapomorfias: elementos dos nasais não fusionados e com contato medial (caráter 1, estado 0); processos alares do pre-maxilar divergem lateralmente (caráter 22, estado 1); processo maxilar do pré-maxilar bem desenvolvido e direcionado póstero-medialmente (caráter 24, estado 0).

Nó 62: inclui *Eleutherodactylus*, *Ischnocnema*, *Pseudis*, FÓSSIL, *Holoaden*, *Phrynopus*, *Euparkerella*, *Cycloramphus*, *Zachaenus*.

Sinapomorfias: processo cultriforme do paraesfenóide alcança a região do *planum antorbitale* (caráter 53, estado 1).

Nó 65: inclui *Pseudis*, FÓSSIL, *Holoaden*, *Phrynopus*, *Euparkerella*, *Cycloramphus*, *Zachaenus*.

Sinapomorfias: contato entre os nasais e maxilares através do processo maxilar do nasal (caráter 3, estado 1); crista dorsal do ílio conspícua confluyente com a protuberância dorsal do ílio (caráter 82, estado 3); ausência da crista medial do fêmur (caráter 85, estado 0).

VI.2. Conclusão

A alta taxa de homoplasias presente na análise não permitiu o estabelecimento de grupos bem sustentados com base em sinapomorfias exclusivas para a maioria dos táxons em questão. Entretanto, os dados levantados para cada um dos táxons bem como os caracteres apontados para cada um dos nós descritos podem ser utilizados em análises comparativas posteriores e na identificação de fósseis problemáticos. Considerando-se que fósseis são, na sua maioria, constituídos de partes duras fossilizadas, e no caso de vertebrados, os ossos são os elementos que mais se preservam, esses conjuntos de caracteres podem servir como base para identificação de características em fósseis de anuros, apesar destas não caracterizarem autapomorfias.

O resultado da análise preliminar utilizando-se apenas caracteres osteológicos corrobora a proposta de Carvalho *et al.* (2003, 2004) de que o fóssil aqui estudado encontra-se claramente enraizado entre representantes da família “Leptodactylidae”. Ademais, o posicionamento do fóssil próximo de gêneros como *Eleutherodactylus*, *Ischnocnema*, *Holoaden*, *Phrynopus* e *Euparkerella*, também reforça suas possíveis relações com os Eleutherodactylinae (Brachycephalidae, *sensu* Frost *et al.*, 2006).

Até o presente trabalho, *Baurubatrachus pricei* (Báez e Peri, 1989) representava o único anuro descrito para a Bacia Bauru.

Apesar de existirem grandes diferenças morfológicas e cronoestratigráficas entre esses dois táxons, hipóteses de relação deverão ser testadas no futuro com o intuito de investigar se existem afinidades entre esses

dois fósseis e qual o impacto destes sobre as questões acerca das relações entre os demais grupos de anuros.

A presença de um registro mais antigo de Leptodactylidae em sedimentos Cretáceos na América do Sul reforça a idéia da origem deste grupo neste continente. Se considerarmos que *Araryphrynus placidoi* (Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe) também representa um “Leptodactylidae”, esta hipótese ganha mais suporte.

Por fim, o anuro fóssil de Marília representa hoje:

- o espécime mais bem preservado, em termos de anatomia e número de exemplares, entre os leptodactilídeos fósseis;
- o primeiro anuro fóssil cretáceo formalmente descrito para o estado de São Paulo;
- o registro mais antigo de anuro para a Bacia Bauru - idade Campaniana a Maastrichtiana ($\pm$ 83 a 70 m.a.a.);
- o segundo registro formalmente descrito de anuro para a Bacia Bauru.

VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, F.F.M. e Barbosa, O. 1953. Geologia das quadrículas Piracicaba e Rio Claro, Estado de São Paulo. *Boletim DGM/DNPM* **143**:1-96.
- Almeida, M.A., Stein, D.P., Melo M.S., Bistrichi, C.A., Ponçanp, W.L., Hasui, Y., Almeida, F.F.M. 1980. Geologia do Oeste Paulista e áreas fronteiriças dos estados de Mato Grosso do Sul e Paraná. *In*: SBG, Congresso Brasileiro de Geologia, 31, Camboriú, Anais, **5**: 2799-2812.
- Anderson, J.S. 2001. The phylogenetic trunk: Maximal inclusion of taxa with missing data in an analysis of the Lepospondyli (Vertebrata, Tetrapoda). *Systematic Biology* **50**: 170-193.
- Ardila-Robayo, M.C. 1979. Status sistemático del género *Geobatrachus* Ruthven 1915 (Amphibia: Anura). *Caldasia* **11**(59): 383-495.
- Arid, F. M. 1967. A Formação Bauru na região norte-ocidental do Estado de São Paulo. *Geociências*, **1**: 1-126.
- Austin, J.D., S.C. Loughheed, K. Tanner, A.A. Chek, J.P. Bogart, e P.T. Boag. 2002. A molecular perspective on the evolutionary affinities of an enigmatic Neotropical frog, *Allophryne ruthveni*. *Zoological Journal of the Linnean Society*. London **134**: 335–346.
- Báez, A.M. 1981. Redescription and relationships of *Saltenia ibanezi*, a Late Cretaceous pipid frog from northwestern Argentina. *Ameghiniana* **18**: 127-154.
- Báez, A.M. 1985. Anuro leptodactilido en el Cretácico Superior (Grupo Bauru) de Brasil. *Ameghiniana* **22**(1-2): 75-79.
- Báez, A.M. e Gasparini, Z.B., 1979. The South American herpetofauna: an evaluation of the fossil record. *In* W.E. Duellman (editor), *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. University of Kansas Museum of Natural History, Monograph 7: 29-54.
- Báez, A.M. e Perú, S. 1989. *Baurubatrachus pricei*, nov. gen. et. sp., un anuro del Cretácico Superior de Minas Gerais, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **61**(4): 447-458.
- Báez, A.M. e Calvo, J.O. 1990. Nuevo anuro pipoideo del Cretácico médio del noroeste de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* **26**: 238.

- Báez, A.M. e Basso, N.G. 1996. The earliest known frogs of the Jurassic of South America: review and cladistic appraisal of their relationships. *Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, A (Geologie und Paläontologie)* **30**: 131-158.
- Baez, A.M. e Trueb, L. 1997. Redescription of the Paleogene *Shelania pascuali* from Patagonia and Its Bearing on the Relationships of Fossil and Recent Pipoid Frogs. *Scientific Paper of Natural History Museum, Univ. Kansas* **4**:1-41.
- Baez, A.M., Trueb, L. e Calvo, J.O. 2000. The earliest known pipoid frog from South America: a new genus from the middle Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **20**(3): 490-500.
- Baker, C.L. 1923. The lava field of the Paraná basin, South America. *Journal of Geology* **31**: 66-79.
- Barbosa, O., Braun, O.P.G., Dyer, R.C. e Cunha, C.A.B.R., 1970. Geologia da região do Triângulo Mineiro. *Boletim DGM/DNPM* **136**: 1-140.
- Barriel, V. e Tassy, P. 1993. Characters, observations and steps: Comment on Lipscomb's "Parsimony, homology and the analysis of multistate characters." *Cladistics* **9**: 223-232.
- Bertini, R.J., Marshall, L.G., Gayet, M. e Brito, P.M., 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília Formations (Upper Baurú Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **188**(1): 71-101.
- Borsuk-Bialynicka, M., Evans, S.E., 2002. The scapulocoracoid of an early Triassic stem-frog from Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* **47**: 79–96.
- Burton, T.C. 1986. A reassessment of the Papuan subfamily Asterophryinae (Anura: Microhylidae). *Records South Australian Museum* **19**(19): 405-450.
- Cannatella, D. C. e Trueb, L. 1988. Evolution of the pipoid frogs: Intergeneric relationships of the aquatic frog family Pipidae (Anura). *Zoological Journal of the Linnean Society* **94**: 1–38.
- Carpenter, J. M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics* **4**: 291-296.
- Carroll, R.L. 2000. Eocaecilia and the origin of caecilians. In: Heatwole, H. e Carroll, R. L. (eds.), *Amphibian Biology, Volume 4, Palaeontology: The*

- Evolutionary History of Amphibians*. P. 1402–1411. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia
- Carroll, R.L. e Currie, P.J. 1975. Microsaurs as possible apodan ancestors. *Zoological Journal of Linnean Society* **57**: 229-247.
- Carroll, R.L., Kuntz, A. e Albrigh, K. 1999. Vertebral development and amphibian evolution. *Evolution and Development* **1**: 36-48.
- Carvalho, I. S. e Bertini, R. J. 1999. Marília suchus: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geología Colombiana* **24**: 83–105.
- Carvalho, A.B.; Zaher, H. & Nava, W.R. 2004. A new anuran (Lissamphibia: Tetrapoda) from the continental Upper Cretaceous Bauru Basin, State of São Paulo, Brazil. Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology, 64. Abstracts of Papers. Pp. 45A. November 2004. Denver, Colorado, EUA.
- Carvalho, A.B., Zaher, H. & Nava, W.R. 2003. A new fossil anuran (Lissamphibia: Tetrapoda) from the continental Upper Cretaceous Bauru Basin, state of São Paulo. Congresso Brasileiro de Paleontologia, XVIII, Boletim de Resumos, Brasília. Pp.: 88-89.
- Casamiquela, R.M. 1961. Nuevos materiales de *Notobatrachus degiustoi* Reig: la significación del anuro jurásico patagónico. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Série, Sección Paleontología* **IV**(21): 35-72.
- Chaney, D.S. 1989. Hand-held mechanical preparation tools, pp. 186-203. In: R. M. Feldmann, R. E. Chapman e J. T. Hannibal (eds.), *Paleotechniques*. The Paleontological Society, Special Publication, no. 4.
- Coddington, J. e Scharff, N. 1994. Problems with zero-length branches. *Cladistics* **10**: 415-423.
- Coimbra, A.M. e Fernandes, L.A. 1994. Paleogeografia e considerações paleoecológicas sobre a Bacia Bauru (Cretáceo Superior do Brasil). In: Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 6, Trelew, 1994, *Actas*. p.85-90.
- Coutinho, J.M.V., Coimbra, A.M.J., Brandt Neto M., Rocha, G.A. 1982. Lavas alcalinas analcímicas associadas ao Grupo Bauru (Kb) no Estado de São Paulo, Brasil. In: Servicio Geológico Nacional, *Congreso Latinoamericano de Geología*, 5, Buenos Aires, *Actas*, 2: 185-195.

- Darst, C.R., e Cannatella, D.C.. 2004. Novel relationships among hyloid frogs inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**: 462–475.
- Dias-Brito, D.,E.A. Musachchio, J. C. Castro, M. S. A. S. Maranhão, J. M. Suárez, e R. Rodrigues. 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil - concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue de Paléobiologie, Genève* **20**: 245-304.
- Dubois, A. 2005. *Amphibia Mundi*. 1.1. An ergotaxonomy of recent amphibians. *Alytes* **23** (1-2): 1-24.
- Duellman, W.E., 1979. The South American herpetofauna: a panoramic view. In W.E. Duellman (editor), The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. *University of Kansas Museum of Natural History, Monograph* **7**: 1-28.
- Duellman, W.E. 2001. Hylid frogs of Middle America, 2nd ed. 2 vol. Contributions to Herpetology, no. 18. Ithaca, NY: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 1159p.
- Duellman, W. E. e Trueb, L. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw–Hill, New York. 670p.
- Estes, R.D. 1970. Origin of the recent North American lower vertebrate fauna: an inquiry into the fossil record. *Forma et Functio* **4**: 139-163.
- Estes, R.D. e Reig, O.A. 1973. The early fossil record of frogs: a review of the evidence. In: Vial, J.L. (ed.). *Evolutionary Biology of the anurans*. P. 1-63. University of Missouri Press, Columbia.
- Estes R.D. e Báez, A. M. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: evidence for interchange? In: Stehliand, G. and Webb S.D. (eds.). *The Great American Biotic Interchange*. P.139–197. Plenum Press, New York.
- Evans, S.E. e Borsuk-Bialinicka, M. 1998. A stem group frog from the Early Triassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* **43**: 573-580.
- Fabrezi, M. 2001. A survey of prepollex and prehallux variation in anuran limbs. *Zoological Journal of the Linnean Society* **131**(2): 227-248.
- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Garcia, P.C.A., D.R., Frost, Campbell, J.A. e Wheeler, W.C., 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with

- special reference to Hyalinae: a phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **294**: 1–240.
- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* **18**: 374–385.
- Farris, J. S. 1970. Methods for computing Wagner Trees. *Systematic Biology* **19**:83–92.
- Farris, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology* **31**: 328–334.
- Fernandes, L.A. 1992. *A cobertura cretácea subrabasáltica no Paraná e Pontal do Paranapanema (SP): os grupos Bauru e Caiuá*. São Paulo, 192p. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- Fernandes, L.A. 1994. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *In*: Workshop Científico de Pós-Graduação, 1., São Paulo, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- Fernandes, L.A. 1998. *Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil)*. Tese de Doutorado. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- Fernandes, L.A. e Coimbra, A.M. 1994. O Grupo Caiuá (Ks): revisão estratigráfica e contexto deposicional. *Revista Brasileira de Geociências* **24**(3): 164–176.
- Fernandes, L.A. e Coimbra, A.M. 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **68** (2): 195–205.
- Fernandes, L.A. e Coimbra, A.M. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). *Revista Brasileira de Geociências* **30** (4).
- Florence, G., 1907. Notas geológicas sobre o Rio Tietê no trecho estudado pela turma em 1905. *In*: Comissão Geográfica e Geológica. Exploração do Rio Tietê. São Paulo, Comissão Geográfica e Geológica, p 9–15.
- Ford, L. S. 1989. “*The Phylogenetic Position of Poison-Dart Frogs (Dendrobatidae): Reassessment of the Neobatrachian Phylogeny with Commentary on Complex Character Systems*,” Dissertation, Univ. of Kansas, Lawrence. Press, Columbia.
- Ford, L.S., e Cannatella, D.C., 1993. The major clades of frogs. *Herpetological Monographs* **7**: 94–117.
- Frost, D., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Hass, A., Haddad, C.F.B., Sá, R.O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworth, C.J., Campbell, J.A.,

- Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M., Wheller, W.C. 2006. The Amphibian tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **297**: 1–291.
- Gao, K.-Q e Wang, Y. 2001. Mesozoic anurans from Liaoning Province, China, and phylogenetic relationships of archaeobatrachian anuran clades. *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**(3):460-476.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris e K. Nixon. 2002. T. N. T.: Tree Analysis Using New Technology. Program available at www.cladistics.com.
- Gonzaga de Campos, L.F. 1905. *Reconhecimento da zona compreendida entre Bauru e Itapura*. São Paulo, E. F. Noroeste do Brasil. Tipografia Ideal. 40p.
- Gower, D. J., Kupfer, A., Oommen, O.V., Himstedt, W., Nussbaum, R.A., Loader, S.P., Presswell B., Müller, H., Krishna, S.B., Boistel, R. e Wilkinson, M. A molecular phylogeny of ichthyophiid caecilians (Amphibia: Gymnophiona: Ichthyophiidae): out of India or out of South East Asia? *Proceedings of the Royal Society. London. B*, **269**:1563–1569.
- Grant, T., E.C. Humphrey, e C.W. Myers. 1997. The median lingual process of frogs: a bizarre character of Old World ranoids discovered in South American dendrobatids. *American Museum Novitates* **3212**: 1–40.
- Haas, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics* **19**: 23–90.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Henrici, A. 1994. *Thephrodytes brassicarvalis*, new genus and species (Anura: Pelodytidae), from the Arikareean Cabbage Patch Beds of Montana, USA, and Pelodytidae-Pelobatid relationships. *Annals of Carnegie Museum* **63**(2); 155-183.
- Heyer, W.R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions in Zoology* **199**: 1–55.
- Huene, F. 1939. Carta de F. von Huene ao Dr. Euzébio de Oliveira. *Mineração e Metalurgia* **4**:190.
- Ihering, H. 1911. Fósseis de São José do Rio Preto. *Revista do Museu Paulista* **8**: 141-146.
- Jefferies, R.P.S. 1986. *The ancestry of the vertebrates*. British Museum of Natural History, Dorset Press, Dorchester, UK.

- Jenkins, F. Jr. e Shubin, N. 1998. *Prosalirus bitis* and the anuran caudopelvic mechanism. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18**: 495–510.
- Kellner, A.W.A., 1998. Panorama e perspectiva do estudo de répteis fósseis no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **70**(3): 647-676.
- Kellner, A.W.A. e Campos, D.A. 1986. Primeiro registro de Amphibia (Anura) do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **58**: 610.
- Kellner, A.W.A. e Campos, D.A. 1999. Vertebrate paleontology in Brazil – a review. *Episodes* **22**: 238–251.
- Kluge, A. G. e Farris, J. S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of Anurans. *Systematic Zoololgy* **18**: 1-32.
- Larson, A., Weisrock, D.W. e Kozak, K.H. 2003. Phylogenetic systematics of salamanders (Amphibia: Urodela), a review. *In*: Sever, D.M. (ed.) *Reproductive biology and phylogeny of Urodela Amphibia*. P. 31–108. Enfield, New Hampshire: Science Publishers, Inc.
- Laurin, M. 1998a. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part I. Systematics, middle ear evolution and jaw suspension. *Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale* **19**(1): 1-42.
- Laurin, M. 1998b. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part II. Vertebral centrum, costal ventilation, and paedomorphosis. *Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale* **19**(2): 99-114.
- Laurin, M. 1998c. A reevaluation of the origin of pentadactyly. *Evolution* **52**(5): 1476-1482.
- Leal, M.E.C. e Brito, P.M. 2006. Anura do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *In*: Gallo, V.; Brito, P. M.; Silva, H. M. A. & Figueiredo, F. J. (eds.). *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*. Pp. 145-152.
- Lima, M.R., Mezzalira, S., Dino, R. e Saad, A.R., 1986. Descoberta de microflora em sedimentos do Grupo Bauru, Cretáceo do estado de São Paulo. *Revista do Instituto Geológico* **7** (1/2): 5-9.
- Lombard, E.R. e Sumida, S.S. 1992. Recent Progress in Understanding Early Tetrapods. *American Zoologist* **32**(6): 609-622.

- Lynch, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Miscellaneous Publications, University of Kansas* **53**. Pp. 239.
- Lynch, J.D. 1973. The transition from archaic to advanced frogs. In J.L. Vial (editor), *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*: 133–182. Columbia: University of Missouri Press.
- Lynch, J.D. 1978. A reassessment of the Telmatobiinae leptodactylid frogs of Patagonia. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas* **72**: 1-57.
- Maddison, W. P. 1993. Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* **42**: 576–581.
- Maddison, W. P., Donoghue, M. J. e Maddison, D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* **33**: 83-103.
- Maddison, W. P. e Maddison, D. R. 1992. *MacClade: Interactive Analysis of Phylogeny and Character Evolution*. Sinauer Association, Sunderland, Massachusetts.
- Maisey, J.G. 1991. Undetermined Santana frog. In: Maisey, J.G. (ed.). *Santana Fossils. An illustrated atlas*, p. 324-325. TFH Publications, Inc. Neptune City, New Jersey, U.S.A.
- Marshall L.G. e Sempere, T., 1993. Evolution of the Neotropical Cenozoic Land Mammal Fauna in its geochronologic, stratigraphic and tectonic context. In: Goldblatt, P. (ed.). *Biological relationships between Africa and South America*. P. 329-392. Yale University Press, New Haven and London.
- May, P., Reser, P. e Leiggi, P. 1994. Laboratory preparation. P. 113-153. In: P. Leiggi e P. May (eds.). *Vertebrate paleontological Techniques*. V.1. Cambridge University Press.
- Mendelson, J.R., da Silva, H.R. e Maglia, A.M. 2000. Phylogenetic relationships among marsupial frog genera (Anura: Hylidae: Hemiphractinae) based on evidence from morphology and natural history *Zoological Journal of the Linnean Society* **128**(2):125-148.
- Mezzalana, S. 1974. Contribuição ao conhecimento da estratigrafia e paleontologia do arenito Bauru. *Boletim do Instituto Geográfico e Geológico* **51**: 162 p.
- Milner, A.R. 1988. The relationships and origin of living amphibians In: M.J. Benton (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 1*,

- Systematics Association Special Volume No 35A, 59–102. Clarendon Press, Oxford.
- Nelson, G. e Platnick, N. I. 1991. Three-taxon statements: a more precise use of parsimony. *Cladistics* **7**: 351-366.
- Nixon, K.C. e Carpenter, J.M. 1993. On outgroups. *Cladistics* **9**: 413-426.
- Noble, G.K. 1926. The pectoral girdle of the brachycephalid frogs. *American Museum Novitates* **230**: 1–14.
- Nussbaum, R.A. e Wilkinson, M. 1989. On the Classification and Phylogeny of Caecilians (Amphibia: Gymnophiona), a Critical Review. *Herpetological Monographs* **3**: 1-42.
- Page, R.D.M. 1998-2001. Nexus Data Editor v. 0.5.0. (<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/rod.html>)
- Palmer, A. R. 1989. Techniques for mechanical extraction of smaller fossils. P. 208-212. *In*: R. M. Feldmann, R. E. Chapman and J. T. Hannibal (eds.), *Paleotechniques*. The Paleontological Society, Special Publication, no. 4.
- Pereira, M.J. & Feijó, F.J. 1994. Bacia de Santos. *Boletim Geociências Petrobrás* **8**(1): 219-234.
- Piveteau, J. 1937. Paléontologie de Madagascar. XXIII. Un Amphibien du Trias inferieur. *Annales de Paléontologie* **26**: 135–177.
- Pramuk, J. B. 2002. Combined evidence and cladistic relationships of West Indian toads (Anura: Bufonidae). *Herpetological Monographs* **16**:121–151.
- Price L.I. 1945. A new Reptile from the Cretaceous of Brasil. *Notas Preliminares e Estudos*. Divisão de Geologia e Mineralogia. Ministério da Agricultura. Rio de Janeiro, Brasil. **25**:1–8.
- Price, L.I.1950a. On a new Crocodilia, Sphagesaurus from the Cretaceous of the state of São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **22**: 77-83.
- Price, L.I. 1950b. Os crocodilídeos da fauna da formação Bauru, do Cretáceo terrestre do Brasil meridional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **22**: 473-490.
- Price, L.I. 1951. Um ovo de dinossaurio na formação Baurú, do Cretácico do estado de Minas Gerais. *Notas preliminares e Estudos*. Divisão de Geologia e Mineralogia **53**: 1-7.

- Price, L.I. 1953. Os quelônios da Formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. *Boletim do Departamento Nacional da Produção Mineral*, Divisão de Geologia e Mineralogia **147**: 1-36.
- Price L.I. 1955. Novos Crocodilídeos dos arenitos da Série Baurú, Cretáceo do Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **27**(4): 487–498.
- Price L.I. 1959. Sobre um crocodilídeo Notossúquio do Cretácico Brasileiro. *Boletim do Departamento Nacional da Produção Mineral*, Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro. **188**: 7–55.
- Queiroz, K., e Gauthier, J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic Zoologic* **39**: 307–322.
- Rage, J.-C. , 2006. *Triadobatrachus* (Salientia, Amphibia), hier et aujourd'hui. *Annales de Paléontologie* **92** (2006) 165–174.
- Rage, J.-C. e Roček, Z. 1989. Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936) an anuran amphibian from the Early Triassic. *Palaeontographica. Abteilung Palaeozoologie—Stratigraphie* **206**: 1–16.
- Reig, O.A. 1959. Primeros datos descriptivos sobre los anuros del Eocretáceo de la Provincia de Salta (Rep. Argentina). *Ameghiniana* **1**: 3-8.
- Reig, O. A. 1961. Noticia sobre un nuevo anuro fósil del Jurásico de Santa Cruz (Patagonia). *Ameghiniana* **2**(5): 73-78.
- Riccomini, C. 1997. Arcabouço estrutural e aspectos do tectonismo gerador e deformador da Bacia Bauru no Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Geociências* **27**:153-162.
- Rieppel, O. 1988. *Fundamentals of Comparative Biology*. Birkhauser Verlag, Basel.
- Roček, Z e Rage, J-C. 2000. Proanuram stages (*Triadobatrachus*, *Czatkobatrachus*). In: Heatwole, H e Carroll, R.L. (eds). *Amphibian Biology*. v. 4, *Palaeontology: the evolutionary history of amphibians*, p. 1283-1294. Surrey Beatty e Sons, Australia.
- Roček, Z. 2000. Mesozoic anurans. In: Heatwole, H e Carroll, R.L. (eds). *Amphibian Biology*. v. 4, *Palaeontology: the evolutionary history of amphibians*, p. 1295-1331. Surrey Beatty e Sons, Australia.
- Ruta, M., Coates, M.I. e Quicke, D.L.J. 2003. Early tetrapod relationships revisited. *Biological Reviews* **78**: 251-345.

- Santos, J.C., Coloma, L.A. e Cannatella, D.C, 2003. Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**: 12792–12797.
- Savage, J.M., 1973. The geographic distribution of frogs: patterns and predictions. *In: Vial JL (ed). Evolutionary biology of the anurans*. Columbia: Univ Missouri Press. p 351-445.
- Shubin, N.H. e Jenkins, F.A. Jr. 1995. An Early Jurassic jumping frog. *Nature*, **377**: 49-52.
- Soares, P.C., Landim, P.M.B., Fúlfaro, V.J. e Sobreiro Neto, A.F. 1980. Ensaio de caracterização do Cretáceo no Estado de São Paulo: Grupo *Bauru*. *Revista Brasileira de Geociências* **10**(3): 177-185.
- Sohl, N.F. 1989. Mechanical extraction of fossils: extraction by hammers chisels and picks. P. 204-207. *In: R. M. Feldmann, R. E. Chapman and J. T. Hannibal (eds.), Paleotechniques*. The Paleontological Society, Special Publication, no. 4.
- Song, J. e Parenti, L.R., 1995. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage, and nerves. *Copeia* **1999**(1): 114-118.
- Springer, V.G. e Johnson, G.D. 2000. Use and Advantages of Ethanol Solution of Alizarin Red S Dye for Staining Bone in Fishes. *Copeia* **2000**(1): 300-301.
- Suárez, J.M., 1969. Um quelônio da Formação Baurú. *In: Congresso Brasileiro de Geologia*, **33**, Salvador (BA), SBG. Anais: 168-176.
- Suárez, J.M., 1999. O sítio fossilífero de Pirapozinho, SP. *In: Schobbenhaus, C.; Campos, D.A.; Queiroz, E.T.; Winge, M.; Berbert-Born, M. (Edits.). Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Publicado na Internet no endereço: <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio032/sitio032.htm> .
- Suguio, K. 1973. *Calcretes of the Bauru Group (Cretaceous), Brazil: petrology and geological significance*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 236p.
- Taylor, W.R. e VanDyke, G.C. 1985. Revised procedure for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*. **9**:107–119.

- Tiemeier, O.W. 1940. The dermestid method of cleaning skeletons. University of Kansas Science Bulletin **26**(10):377-383.
- Trueb L. 1973. Bones, frogs and evolution. In: Vial JL (ed). *Evolutionary biology of the anurans*. Columbia: Univ Missouri Press. p 65–132.
- Trueb, L. 1993. Patterns of cranial diversity among the Lissamphibia. In: Hanken, J. and Hall, K. (eds). *The Skull*. Vol. 2. *Patterns of structural and systematic diversity*, p. 255-343. The University of Chicago Press, Chicago.
- Trueb, L. e Cloutier, R. 1991. A phylogenetic investigation of the inter- and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). In: Schultze, H.-P e Trueb, L. (eds). *Origins of the high groups of Tetrapods*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Trueman, J.W.H. 1998. Reverse Successive Weighting. *Systematic Biology* **47**(4): 733-737.
- Vences, M., J. Kosuch, S. Lo¨tters, A. Widmer, K.H. Jungfer, J. Ko¨hler, and M. Veith. 2000. Phylogeny and classification of poison frogs (Amphibia: Dendrobatidae), based on mitochondrial 16S and 12S ribosomal RNA gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **15**: 34–40.
- Vences, M., J. Kosuch, R. Boistel, C.F.B. Haddad, E. La Marca, and S. Lo¨tters. 2003. Convergent evolution of aposematic coloration in Neotropical poison frogs: a molecular phylogenetic perspective. *Organisms, Diversity & Evolution* **3**: 215–226.
- Verdade, V.K. 2005. *Relações filogenéticas entre as espécies dos gêneros Cycloramphus Tschudi 1838 e Zachaenus Cope 1866 (Anura, Leptodactylidae)*. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 170p.
- Washburne, C.W. 1930. Petroleum geology of the state of São Paulo. Brasil. *Boi. Comm. Geogr. Geol.* **22**: 1-282.
- Watrous, L. E. e Wheeler, Q. D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* **30**: 1-11.
- Wiens, J.J., Bonett, R.M. e Chippindale, P.T. 2005 Ontogeny Discombobulates Phylogeny: Paedomorphosis and Higher-Level Salamander Relationships *Systematic Biology* **54**: 91–110.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics. John Wiley e Sons, New York.

- Wilkinson, M. 1995. Arbitrary resolutions, missing entries, and the problem of zero-length branches in parsimony analysis. *Systematic Biology* **44**: 108-111.
- Wilkinson, M. e Nussbaum, R.A. 1996. On the Phylogenetic Position of the Uraeotyphlidae (Amphibia: Gymnophiona). *Copeia* **3**: 550-562.
- Wilkinson, M., Richardson, M.K., Gower, D.J. e Oommen, O.V. 2002. Extended embryo retention, caecilian oviparity and amniote origins. *Journal of Natural History* **36**: 2185– 2198.
- Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A.B., Riccomini, C., Campos, D.A. e Nava, W. 2006. Re-description of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Archosauria, Crocodylomorpha). *American Museum Novitates* **3512**: 1-40.
- Zweifel, R.G. 1956. Two pelobatid frogs from the Tertiary of North America and their relationships to fossil and recent forms. *American Museum Novitates* **1762**: 1-45.

APÊNDICE 1
Lista de Figuras

Figura 1 – Mapa de distribuição dos registros de anuros cretáceos na América do Sul.

Figura 2 – Mapa mostrando a localização do depósito fossilífero de Marília na Bacia Bauru (de Zaher *et al.*, 2006): 1 – rochas do embasamento Pré-cambriano; 2 – Bacia do Paraná (Ordoviciano ao Triássico); 3 – Formação Serra Geral (Cretáceo Inferior); 4 – Bacia Bauru (Cretáceo Superior).

Figura 3 – Coluna estratigráfica da seção estudada por Zaher *et al.* (2006), Formação Adamantina, 18 km a sudoeste de Marília.

Figura 4 – Alguns dos espécimes preparados pelo método seco. A, B e C- *Eleutherodactylus binotatus*.

Figura 5 – Alguns dos espécimes preparados pelo método de diafanização. A- *Eleutherodactylus fenestratus*; B- *Eleutherodactylus achatinus*; C- *Euparkerella brasiliensis*.

Figura 6A – Holótipo MZSP-PV 25. Vista dorsal. Escala 5 mm.

Figura 6B – Holótipo MZSP-PV 25. Vista dorsal. Escala: 5 mm. Lista de abreviaturas no Anexo.

Figura 7 – Parátipo MZSP-PV 26. Vista ventral. Escala: 5 mm. Lista de abreviaturas no Anexo.

Figura 8 – Exemplar MZSP-PV 27. Vista dorsal. Crânio incompleto. Escala: 5 mm.

Figura 9 – Exemplar MZSP-PV 28. Vista dorsal. Crânio incompleto. Escala: 5 mm.

Figura 10 – Anuro fóssil MZSP-PV 25. Vista lateral do crânio.

Figura 11 – Anuro fóssil MZSP-PV 27. Vista dorsal da região posterior do crânio. Setas: côndilos occipitais.

Figura 12 – Anuro fóssil MZSP-PV 25. Vista dorsal da região posterior do crânio. Seta: atlas.

Figura 13 – Anuro fóssil MZSP-PV 27. Vista ventral do crânio. Escala 1 cm.

Figura 14 – Anuro fóssil MZSP-PV 26. Detalhe da fusão entre os elementos da cintura escapular. Escala 1 mm.

Figura 15 – Anuro fóssil MZSP-PV 26. Detalhe da vértebra pré-sacral IV (seta).

Figura 16 – *Discoglossus pictus* MZUSP 94894. Vista dorsal do crânio. Escala 5 mm.

Figura 17 – *Discoglossus pictus* MZUSP 94894. Vista ventral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 18 – *Discoglossus pictus* MZUSP 94894. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 19 – *Discoglossus pictus* MZUSP 94894. Detalhe da vértebra sacral.

Figura 20 – *Discoglossus pictus* MZUSP 94894. Detalhe das costelas.

Figura 21 – *Alytes obstetricans* MZUSP 11469. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 22 – *Alytes obstetricans* MZUSP 11469. Vista anterior da escápula direita.

Figura 23 – *Alytes obstetricans* MZUSP 11469. Detalhe da vértebra sacral. Escala 5 mm.

Figura 24 – *Barycholos pulcher* MZUSP 54892. Vista dorsal anterior do crânio.

Figura 25 – *Eleutherodactylus binotatus* MZUSP 13938. Detalhe do atlas. Escala 5 mm.

Figura 26 – *Eleutherodactylus binotatus* MZUSP 13938. Vista dorsal da vértebra sacral. Escala 5 mm.

Figura 27 – *Eleutherodactylus binotatus* MZUSP 13938. Urostilo. a- vista lateral; b- vista dorsal. Escala 5 mm.

Figura 28 – *Holoaden bradei* MZUSP 94516.
Vista dorsal anterior do crânio.

Figura 29 – *Holoaden bradei* MZUSP 94516.
Vista dorsal do crânio. Escala 5 mm.

Figura 30 – *Holoaden bradei* MZUSP 94516.
Vista anterior do crânio. Escala 1mm.

Figura 31 – *Holoaden bradei* MZUSP 94516.
Vista dorsal da supra-escápula direita.

Figura 32 – *Ischnocnema quixensis* MZUSP 74478. Vista ventral da cintura escapular.
Escala 1mm.

Figura 33 – *Itapotihyla langsdorffii* MZUSP 128340. Detalhe da vértebra sacral. Escala 5 mm.

Figura 34 – *Itapotihyla langsdorffii* MZUSP 128340. Detalhe extremidade proximal da cintura pélvica.

Figura 35 – *Itapotihyla langsdorffii* MZUSP 128340. Vista dorsal da cintura pélvica. Escala 5 mm.

Figura 36 – *Pseudis paradoxa* MZUSP 70838. Vista dorso-lateral da escápula direita.

Figura 37 – *Pseudis paradoxa* MZUSP 70838. Detalhe da supra-escápula.

Figura 38 – *Pseudis paradoxa* MZUSP 70838. Vista dorsal do tibial e fibular direitos. Escala 5 mm.

Figura 39 – *Agalychnis callydrias* MZUSP 80461. Vista dorsal do crânio. Escala 5 mm.

Figura 40 – *Agalychnis callydrias* MZUSP 80461. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 41 – *Agalychnis callydrias* MZUSP 80461. Vista ventral da cintura escapular. Escala 5 mm.

Figura 42 – *Phyllomedusa bahiana* MZUSP 81289. Detalhe da vértebra sacral.

Figura 43 – *Phyllomedusa bahiana* MZUSP 81289. Detalhe da protuberância dorsal do ílio.

Figura 44 – *Allophryne ruthveni* MZUSP 63842. Vista dorsal do pré-maxilar direito. Escala 1 mm

Figura 45 – *Allophryne ruthveni* MZUSP 63842. Detalhe da vértebra sacral.

Figura 46 – *Hyalinobatrachium eurygnatum* MZUSP 105290. Vista dorsal do crânio. Escala 5 mm.

Figura 47 – *Hyalinobatrachium eurygnatum* MZUSP 105290. Vista ventral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 48 – *Hyalinobatrachium eurygnatum* MZUSP 105290. Vista anterior do crânio.

Figura 49 – *Hyalinobatrachium eurygnatum* MZUSP 105290. Vista dorsal da coluna vertebral.

Figura 50 – *Hyalinobatrachium eurygnatum* MZUSP 105290. Vista dorsal do tibial e fibular direitos. Escala 5 mm.

Figura 51 – *Edalorhina perezi* MZUSP 94845. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 52 – *Edalorhina perezi* MZUSP 94845. Vista ventral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 53 – *Hydrolaetare schimdti* MZUSP 1450. Vista dorsal do crânio.

Figura 54 – *Hydrolaetare schimdti* MZUSP 1450. Detalhe da vista lateral posterior do crânio. Escala 5 mm.

Figura 55 – *Leptodactylus labyrinthicus* MZUSP 8828. Detalhe da região anterior da coluna vertebral. Escala 5 mm.

Figura 56 – *Leptodactylus labyrinthicus* MZUSP 8828. Detalhe da extremidade proximal da cintura pélvica.

Figura 57 – *Lithodytes lineatus* MZUSP 95554. Vista dorsal do crânio. Escala 5 mm.

Figura 58 – *Lithodytes lineatus* MZUSP 95554. Vista ântero-dorsal do crânio. Escala 5 mm.

Figura 59 – *Lithodytes lineatus* MZUSP 95554. Vista ventral do crânio. Escala 5 mm..

Figura 60 – *Lithodytes lineatus* MZUSP 95554. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm..

Figura 61 – *Rupirana cardosoi* MZUSP 76018. Vista anterior do crânio.

Figura 62 – *Rupirana cardosoi* MZUSP 76018. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 63 – *Cycloramphus fuliginosus* MZUSP 9850. Vista dorsal do crânio. Escala 5 mm.

Figura 64 – *Cycloramphus fuliginosus* MZUSP 9850. Vista dorsal da cintura pélvica. Escala 5 mm.

Figura 65 – *Odontophrynus americanus* MZUSP 821. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 66 – *Odontophrynus americanus* MZUSP 821. Vista dorsal do crânio. Escala 5 mm.

Figura 67 – *Odontophrynus americanus* MZUSP 821. Vista ventral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 68 – *Rhinoderma darwini* MZUSP 59610. Detalhe da região anterior da coluna vertebral.

Figura 69 – *Zachaenus parvulus* MZUSP 102074. Vista dorsal do crânio. Escala 5 mm.

Figura 70 – *Zachaenus parvulus* MZUSP 102074. Vista anterior do crânio. Escala 1 mm.

Figura 71 – *Zachaenus parvulus* MZUSP 102074. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 72 – *Zachaenus parvulus* MZUSP 102074. Detalhe do ramo anterior do pterigóide em vista ventral .

Figura 73 – *Zachaenus parvulus* MZUSP 102074. Vista dorsal da coluna vertebral. Escala 5 mm.

Figura 74 – *Hylodes nasus* MZUSP 113540. Vista ventral da região anterior do crânio.

Figura 75 – *Hylodes nasus* MZUSP 113540. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 76 – *Dendrobates galactonotus* MZUSP 100239. Vista lateral do urostilo. Escala 5 mm.

Figura 77 – *Atelopus ignescens* MZUSP 103109. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 78 – *Dendrophryniscus brevipollicatus* MZUSP 103523. Vista dorsal da região posterior do crânio. Escala 5 mm.

Figura 79 – *Dendrophryniscus brevipollicatus* MZUSP 103523. Vista lateral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 80 – *Cophixalus riparius* MZUSP 36330. Vista ventral do crânio. Escala 5 mm.

Figura 81 – *Cophixalus riparius* MZUSP 36330. Vista anterior da cintura escapular.

Figura 82 – *Hyperolius* sp. MZUSP 5019. Vista dorsal do crânio. Escala 5 mm.

Figura 83 – *Hyperolius* sp. MZUSP 5019. Vista ventral da cintura escapular. Escala 5 mm.

Figura 84 – Árvore mais parcimoniosa encontrada a partir da análise da matriz de 86 caracteres e 45 táxons, com 582 passos, índice de consistência (CI) de 0,239, índice de retenção (RI) de 0,435. Os pontos em vermelho e os números correspondem aos nós que sustentam os grupos.

Figura 85 – Árvore mais parcimoniosa encontrada a partir da análise da matriz de 86 caracteres e 45 táxons, com 582 passos, índice de consistência (CI) de 0,239, índice de retenção (RI) de 0,435. Os números correspondem aos caracteres que sustentam cada grupo.

Figura 86 – Árvore mais parcimoniosa, com 582 passos. Os números correspondem ao número de passos para cada ramo.

APÊNDICE 2
Lista do material examinado

APENDICE 2

Lista dos exemplares de anuros usados neste estudo para comparações, separados por família. As famílias bem como os táxons estão ordenados alfabeticamente. Ao lado dos nomes dos exemplares encontra-se o acrônimo do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (**MZUSP**), seguido do número de tombo. Os espécimes preparados pela técnica de diafanização estão indicados pela letra “D” enquanto que os espécimes secos, preparados no dermestário, estão indicados pela letra “S”, ambos entre parênteses.

Família BOMBINATORIDAE Gray, 1825

Subfamília ALYTINAE Fitzinger, 1843

***Alytes obstetricans* MZUSP 11469 (D)**

Subfamília DISCOGLOSSINAE Günther, 1858

***Discoglossus pictus* MZUSP 94894 (D)**

Família ALLOPHRYNIDAE Goin, Goin e Zug, 1978

***Allophryne ruthveni* MZUSP 63842 (D)**

Família BUFONIDAE Gray, 1825

***Atelopus ignescens* MZUSP 103109 (D); 92459 (D)**

***Atelopus walkeri* MZUSP 55601 (D)**

***Dendrophryniscus brevipollicatus* MZUSP 103523 (D)**

***Dendrophryniscus minutus* MZUSP 80584 (D)**

Família CENTROLLENIDAE Taylor, 1951

***Centrolene prosoblepon* MZUSP 94821 (D)**

***Cochranella oyampiensis* MZUSP 105136 (D)**

***Hyalinobatrachium eurygnatum* MZUSP 105290 (D)**

***Hyalinobatrachium uranoscopum* MZUSP 104895 (D)**

Família DENDROBATIDAE Cope, 1865 (1850)

***Colostethus pulchellus* MZUSP 115002 (D)**

***Dendrobates galactonotus* MZUSP 100239 (D)**

***Epipedobates femoralis* MZUSP 63884 (D)**

***Epipedobates flavopictus* MZUSP 90898 (D)**

Família HYLIDAE Rafinesque, 1815

Subfamília HEMIPHRACTINAE Peters, 1862

***Flectonotus fissilis* MZUSP 128006 (D)**

***Gastrotheca marsupiata* MZUSP 52036 (D)**

Subfamília HYLINAE Rafinesque, 1815

***Acris crepitans* MZUSP 118650 (D)**

***Bokermannohyla circumdata* MZUSP 3897 (S)**

***Hypsiboas faber* MZUSP 893 (S); 55703 (S)**
***Itapotihyla langsdorffii* MZUSP 128340 (S)**
***Osteocephalus taurinus* MZUSP 95813 (S)**
***Pseudis paradoxa* MZUSP 70838 (D)**

Subfamília PHYLLOMEDUSINAE Günther, 1858

***Agalychnis callydrias* MZUSP 80461 (D)**
***Phyllomedusa bahiana* MZUSP 81289 (D)**

Família LEPTODACTYLIDAE Werner, 1896 (1838)

Subfamília BRACHYCEPHALINAE Günther, 1858

***Barycholos pulcher* MZUSP 54892 (D)**
***Barycholos savagei* MZUSP 71781 (D)**
***Eleutherodactylus binotatus* 13938 (S)**
***Eleutherodactylus fenestratus* MZUSP 61969 (D)**
***Euparkerella brasiliensis* MZUSP 95496 (D)**
***Holoaden bradei* MZUSP 94516 (D)**
***Ischnocnema quixensis* MZUSP 74478 (D)**
***Phrynopus* sp. MZUSP 76996 (D)**

Subfamília CYCLORAMPHINAE Bonaparte, 1850

***Cycloramphus fuliginosus* MZUSP 9850 (S)**
***Rupirana cardosoi* MZUSP 76018 (D)**
***Thoropa miliaris* MZUSP 56896 (D), 4538 (S)**
***Zachaeus parvulus* MZUSP 102074 (D)**

Subfamília HYLODINAE Günther, 1858

***Crossodactylus gaudichaudii* MZUSP 15076 (S); 11399 (D)**
***Hylodes nasus* MZUSP 113540 (D)**

Subfamília LEPTODACTYLINAE Werner, 1896 (1838)

***Adenomera hylaedactyla* MZUSP 129587 (D)**
***Edalorhina perezii* MZUSP 94845 (D)**
***Hydrolaetare schmidtii* MZUSP 1450 (S)**
***Leptodactylus labyrinthicus* MZUSP 8828 (S)**
***Lithodytes lineatus* MZUSP 95554 (D)**
***Physalaemus fuscomaculatus* MZUSP 4631 (D)**

Subfamília ODONTOPHRYNINAE Lynch, 1969

***Odontophrynus americanus* MZUSP 26268 (D), 821 (S)**

Família RHINODERMATIDAE Bonaparte, 1850

***Rhinoderma darwinii* MZUSP 59610**

Família BREVICIPITIDAE Bonaparte, 1850

Subfamília HYPEROLIINAE Laurent, 1943

***Hyperolius* sp. MZUSP 5019 (S)**

Família MICROHYLIDAE Günther, 1858 (1843)

Subfamília GENYOPHRYNINAE Boulenger, 1890

***Cophixalus riparius* MZUSP 36330 (D)**

Família RANIDAE Rafinesque-Schmaltz, 1814

Subfamília RANINAE Rafinesque-Schmaltz, 1814

***Rana palmitis* MZUSP 106870 (D)**

APÊNDICE 3
Tabelas

APENDICE 3

TABELAS

Tabela I – Medidas (em milímetros) dos ossos mais completos do fóssil. Holótipo MZSP-PV 25

	MZSP-PV 25	MZSP-PV 26	MZSP-PV 27	MZSP-PV 28
Largura entre as extremidades das cápsulas óticas	12	16	13,1	12,2
Comprimento do crânio (entre o pré-maxilar e a borda posterior do exociptal)	12,5			
Comprimento do Frontoparietal	6,8	8,7		5,9
Comprimento do maxilar	8,1			
Comprimento das diapófises sacrais (entre as extremidades)	6,6			
Largura da extremidade da diapófise sacral	1,1			
Comprimento do urostilo	9,7			
Comprimento da escápula	5,4	6,3		
Comprimento do úmero	10	12,3		
Comprimento do ílio	11,8			
Comprimento do fêmur	14			
Comprimento do tíbiofibula	15,5			

Taxa	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	26	27	28	
Discoglossus	0	1	1	0	0	2	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	2	0	1	2	1
Alytes	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	2	0	1	1
Barycholos	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	1
Eleutherodactylus	0	?	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
Euparkerella	1	1	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1
Holoaden	0	0	2	0	1	0	2	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
Ischnocnema	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0	2	0	1	1
Phrynosopus	0	1	2	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
Flectonotus	1	0	1	0	1	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	1	1
Gastrotheca	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	1	0	1	1
Acris	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	0	2	0	1	1
Bokermannohyla	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	1	0	1	1
Hypsiboas	1	0	1	0	1	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	0	1	0	1	1
Itapotihyla	1	1	1	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	1
Osteocephalus	0	1	1	0	0	2	0	0	4	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	1	1
Pseudis	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1
Agalychnis	1	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1
Phyllomedusa	1	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1
Allophryne	1	1	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	?	1	1	0	1	1
Cochranella	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	1	0	1	1
Centrolenella	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	2	0	1	0	1
Hyalinobatrachium	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	2	0	1	0	1
Adenomera	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
Edalorhina	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
Hydrolaetare	1	1	1	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
Leptodactylus	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1
Lithodytes	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1
Physalaemus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1
Rupirana	1	0	0	0	1	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1
Cycloramphus	0	1	1	1	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	1	1	0	2	1
Odontophrynus	1	1	1	0	0	0	0	0	3	2	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Rhinoderma	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Zachaeus	0	1	1	1	1	1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1
Crossodactylus	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	0	0	1	1
Hylodes	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	2	0	2	0	1
Colostethus	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
Dendrobates	1	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Epipedobates	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Thoropa	1	1	0	0	1	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	2	0	0	0	0
Atelopus	1	1	1	0	?	0	0	0	3	2	?	2	0	0	1	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Dendrophryniscus	0	1	2	0	?	0	0	0	?	1	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0
Cophixalus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
Hyperolius	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	-	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	2	0	1	1
Rana	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	1	1	0	1	1
FOSSIL	1	0	1	0	2	0	0	0	3	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	0	1	0	?

Tabela II - Matriz de dados usados na análise com 45 táxos e 86 caracteres osteológicos. (continua)

Taxa	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
Discoglossus	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	2	2	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	1
Alytes	0	0	0	?	?	1	1	1	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	1	0	0	1
Barycholos	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	0	1
Eleutherodactylus	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	2	0	1
Euparkerella	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	2	0	2
Holoaden	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	0	1
Ischnocnema	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	1	1	0	2
Phrynosus	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	2	0	2
Flectonotus	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	2	2	0	1	2	0	0	0	1
Gastrotheca	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	1	1	0	2	0	1	0	1
Acris	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	1
Bokermannohyla	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	1	0	2
Hypsiboas	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	1	0	2
Itapothyla	0	1	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	1	0	1
Osteocephalus	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	1	0	2
Pseudis	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2
Agalychnis	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	2	0	2
Phyllomedusa	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	2	0	2
Allophryne	1	1	1	-	-	0	1	0	0	1	0	1	0	1	2	?	?	?	?	?	?	?	2	-	-	-	0	1
Cochranella	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1
Centrolenella	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hyalinobatrachium	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0
Adenomera	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	2	1	2
Edalorhina	0	1	0	0	?	1	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	1	0	3	0	2	0	1
Hydrolaetare	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	2
Leptodactylus	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	2	0	1
Lithodytes	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	2	0	2
Physalaemus	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	2	0	1
Rupirana	2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	1	2	1	2	0	2
Cycloramphus	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	?	1	1	0	0	1	0	2	0	2
Odontophrynus	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	2	1	1
Rhinoderma	0	1	1	-	-	2	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	0	0	1	?	?	?	?	2	0	2	0	1
Zachaeus	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	2	0	2
Crossodactylus	0	1	0	0	1	3	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	2	1	0	0	1	0	1	0	2
Hylodes	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2	0	1	1	2
Colostethus	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	3	2	0	1	0	0	1	0	-	-	0	3	0	1	0	0
Dendrobates	0	1	1	-	-	3	0	0	1	1	1	0	3	2	0	1	0	0	1	0	-	-	2	?	?	?	0	0
Epipedobates	0	1	?	1	1	1	1	0	1	1	1	0	3	2	0	1	0	0	1	0	-	-	?	1	0	1	?	0
Thoropa	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	2	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1
Atelopus	0	1	1	-	-	3	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	1	0	1	2	0	1	0	2	0	2	0	0
Dendrophryniscus	1	1	1	-	-	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0	1
Cophaxalus	0	1	0	-	-	1	1	1	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	-	-	0	3	0	2	0	1
Hyperolius	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	0	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	1	0	2
Rana	1	1	0	?	?	1	1	0	0	0	1	0	1	2	1	0	?	?	?	0	2	?	?	2	0	1	0	1
FOSSIL	0	1	0	?	1	?	0	0	0	0	1	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?	0	1	2	1	2	1	2

Tabela II - Matriz de dados usados na análise com 45 táxos e 86 caracteres osteológicos. (continuação)

Taxa	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86
Discoglossus	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	2	2	1	0	1	1	1	0
Alytes	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	2	1	1	1	0	0	1	1	0
Barycholos	1	0	1	1	0	0	1	0	2	2	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	3	1	0	0	0
Eleutherodactylus	1	1	1	1	0	0	1	0	3	2	0	1	2	2	2	2	1	0	0	0	2	1	0	1	1	3	1	0	1	0
Euparkerella	1	0	1	1	0	0	1	0	2	2	0	1	2	2	0	1	2	2	2	0	2	1	1	0	0	1	3	0	1	0
Holoaden	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0
Ischnocnema	1	1	1	1	0	0	1	0	2	2	?	?	?	?	0	1	0	2	0	2	1	1	0	0	?	?	?	?	0	0
Phrynosopus	1	0	1	1	0	0	1	0	2	2	0	1	2	1	2	1	0	0	0	1	1	1	0	3	1	1	0	0	0	0
Flectonotus	1	1	0	1	0	0	1	0	2	1	0	1	2	1	1	1	0	1	0	0	2	1	0	1	1	0	1	0	1	0
Gastrotheca	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0
Acris	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	2	2	0	1	0	1	0	0	2	1	2	0	1	0	0	0	1	0
Bokermannohyla	1	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	2	2	0	0	0	2	0	2	0	1	2	3	0	0	0	0	1	0
Hypsiboas	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	2	2	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0
Itapothyla	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	1	1	2	2	0	0	0	0	0	0	2	1	1	3	0	0	0	1	1	0
Osteocephalus	1	0	1	1	0	0	1	1	2	1	1	1	2	2	0	0	0	0	1	0	2	1	1	3	0	0	0	0	1	0
Pseudis	1	0	1	1	0	0	1	0	2	2	0	1	2	2	0	2	1	0	0	0	2	0	2	3	0	1	3	0	0	0
Agalychnis	1	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	2	0	0	3	1	1	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1	1	0
Phyllomedusa	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	3	1	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	1	0
Allophryne	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1	2	1	0	1	0	1	0	0	2	1	1	3	0	0	0	0	1	0
Cochranella	1	1	0	1	0	1	1	2	1	1	?	?	2	0	0	1	0	0	0	1	1	1	2	2	0	0	1	0	1	1
Centrolenella	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Hyalinobatrachium	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1
Adenomera	1	1	1	1	0	0	1	0	1	2	0	1	2	2	0	1	0	1	0	0	2	1	1	0	1	2	1	0	1	0
Edalorhina	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	2	2	0	1	0	1	0	0	2	1	1	2	1	1	0	1	0	1
Hydrolaetare	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	2	0	0	1	0	0	0	2	1	1	1	1	3	1	0	0	0
Leptodactylus	1	0	1	1	1	0	0	0	2	1	0	1	2	2	0	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	3	1	0	0	0
Lithodytes	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0	1	2	2	2	2	1	0	1	0	2	1	0	2	2	1	3	0	0	0
Physalaemus	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2	2	0	1	0	2	0	2	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0
Rupirana	1	0	1	1	0	0	1	0	2	2	0	1	2	2	2	2	1	0	0	0	2	1	2	0	1	3	1	0	0	0
Cycloramphus	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	2	2	0	1	0	1	0	2	1	1	0	0	1	4	0	0	0	0
Odontophrynus	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	?	2	0	0	2	2	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0
Rhinoderma	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	2	2	2	1	0	1	1	2	0	0	1	0	1	0	0	0
Zachaeus	1	0	1	1	0	0	1	0	2	1	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0
Crossodactylus	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0	1	2	2	2	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	2	1	0	1	0
Hylodes	1	0	1	1	0	0	0	0	2	2	0	1	2	1	0	1	0	1	0	2	1	1	0	0	1	2	1	0	1	0
Colostethus	1	0	0	1	0	0	1	0	2	2	0	1	2	1	1	2	1	1	0	0	2	1	0	0	1	3	0	0	0	0
Dendrobates	1	0	1	1	0	0	1	0	2	2	0	1	2	1	2	2	1	1	0	2	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0
Epipedobates	1	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	1	2	2	2	2	1	1	0	2	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0
Thoropa	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2	2	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
Atelopus	1	0	?	1	1	?	1	0	1	0	?	?	?	0	?	2	2	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
Dendrophryniscus	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	?	?	1	2	?	1	0	1	1	0	?	?	1	1	0	0	1	0
Cophixalus	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	2	1	0	4	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
Hyperolius	1	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	1	0	2	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0
Rana	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	2	2	2	0	0	1	0	1	0	1	3	3	1	1	1	0	0	0
FOSSIL	1	1	1	1	0	0	1	0	1	2	0	1	2	2	2	0	1	2	0	2	?	?	1	0	1	3	1	0	1	0

Tabela II - Matriz de dados usados na análise com 45 táxos e 86 caracteres osteológicos. (continuação)

APÊNDICE 4

Abreviaturas

APENDICE 4

ABREVIATURAS

AgSp - ânguloesplénico
as.Pesf - asa do paraesfenóide
bd.FP - borda do frontoparietal
Clit - cleitro
Clv - clavícula
CO - cápsula ótica
cond.Um – côndilo umeral
Cor - coronóide
cr.d.II - crista dorsal do ílio
cv.Glen - cavidade glenóide
d.Scr - diapófise sacral
Dt - dentário
Esc - escápula
Esft - esfenetímóide
Esq - esquamosal
Fbl - fibular
fc.v.Cr - face ventral do crânio
Fe - fêmur
Flg - falange
FP – frontoparietal
II - ílio
Mtc – metacarpal
Mx - maxilar
Np - neopalatino
Ns - nasal
OMm - osso Mentomeckeliano
Pesf - paraesfenóide
Pmx - pré-maxilar
pr.m.Cor - processo medial do coronóide
pr.mx.Ns - processo maxilar do nasal
pr.Trv - processo transversal
Pt - pterigóide
r.m.Pt - ramo medial do Pterigóide
RdUI - radioulna
SupEsc - supra-escápula
TbFb - tibiofibula
Tbl – tibial
Um - úmero
Um.dir – úmero direito
Urt - urostilo
v.PrScr – vértebra pré-sacral
v.Scr - vértebra sacral