

Mauricio da Cruz Forlani

Morfologia do gênero *Chiasmocleis* Méhely,  
1904 (Anura, Microhylidae, Gastrophryninae),  
e suas implicações filogenéticas.

Morphology of the genus *Chiasmocleis*  
Méhely, 1904 (Anura, Microhylidae,  
Gastrophryninae), and its phylogenetic  
implication.

São Paulo

2010

Mauricio da Cruz Forlani

Morfologia do gênero *Chiasmocleis* Méhely,  
1904 (Anura, Microhylidae, Gastrophryninae),  
e suas implicações filogenéticas.

Morphology of the genus *Chiasmocleis*  
Méhely, 1904 (Anura, Microhylidae,  
Gastrophryninae), and its phylogenetic  
implications.

Dissertação apresentada ao Instituto  
de Biociências da Universidade de  
São Paulo, para a obtenção de Título  
de Mestre em Ciências, na Área de  
Zoologia.

Orientador(a): Hussam El Dine Zaher

São Paulo

2010

---

Forlani, Mauricio da Cruz  
Morfologia do gênero *Chiasmocleis*  
Méhely, 1904 (Anura, Microhylidae,  
Gastrophryninae), e suas implicações  
filogenéticas.  
138 pp.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de  
Biociências da Universidade de São Paulo.  
Departamento de Zoologia.

1. *Chiasmocleis* 2. Microhylidae 3.  
Filogenia I. Universidade de São Paulo.  
Instituto de Biociências. Departamento de  
Zoologia.

Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof. Dr. Hussam El Dine Zaher

Orientador

Aos meus pais pelo apoio  
e confiança nas minhas escolhas.  
Aos meus avós pelo exemplo de vida

## 1. Resumo

Dentre os 20 gêneros de Microhylidae reconhecidos para o Novo Mundo, o gênero *Chiasmocleis* é considerado o mais diversificado, contendo 25 espécies amplamente distribuídas pela América do Sul ao leste dos Andes e ao sul da América Central. O gênero carece de uma análise filogenética que proponha uma hipótese de parentesco robusta entre a maioria das espécies, que teste objetivamente o seu monofiletismo e que o posicione dentro da irradiação de microhylídeos neotropicais. A análise comparada da morfologia de 18 espécies de *Chiasmocleis*, mais 19 espécies pertencentes a 15 gêneros de microhylídeos neotropicais resultou em uma matriz de 116 caracteres, 48 referentes à morfologia externa e 68 osteológicos. Através de uma análise cladística esta matriz foi analisada no programa TNT, resultando em duas árvores igualmente parcimoniosas, com 490 passos, índice de consistência 0.308 e índice retenção 0.562. O monofiletismo do gênero *Chiasmocleis* é rejeitado, com o gênero *Syncope* enraizando-se no ápice da linhagem formada pelas espécies do gênero *Chiasmocleis*. Além disso, *C. panamensis* não se agrupa com as demais espécies do gênero, se posicionando como o grupo-irmão do clado formado pelos gêneros *Relictivomer*, *Elachistocleis*, *Dasytops*, *Synapturanus*, *Myersiella* sendo este o clado irmão das demais espécies de *Chiasmocleis* mais *Syncope*. A topologia encontrada agrupa as espécies de menor tamanho, nos ramos mais derivados na irradiação americana de microhylídeos, sugerindo uma tendência evolutiva a redução do tamanho corporal. Embora não se tenha traçado um perfil geral das conseqüências da redução do tamanho no grupo, características da cintura escapular sugerem a retenção de estados pedomorficos nas espécies miniaturalizadas.

## 2. Abstract

Among the 20 recognized genera of the New World Microhylidae, *Chiasmocleis* is the most diverse, containing 25 species widely distributed throughout South America east of the Andes and south of Central America. The genus lacks a robust hypothesis of relationship between its species, and its monophyly has never been adequately tested. In this work a phylogenetic analysis is employed to specifically address those issues and to position *Chiasmocleis* among American microhylids. Comparative analysis of the morphology of 18 species of *Chiasmocleis*, and 19 species from 15 genera of Neotropical microhylids resulted in a matrix of 116 characters, 48 concerning the external morphology and 68 osteological. This matrix was analyzed in a cladistic framework with the program TNT, resulting in a single most parsimonious tree with 490 steps, consistency index 0.308 and retention index 0.562. The monophyly of the genus *Chiasmocleis* is rejected, with the genus *Syncope* rooting at the apex line formed by species of the genus *Chiasmocleis*. In addition, *C. panamensis* did not group with other species in the genus, and is positioned as the sister group to the clade formed by *Relictivomer*, *Elachistocleis*, *Dasytops*, *Synapturanus*, *Myersiella*, this clade being the sister group of the other species of *Chiasmocleis* plus *Syncope*. The topology found positioned the smaller species in the more derived branches, suggesting an evolutionary trend of reduction of body size in the new world microhylid lineage. Although the present work has not drawn a general profile of the consequences of miniaturization in the group, characteristics of the shoulder girdle suggest the retention of pedomorphic states in smaller species..

---

### 3. Introdução

Dentre as 49 famílias reconhecidas para os anuros, a família Microhylidae se destaca pela sua grande diversidade morfológica e ecológica. Atualmente esta família é composta por 68 gêneros e 466 espécies, alocadas em 11 subfamílias (Asterophryinae, Cophylinae, Dyscophinae, Gastrophryinae, Hoplophryinae, Kalophryinae, Melanobatrachinae, Microhyliinae, Otophryinae, Phrynomerinae e Scaphiophryinae), e distribuídas pelas três Américas, África sub-saariana, Madagascar, sudeste Asiático e norte da Austrália (Frost, 2010). Dos 68 gêneros, 20 ocorrem no Novo Mundo, sendo dois na América do Norte e América Central (*Gastrophryne*, *Hypopachus*), quatro pela América Central e América do Sul (*Chiasmocleis*, *Elachistocleis*, *Nelsonophryne*, *Relictivomer*) e 14 estão restritos à América do Sul (*Adelastes*, *Altigius*, *Arcovomer*, *Ctenophryne*, *Dasytops*, *Dermatonotus*, *Hamptophryne*, *Hyophryne*, *Melanophryne*, *Myersiella*, *Otophryne*, *Stereocyclops*, *Synapturanus*, *Syncope*).

A maioria dos microhilídeos apresenta tamanho reduzido (9 a 100 mm), e são essencialmente terrestres ou semi-fossoriais, embora existam gêneros arborícolas. A diversidade morfológica dentro da família é marcante, com espécies de corpo achatado ou globoso com a cabeça pequena e afinada, até espécies com corpo reduzido e delgado. As espécies totalmente arborícolas apresentam discos digitais desenvolvidos, enquanto que as espécies terrestres possuem dedos longos, sem quaisquer expansões (Duellman & Trub, 1986). A grande diversidade de habitats utilizados pelos microhilídeos e sua morfologia diversificada fazem com que não haja um padrão ecológico ou morfológico uniforme para a família (Wu, 1994).

As diferenças osteológicas encontradas entre as espécies de Microhylidae atingem um grau raramente visto em outras famílias de anuros (Parker, 1934). Um reflexo desta variação osteológica é o número proporcionalmente alto de gêneros monotípicos (Wild,

1995). Dois fatores contribuem para esta característica do grupo: a evolução repetida da fossorialidade, com a presença de um mosaico de características ligadas a este hábito, principalmente no que diz respeito à ossificação do crânio (Emerson, 1971), e o tamanho reduzido de diversas espécies. O entendimento das causas da grande variabilidade morfológica passa pela determinação da relação entre forma, tamanho e hábitos, necessitando de conhecimento adicional sobre o comportamento, ecologia e morfologia de diversos gêneros, de forma que as hipóteses que explicam a evolução da forma e a diversidade morfológica no grupo possam ser testadas dentro de um arcabouço filogenético.

Comparando com a maioria dos anuros do Novo Mundo, os microhilídeos são relativamente raros na natureza, provavelmente devido ao hábito fossorial e curta temporada de reprodução (reprodução explosiva) observado na maioria das espécies. Estes fatores podem explicar a carência de estudos taxonômicos e sistemáticos e a pequena quantidade de representantes da família na maioria das coleções (Duellman & Trueb, 1986).

Trabalhos filogenéticos abordando o relacionamento dos táxons alocados dentro da família Microhylidae são limitados (Parker, 1934; Zweifel, 1986; Donnelly *et al.*, 1990; Wu, 1994; Wild, 1995; Greenbaum, 2006; Frost, *et al.*, 2006; Van der Meijden *et al.*, 2007). O primeiro trabalho clássico, e ainda hoje bastante utilizado, consiste na revisão realizada por Parker (1934), onde foram reconhecidos 43 gêneros e 191 espécies alocadas em sete subfamílias. Parker (1934) define a família Microhylidae a partir da combinação de 12 caracteres não exclusivos.

Wu (1994) realizou uma extensa análise morfológica da família Microhylidae que abrangeu 188 caracteres para 105 espécies pertencentes a 56 gêneros. Nesta análise, os gêneros *Hemisus* e *Rhynophrynus* agruparam com os táxons da família Brevicipitidae,



levando o autor a considerar a família Microhylidae como sendo polifilética. Das sete subfamílias reconhecidas por Parker (1934), Wu reconheceu apenas Cophylinae e Microhyliinae.

Recentemente, Frost *et al.* (2006) combinaram os caracteres morfológicos larvais de Haas (2003) a uma análise molecular e encontraram 30 sinapomorfias morfológicas para a família. Nesta análise, Microhylidae emerge como o grupo-irmão de um clado formado pelas famílias Hemisotidae, Brevicipitidae, Hyperoliidae e Arthroleptidae.

O estudo exclusivo das relações entre os microhilídeos neotropicais teve seu início com Zweifel (1986), que assumiu o monofiletismo dos microhylídeos neotropicais (Figura 1). A principal sinapomorfia apontada por Zweifel (1986) para o clado dos microhilídeos do Novo Mundo é a frequência de um cariótipo com 22 cromossomos, condição ausente nos gêneros do Velho Mundo. Trabalhos mais recentes envolvendo este grupo de microhilídeos foram realizados por Donnelly *et al.* (1990) e Wild (1995) (Figura 2). O primeiro estudo analisou detalhadamente a morfologia dos girinos, enquanto que o segundo apresentou uma filogenia embasada nas informações morfológicas levantadas por Zweifel (1986) e Donnelly *et al.* (1990). A análise filogenética apresentada por Wild (1995) sustenta o monofiletismo dos microhilídeos neotropicais proposto por Zweifel (1986). Entretanto, estes trabalhos ainda sofrem de uma amostragem limitada, tanto de táxons pertencentes a outras subfamílias, como de caracteres morfológicos, a maioria deles extraído do trabalho do Zweifel (1986).

Das 34 espécies de Microhylidae utilizadas por Frost *et al.* (2006), nove pertencem aos gêneros americanos *Synapturanus*, *Ctenophryne*, *Nelsonophryne*, *Dasypops*, *Hamptophryne*, *Elachistocleis*, *Dermatonotus* e *Gastrophryne*. Esta análise corroborou o parafiletismo da subfamília Microhyliinae, proposta inicialmente por Parker (1934), que agrupava todos os gêneros asiáticos e americanos (Figura 3). Com

exceção de *Synapturanus*, que reteve uma posição basal na família, a linhagem americana dos microhilídeos formou um clado reconhecido por Frost *et al.* (2006) como a subfamília Gastrophryinae.

Posteriormente, Van der Meijden *et al.* (2007) testaram o monofiletismo das subfamílias propostas por Frost *et al.* (2006) através uma análise filogenética molecular (Figura 4) que incluiu 34 espécies de microhilídeos, corroborando os seus resultados. Assim como no trabalho de Frost *et al.* (2006), os microhilídeos da subfamília Gastrophryinae não foram adequadamente amostrados, incluindo apenas oito espécies pertencentes aos gêneros *Otophryne*, *Hypopachus*, *Gastrophryne*, *Dermatonotus*, *Elachistocleis*, *Hamptophryne* e *Chiasmocleis*. Os microhilídeos americanos se agruparam num clado monofilético, com exceção de *Otophryne* que se posicionou claramente fora de ambos os grupos de Microhylinae asiáticos e Gastrophryinae americanos (Figura 4). A designação de uma subfamília a parte para alocar o gênero *Otophryne* (Otophryinae) já havia sido proposta por Wassersug e Pyburn, (1987). Na análise de Van der Meijden *et al.* (2007), Gastrophryinae emergiu como sendo o grupo-irmão da subfamília africana Phrynomerinae. As relações internas, no que diz respeito aos táxons também analisados por Frost *et al.* (2006), são consistentes com esta análise e a subfamília Gastrophryinae é composta pela somatória de gêneros utilizados por ambos os trabalhos. Devido à ausência de oito gêneros nas análises de Frost *et al.* (2006) e Van der Meijden *et al.* (2007), e o não agrupamento de *Synapturanus* aos demais gêneros americanos, os gêneros *Adelastes*, *Arcovomer*, *Altigius*, *Hyophryne*, *Myersiella*, *Relictivomer*, *Synapturanus*, *Stereocyclops* e *Syncope* ficaram sem alocação subfamiliar.

### **O gênero *Chiasmocleis***

Dentre os 20 gêneros de Microhylidae reconhecidos para o Novo Mundo, o gênero *Chiasmocleis* é considerado o mais diversificado, contendo 25 espécies (Frost, 2010) amplamente distribuídas pela América do Sul ao leste dos Andes e sul da América Central. Dessas espécies, apenas uma ocorre nas áreas abertas do Panamá, enquanto 10 distribuem-se pela Floresta Amazônica, 11 ocorrem por todo o bioma da Floresta Atlântica e três estão associadas aos biomas abertos do Cerrado brasileiro e do Chaco Boliviano e Paraguaio (Caramaschi & Cruz, 2001; Frost, 2010).

Até a presente data não foi realizada nenhuma revisão taxonômica que abordasse todos os táxons presentes no gênero *Chiasmocleis*. Entretanto, vários trabalhos pontuais publicados recentemente (Caramaschi & Cruz, 1997, 2001; Cruz *et al.*, 1997, 1999; Van Sluys, 1998; Pimenta *et al.*, 2002; Caramaschi & Pimenta, 2003; Canedo *et al.*, 2004) forneceram uma base taxonômica robusta para o gênero, aumentando significativamente o número de espécies descritas. Cruz *et al.* (1997) propõem a divisão do gênero dentro da Mata Atlântica em dois grupos morfológicamente distintos, separados pelo grau de desenvolvimento das membranas nos artelhos. O primeiro grupo é caracterizado por apresentar membranas interdigitais desenvolvidas nos artelhos (*Chiasmocleis capixaba*, *C. leucosticta*, *C. mantiqueira*, *C. cordeiroi*, *C. crucis* e *C. sapiranga*), enquanto o segundo grupo inclui as espécies com membranas basais ou ausentes (*C. carvalhoi*, *C. schubarti*, *C. atlantica* e *C. alagoanus*).

As relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Chiasmocleis* e o seu posicionamento na irradiação de microhilídeos americanos ainda não estão bem definidas. Segundo Carvalho (1954), os gêneros *Hamptophryne* e *Arcovomer* estão mais proximamente relacionados com o gênero *Chiasmocleis*. Esta hipótese não foi descartada na filogenia produzida pelo Zweifel (1986), onde *Chiasmocleis* se posiciona

em uma politomia junto com os gêneros *Syncope*, *Hamptophryne*, *Arcovomer* e *Adelastes* (Figura 1).

Através de dados morfológicos de girinos, Donnelly *et al.* (1990), assumem que *Hamptophryne* é o grupo-irmão de *Chiasmocleis*, porém, este resultado diverge do apresentado por Wild (1995), que reconhece o gênero *Chiasmocleis* como pertencendo a um clado formado por *Adelastes*, *Syncope*, *Chiasmocleis* e *Arcovomer*, o gênero *Hamptophryne* ficando apenas distantemente posicionado (Figura 2).

Diferentemente dos resultados morfológicos, os resultados das análises moleculares apresentadas por Greenbaum (2006), posicionam o gênero *Syncope* dentro do clado formado pelas espécies de *Chiasmocleis* (Figura 5). Entretanto, a resolução limitada apresentada por esta filogenia molecular sugere que seus resultados devem ser interpretados com cautela até que uma amostragem de táxons mais completa seja considerada.

A hipótese molecular que definiu a subfamília Gastrophryninae (Frost *et al.*, 2006) não incluiu o gênero *Chiasmocleis*. A inclusão de *Chiasmocleis* em análises robustas a partir de dados moleculares foi realizada por Van der Meijden *et al.* (2007), posicionando-o na base da subfamília Gastrophryninae (Figura 4).

*Chiasmocleis* é o gênero com maior diversidade entre os microhilídeos do Novo Mundo. Esse gênero foi objeto de revisões taxonômicas recentes, sedimentando uma base taxonômica sólida que permite uma abordagem filogenética objetiva das 25 espécies reconhecidas. O gênero carece ainda de uma análise filogenética que proponha uma hipótese de parentesco robusta entre as espécies, teste objetivamente o seu monofiletismo e o posicione dentro da irradiação de microhilídeos neotropicais. O presente trabalho tem como objetivo contribuir para esta questão através do estudo da

morfologia externa, craniana, vértebral e apendicular do maior número de espécies pertencentes a este gênero.

## 4. Discussão

### 4.1. Monofiletismo do gênero *Chiasmocleis*

Embora alguns autores relatem a possibilidade do gênero *Chiasmocleis* não ser monofilético (Walker & Duellman 1974; Zweifel 1986; Wu, 1994; Greenbaum, 2006), este tema nunca havia sido analisado adequadamente. As hipóteses filogenéticas propostas até o presente momento nunca abrangeram um número de espécies do gênero *Chiasmocleis* superior a quatro (Zweifel, 1986; Wild, 1995; Wu, 1994; Greenbaum, 2006; Van der Meijan, 2007). O presente estudo analisou 18 das 25 espécies descritas, representando o trabalho com a maior abrangência taxonômica para o gênero *Chiasmocleis*.

O monofiletismo do gênero *Chiasmocleis* é rejeitado no presente estudo, com o gênero *Syncope* enraizando-se no ápice da linhagem formada pelas espécies do gênero (clado 61; Figura 28, 29 e 30). Além disso, *Chiasmocleis panamensis* não se agrupa com as demais espécies do gênero, se posicionando na base do clado 42 como o grupo-irmão do clado 41 formado por *Relictivomer pearsei*, *E. bicolor*, *Dasypops schirchi*, *Synapturanus mirandaribeiroi*, *Myersiella microps* e as demais espécies de *Chiasmocleis* e *Syncope* (Figura 28, 29 e 30), tornando o gênero polifilético.

O clado 42 está sustentado por uma sinapomorfia não-ambígua e três ambíguas: desenvolvimento medial do coracóide (99.1), nasal mais longo que largo (53.1), projeções duplas do ramo zigomático (73.2) e pterigóide e maxila separados por cartilagem (78.1). A proposta filogenética de Wu (1994) já havia demonstrado o não monofiletismo do gênero *Chiasmocleis*, ao agrupar *C. panamensis* com *Elachistocleis*.

Na proposta de Wu o clado (*C. panamensis* + *Elachistocleis*) é sustentado por sete sinapomorfias, destas nenhuma exclusiva.

Em termos fenotípicos, *C. panamensis* apresenta uma combinação de características morfológicas primitivas e derivadas que também são observadas nos gêneros *Elachistocleis* e *Relictivomer*, por um lado, e *Hamptophryne* e *Arcovomer* por outro lado, mas estão ausentes nas demais espécies de *Chiasmocleis*. A combinação de caracteres que os distancia fenotipicamente de *Chiasmocleis* é a seguinte: o posicionamento da narina a frente da maxila (caráter 48), a presença de uma faixa femoral larga (caráter 38) e de uma dobra lateral (caráter 47) são caracteres presentes em *C. panamensis* e os dois primeiros gêneros citados acima, enquanto que a ponta distal da clavícula curva (caráter 98) e o padrão de desenho dorsal (caráter 33, Figura 17) são observados em *C. panamensis* e nos dois últimos gêneros. Caracteres referentes à vocalização não foram incluídas nas análises, porém Nelson (1973) ao analisar a vocalização de diversos gêneros americanos, ressalta a distinção na estrutura do canto de *Chiasmocleis panamensis* com as demais espécies do gênero. Este dado amplia as evidências da denominação genérica errônea para *C. panamensis*.

Com o posicionamento encontrado para *C. panamensis*, duas alternativas taxonômicas poderiam ser adotadas: (1) designar um novo gênero para a espécie; ou (2) estender a definição do gênero *Chiasmocleis* Méhely 1904 para todo o clado 42, o que resultaria em 15 alterações taxonômicas. No intuito de manter o monofiletismo de *Chiasmocleis*, e visando um menor número de alterações taxonômicas, recomenda-se alocar *C. panamensis* em um novo gênero.

A formação do clado 61 apresenta *Chiasmocleis magnova* como espécie irmã do clado 72 que corresponde às duas espécies amostradas para o gênero *Syncope* (*S. antenori* e *S. carvalhoi*). Dentro da linhagem do gênero *Chiasmocleis*, o clado 61 é o

mais bem sustentado, com índice de Bremer de 7 (Figura 29). Este clado inclui o gênero *Syncope* e é sustentado por nove sinapomorfias, sendo duas exclusivas (caracteres 18 e 113): segundo dedo maior que o quarto (7.1), quarto dedo abaixo do primeiro tubérculo do terceiro dedo (8.1), presença de um tubérculo no quarto dedo (12.2), ausência de tubérculos no quinto artelho (13.0), tubérculo palmar inteiro (14.0), ponta dos dedos com forma achatada (18.2), ausência do processo medial no processo transversal da vértebra III (108.0), apenas uma falange no dedo I (113.1), redução de falanges no IV dedo (114.2). O clado 72, formado pelas duas espécies do gênero *Syncope*, encontra-se sustentado na presente análise por quatro sinapomorfias. Destas, apenas a fusão das primeiras vértebras (104.1) é exclusiva ao clado (Figura 30)

A partir de dados moleculares, Greenbaum (2006) sugere que *Syncope* fosse transferido para *Chiasmocleis*, devido ao seu posicionamento dentro do clado contendo mais quatro espécies de *Chiasmocleis* (Figura 5). Ao analisarem um Microhylidae *incerta sedis* que apresentava características intermediárias entre *Syncope* e *Chiasmocleis*, Duellman e Mendelson (1995) apontaram para a relação próxima entre ambos os gêneros. Devido à fragilidade da diagnose do gênero *Syncope*, Duellman e Mendelson (1995) relatam a possibilidade da sinonímia de *Syncope* com *Chiasmocleis*. Dentre todas as espécies de *Chiasmocleis*, *C. magnova* se destaca por apresentar claramente caracteres fenotípicos intermediários entre *Chiasmocleis* e *Syncope*, principalmente a redução de dígitos (Figura 15). Embora de maneira menos extrema *Chiasmocleis jimi* e *C. hudsoni* já apresentam reduções nos dígitos, demonstrando que a redução corresponde a uma série de transformação evidente nos táxons mais derivados. A redução de dígitos já era apontada por Zweifel (1986) como sendo um conjunto de caracteres que poderia evidenciar a relação entre *Syncope* e *Chiasmocleis*.



Uma característica interessante neste clado é a modificação em relação à cartilagem do epicoracóide e procoracóide. Nas espécies basais de *Chiasmocleis* a cintura apresenta um externo cartilaginoso contíguo ao epicoracóide, e este é ligado ao procoracóide (Figura 27). Nos táxons mais derivados deste clado, a partir do nó 61 (Figura 28), a cartilagem do procoracóide não está contígua ao epicoracóide, estado encontrado em *Chiasmocleis magnova*, e nas espécies do gênero *Syncope* (Figura 27 C). O interessante é o estado desta cartilagem nos táxons intermediários, clado 59 *Chiasmocleis jimi* e *C. hudsoni*, onde a cartilagem do epicoracóide ao procoracóide ocorre de maneira tênua e interrompida e não sólida como nas demais espécies (Figura 27 B). Esta série de transformação fortalece a relação entre o gênero *Chiasmocleis* e *Syncope* e evidencia a perda da ligação do epicoracóide com o procoracóide, nos táxons mais derivados e de menor porte.

Moravec e Kohler (2007), ao descrever *C. magnova*, assume a designação da nova espécie em *Chiasmocleis* por se tratar de uma espécie que não apresentava fusão das vértebras pré-sacrais I e II, presentes em *Syncope*. A redução do número de vértebras é comum em outros gêneros de microhilídeos americanos, porém com menor frequência, onde as espécies podem ou não apresentar tais fusões (Zweifel, 1986). Ao descrever o gênero *Syncope*, Walker (1973) acreditava que o novo gênero representava uma linhagem independente dos demais gêneros de microhilídeos americanos, devido às reduções nos dígitos e fusões das vértebras. Discordando das propostas de Walker (1973), e corroborando com hipóteses prévias (Zweifel, 1986; Greenbaum, 2006), sugerimos *Syncope* Walker 1973 seja considerado sinônimo júnior de *Chiasmocleis* Méhely 1904.

#### **4.1.1. Monofiletismo dos grupos filéticos de espécies da Mata**

##### **Atlântica**

Os grupos filéticos propostos por Cruz *et al.* (1997) para as espécies de *Chiasmocleis* da Mata Atlântica relacionados com a presença ou ausência de membranas entre os artelhos não foram sustentados nesta análise. De fato, as espécies utilizadas na presente análise, e que correspondem ao grupo filético com artelhos providos de membranas (i.e., *C. capixaba*, *C. cordeiroi*, *C. leucostica* e *C. mantiqueira*), bem como os representantes do grupo filético sem membranas (i.e., *C. schubarti*, *C. alagoanus* e *C. carvalhoi*), não formaram grupos monofiléticos (Figura 28). Com o arranjo obtido na presente análise, não é possível estabelecer com clareza nenhum agrupamento biogeográfico monofilético dentro de *Chiasmocleis*.

#### **4.1.2. Posicionamento de *Chiasmocleis* no clado americano**

Van der Meijden *et al.* (2007) posicionaram o gênero *Chiasmocleis* na base da subfamília Gastrophryinae. Este resultado é discordante com a proposta apresentada aqui, onde o gênero *Chiasmocleis* está posicionado no clado mais derivado da irradiação americana (Figura 4). Nas propostas filogenéticas morfológicas de Zweifel (1986), Donnelly *et al.* (1990), Wu (1994) e Wild (1995), o gênero *Chiasmocleis* se posicionou nos ramos mais derivados (Figuras 1, 2). O posicionamento do gênero *Chiasmocleis* nas propostas morfológicas é sustentado pela presença de caracteres considerados derivados (Parker, 1934; Lynch, 1973; Zweifel, 1986), como a clavícula curta e curva, ausência de ossos do palatino e vômer posterior, redução do número de falanges e redução do tamanho corporal.

As diferenças encontradas no posicionamento de *Chiasmocleis* (basal ou derivado) na linhagem de microhilídeos americanos podem estar relacionadas à

composição dos táxons utilizados nas análises moleculares de Van der Meijden *et al.* (2007), que utilizou um extenso grupo externo, com representantes de todas as subfamílias de Microhylidae e não incluiu os táxons historicamente considerados basais na irradiação americana *Nelsonophryne* e *Ctenophryne*. Ao menos nove gêneros de microhilídeos americanos não estão presentes na matriz de Van der Meijden *et al.* (2007), dificultando a comparação dos arranjos encontrados na presente análise. A utilização de diferentes táxons no grupo externo influencia diretamente a polarização dos caracteres, alterando significativamente as possibilidades de arranjo entre os terminais (Farris, 1982).

#### **4.2. Relação do gênero *Chiasmocleis* com os demais gêneros americanos**

Carvalho (1954) sugeriu que os gêneros *Hamptophryne* e *Arcovomer* seriam mais relacionados a *Chiasmocleis*. Esta hipótese não foi descartada por completo nas filogenias propostas por Zweifel (1986) e Donnelly *et al.* (1990). A topologia apresentada por Zweifel (1986) posiciona *Chiasmocleis* em uma politomia com os gêneros *Syncope*, *Hamptophryne*, *Arcovomer* e *Adelastes* (Figura 1), sustentados pela ausência da dobra occipital. A proposta de Donnelly *et al.* (1990) posiciona *Hamptophryne* como táxon irmão de *Chiasmocleis* (*Arcovomer* e *Adelastes* não foram incluídos). O relacionamento próximo de *Chiasmocleis* com *Hamptophryne* e/ou *Arcovomer* é descartado na presente análise. Wild (1995) ao utilizar a matriz de Zweifel (1986) e Donnelly *et al.* (1990) observou que Zweifel (1986) codificou erroneamente a ausência da dobra occipital para o gênero *Hamptophryne*. A recodificação deste caráter e o acréscimo dos caracteres larvais (Donnelly *et al.*, 1990), resultou no posicionamento de *Hamptophryne* como táxon irmão de *Stereocyclops* e *Hyophryne* (Figura 2).

*Hamptophryne* e *Arcovomer* compartilham outros caracteres plesiomórficos ausentes em *Chiasmocleis*, como o padrão de desenho dorsal (caráter 32.2), porção distal da clavícula curva (97.1), presença de ossos do palatino e vomer posterior (88.1; 89.1), arcada da maxila completa (apenas para *Hamptophryne* [80.2]). A presença destes caracteres e outros, e o relacionamento proposto aqui, sustentam o não agrupamento destes gêneros (*Hamptophryne* e *Arcovomer*) com *Chiasmocleis*.

A proposta de Wild (1995) posiciona o gênero *Adelastes* como táxon irmão de *Chiasmocleis* e este, por sua vez, é irmão de *Syncope* e *Arcovomer* (Figura 2). Devido à falta de material osteológico *Adelastes* não foi incluído na presente análise, e o posicionamento deste gênero não pode ser testado. Em termos fenotípicos, *Adelastes* compartilha com *Chiasmocleis* a grande maioria dos seus caracteres de morfologia externa. A exceção ocorre na forma geral do corpo e dos membros, que é mais delgado e alongado em *Adelastes* (Zweifel, 1986). O tamanho dos dígitos em *Adelastes* é maior quando comparado aos padrões encontrados no gênero *Chiasmocleis* (Figuras 13 e 15), que tendem a ser menores e com a presença de fimbrias. O padrão dos dígitos encontrado em *Adelastes* é semelhante aos gêneros *Hypopachus*, *Nelsonophryne*, *Stereocyclops*, *Hamptophryne* e *Dermatonotus*.

Apesar do aspecto geral da morfologia externa de *Adelastes* ser similar à de *Chiasmocleis*, a osteologia encontrada em *Adelastes* é incomum, sendo constituída por um conjunto de caracteres não encontrados em nenhum outro microhilídeo (Zweifel, 1986). Como exemplo desta distinta osteologia, podem ser mencionadas a presença de um osso parahióide, a fusão dos frontoparietais e a fusão do esfenetmoide ao vomer. Zweifel (1986) aponta para uma semelhança da região palatal de *Adelastes* com a encontrada em *Synapturanus*: esfenetmoide como uma peça única fusionados ao vômer, e indistinguíveis da região anterior do paraesfenoide (Figura 24). A cintura escapular

com ausência de clavícula e procoracóide é outra estrutura que distancia fenotipicamente *Adelastes* de *Chiasmocleis*. Este tipo de cintura é compartilhada com *Synapturanus*, *Myersiella*, *Gastrophryne*, *Ctenophryne* e *Nelsonophryne*.

Dentre os gêneros historicamente propostos como relacionados a *Chiasmocleis*, apenas *Syncope* agrupou-se com este, sendo considerado aqui como um sinônimo júnior de *Chiasmocleis*. As hipóteses de parentesco direto entre *Chiasmocleis* com *Hamptophryne* e *Arcovomer* são refutadas na presente análise. O gênero monotípico *Adelastes* não pôde ser testado, porém sua osteologia peculiar sugere um posicionamento distante. De acordo com a topologia apresentada, *Elachistocleis*, *Relictivomer*, *Dasytops*, *Synapturanus* e *Myersiella* correspondem ao clado irmão de *Chiasmocleis*.

#### **4.3. Variação Morfológica e Tendência Evolutiva na Irradiação dos Microhylídeos Americanos**

Uma tendência evolutiva representa os padrões de seleção que ocorrem dentro de uma linhagem monofilética e podem ser ilustradas por uma série de transformações de um conjunto de caracteres ou estruturas (Lynch, 1971; Trueb, 1973). Dentre os padrões morfológicos descritos neste trabalho, foi possível observar, para algumas estruturas, uma série de transformações, a partir dos estados encontrados nos táxons basais até os estados presentes nos grupos mais derivados. Dentre esse conjunto de evidências, fica clara a tendência de redução dentro do gênero. Este processo e outras tendências observadas em algumas estruturas serão discutidos a seguir.

### 4.3.1. Cintura Escapular

A cintura escapular é considerada uma das estruturas mais importantes na classificação dos microhilídeos americanos (Parker, 1934; Carvalho, 1954, Zweifel, 1986). A variação desta estrutura dentro da irradiação americana pode ser observada na Figura 26. A diversidade de formas encontradas está relacionada há composição e desenvolvimento de seus elementos (clavícula, procoracóide, epicoracóide, coracóide, esterno e glenoide) e foi utilizada nos caracteres 93 ao 102. As formas consideradas mais complexas e completas apresentam clavículas desenvolvidas, perpendiculares a linha média da cintura, estendendo-se por todo o coracóide, articulando-se com glenoide (Figura 26 A). Este tipo de cintura é considerado por diversos autores como sendo o estado plesiomórfico (Parker, 1934; Carvalho, 1954, Zweifel, 1986; Lehr & trueb 2007). A otimização deste caráter na topologia (Figura 30), a cintura completa com clavícula alongada, não representa o estado plesiomórfico, pois os táxons basais apresentam cintura reduzida, com clavícula e procoracóides ausentes. Nos primeiro agrupamentos na base da árvore, os clados 68 (*Hyophryne*, *Stereocyclops ssp.*) e 66 (*Dermatonotus* e *Hypopachus*) apresentam cinturas completas com clavículas desenvolvidas (Figura 30). A partir do clado 44 ocorre redução no desenvolvimento da clavícula e esta passa a ser angulada em direção ao procoracóide, não alcançando a região da glenoide (Figuras 26 e 30 ). Entre os nós 44 ao 40, as espécies que apresentam clavícula tem região distal da clavícula curva e em contato com o coracóide (Figura 27 C, D; Figura 32). A partir do nó 40 a porção distal da clavícula é reta, não fazendo uma curva na linha do coracóide (Figura 32).

Ao compararmos o padrão de desenvolvimento descrito para *Hamptophryne boliviana* (Sá & Trueb 1991) observamos que o estágio inicial do desenvolvimento da cintura pélvica corresponde às formas encontradas nos adultos do gênero *Chiasmocleis*

(clado 40). O mesmo se aplica às espécies do gênero *Elachistocleis* e *Relictivover* (nó 69), que retêm o segundo estágio do desenvolvimento da cintura de *H. boliviana*. A retenção de caracteres pedomórficos, é indicada em alguns casos como uma consequência da miniaturização (Hanken, 1984, Hanken & Wakw, 1993). Embora para algumas estruturas, como o crânio, a retenção de estados pedomórficos, não apresenta relação com a miniaturização (Yeh, 2002). A tendência a redução corpórea presente nos microhylídeos americanos, parece exercer um importante papel seletivo, em algumas das modificações encontradas na cintura pélvica.

Infelizmente informações sobre os estágios de desenvolvimento de espécies com cinturas completas, não estão disponíveis. Com a obtenção destes dados será possível observar se o estágio inicial de desenvolvimento de uma cintura considerada desenvolvida representa o estado encontrado nos adultos de *Hamptophryne* ou em outro gênero. Caso isso se confirme fortalecem as evidências da retenção de estados pedomórficos, na série de transformação da cintura pélvica.

Outro processo interessante nos microhylídeos é a perda completa da de estruturas da cintura, como a clavícula e procoracóide (Figura 26 F). Assim como observado por Parker (1934) e Griffiths (1963) a perda desses elementos ocorre várias vezes na família Microhylidae. Na proposta filogenética para os gêneros americanos Assim como ilustrado por Zweifel (1986) a topologia encontrada para a irradiação de microhylídeos americanos, ocorre a perda independentemente da clavícula e coracóide em até quatro ramos 31, 20, 70 e 71 (Figura 31 e 32). Diferente das modificações do desenvolvimento, não foi identificado modificações cronológicas para a perda da clavícula e procoracóide.

A perda da função por pode ser um fator determinante para possibilitar a redução e/ou ausência de estruturas da cintura escapular (Emerson, 1984 Parker, 1934). Nos grupos de anuro com cintura do tipo aciferal, o suporte para manter o par de glenoides

separadas e firmes é feito pelas clavículas e procoracóides. Nos anuros com cintura do tipo firmisterna, que apresentam procoracóides e clavículas reduzidos, o maior desenvolvimento do par de coracóides, mantêm a forma e a rigidez da cintura, não afetando sua integridade estrutural (Emerson, 1984). Desta maneira o maior desenvolvimento dos coracóides possibilita que haja uma redução das clavículas, sem que seja perdida a rigidez e conseqüentemente a função da cintura (Emerson, 1984). Estes fatores podem ser determinantes na diminuição da pressão de seleção para a persistência deste elemento em microhylídeos, possibilitando a perda da clavícula e procoracóide de forma convergente em diferentes linhagens.

#### **4.3.2. Coluna vertebral**

Processos transversos posteriores mais curtos é considerado uma característica primitiva, presentes em famílias basais de Anura, Pelodytidae, Leiopelmatidae e Alytidae ( Trueb, 1973; Lynch 1973). Trueb (1973) assume que animais terrestres tendem a equalizar o tamanho dos processos prolongando os processos transversos posteriores. No presente trabalho, o desenvolvimento dos processos transversos foi utilizado no caráter 107. Ao se otimizar o caráter 107 na topologia encontrada, é observado que o estado considerado por diversos autores como sendo o estado primitivo (processo transverso curto) está presente nos taxóons mais derivado. A partir do nó 45 (com uma reversão em *Hamptophryne boliviana*), os terminais apresentam claramente a redução do tamanho dos processos transversos.

A redução do número de vértebras está presente em ramos mais especializados de anuros, como Pipidae, alguns Bufonidae e Microhylidae (Trueb, 1973). A redução do número de vértebras pode ocorrer através de dois processos distintos. O primeiro é considerado o mais primitivo, e está relacionado à perda completa de um segmento



vertebral, com a incorporação das vértebras pré-sacrais ao sacrum. O segundo processo de redução, considerado o mais derivado, está atrelado a fusão das primeiras vértebras pré sacrais, sendo a forma típica de redução em espécies miniaturizadas (Trueb, 1973). Nos microhylídeos americanos, a fusão das duas primeiras vértebras pré sacrais pode ser completa ou parcial, e está presente em *Melanophryne carpish* e nas espécies do gênero *Syncope* (Walker 1973, Lehr & Trueb 2007). Segundo Zweifel (1986), este tipo de fusão aparece de maneira polimórfica em *Elachistocleis*.

A perda completa de um elemento vertebral é uma característica exclusiva de *Syncope*, decorrente da incorporação da vértebra IX ao sacrum transferindo a função sacral da vértebra IX para a vértebra VIII (Walker 1973, Trueb 1973). Dentre os gêneros que apresentam redução dos segmentos vertebrais *Syncope* pode ser considerado um extremo na pela ocorrência de ambos processos de redução das vértebras, primitivo e derivado.

### **4.3.3. Miniaturização**

A tendência à redução do tamanho corpóreo na evolução dos anuros é um tema amplamente difundido, relacionado com o surgimento dos anfíbios atuais e sua diversificação. Uma das hipóteses acerca da origem das três ordens existentes de anfíbios está atrelada ao processo de miniaturização e à retenção de características pedomórficas dos Temnospondyli, um ancestral de grande porte (Bolt, 1977; Milner, 1988; Boy & Sues, 2000). Uma das características mais marcantes na família Microhylidae é a presença de processos de redução do tamanho e perda de estruturas ósseas, ocorrendo de forma independente nas diferentes subfamílias (Parker, 1928, 1934; Zweifel, 1986; Trueb, 1973; Wu, 1994).

A diversidade de microhilídeos encontrada no novo mundo apresenta gêneros de grande porte, com tamanho aproximado de 100 mm (*Dermatonotus*) até espécies extremamente reduzidas, com tamanho corporal de até 09 mm (*Syncope*). A hipótese de relacionamento encontrada na Figura 33 posiciona os gêneros de menor tamanho, nos ramos mais apicais. Isso fica evidente a partir do nó 43, que agrupa os gêneros de menor tamanho, como *Chiasmocleis*, *Syncope*, *Arcovomer*, *Elachistocleis*, *Gastrophryne*. O mesmo padrão ocorre na diversificação do gênero *Chiasmocleis*, com o posicionamento das menores espécies no clado 60, *C. jimi*, *C. hudsoni*, *C. magnova*, *Syncope antenori* e *S. carvalhoi*. Este último gênero representa o menor microhilídeo americano, e se posiciona como o táxon mais derivado.

Algumas vantagens potencialmente seletivas são indicadas como associadas à redução do tamanho, tais como, a fuga de predadores, exploração de diferentes recursos alimentares, o rápido alcance da maturidade reprodutiva e a ocupação física de ambientes reduzidos (Higgins & Thiel, 1988; Clarke 1996; Griffiths, 1990). Em geral o processo de miniaturização pode acarretar em alterações da morfologia, como a perda ou fusão de estruturas ósseas (Trueb & Alberch, 1985; Hanken & Wakw, 1993; Yeh, 2002) e a retenção de caracteres embrionários, ou estados juvenis nos adultos (Hanken, 1984; Hanken & Wakw, 1993, Yeh, 2002).

O processo de miniaturização não representa apenas um fator de pressão seletiva sobre a morfologia, o comportamento e a fisiologia do indivíduo ou de uma população, mas abarca também uma dimensão supraespecífica ao apresentar, em algumas linhagens, uma correlação positiva entre o tamanho reduzido e o aumento da diversidade (Dial & Marzluff, 1988). Mais de 60% da diversidade de Microhylidae do Novo Mundo está atrelada a um morfotipo reduzido, encontrado nos gêneros *Chiasmocleis* (25 ssp.), *Elachistocleis* (6 ssp.) *Syncope* (3 ssp.) e *Gastrophryne* (5 ssp.).

Já os morfotipos de grande porte não apresentam diversidade superior a duas espécies por gênero, como *Stereocyclops* (2 ssp.), *Dermatonotus* (1 sp.), *Dasylops* (1 sp.) e *Nelsonophryne* (2 ssp.).

## 5. Conclusões

- O gênero *Chiasmocleis* é parafilético em relação aos gêneros *Relictivomer*, *Elachistocleis*, *Dasytops*, *Synapturanus*, *Myersiella* e *Syncope*.
- No intuito de manter o monofiletismo do gênero *Chiasmocleis*, *C. panamensis* deve ser alocado em um novo gênero a ser definido posteriormente.
- No intuito de manter o monofiletismo do gênero *Chiasmocleis* Mehely 1904, o gênero *Syncope* Walker 1973 deve ser sinonimizado com *Chiasmocleis* Mehely 1904.
- O clado contendo *Elachistocleis*, *Relictivomer*, *Dasytops*, *Myersiella* e *Synapturanus* representa o grupo irmão do gênero *Chiasmocleis*.
- O gênero *Chiasmocleis* representa a irradiação mais derivada dentro dos microhylídeos americanos.
- Dentro da irradiação americana de microhilídeos, existe uma tendência à redução do tamanho corporal, sendo as espécies de menor tamanho os táxons mais derivados.

## 6. Referências Bibliográficas

- Barriel, V. & Tassy, P. 1993. Characters, observations and steps: comment on Lipscomb's "parsimony, homology and the analysis of multistate characters". *Cladistics*, 9: 223-232.
- Bokermann, W. C. A. 1952. Microhylidae da coleção do Departamento de Zoologia (Amphibia-Anura). *Papéis Avulsos de Departamento de Agricultura*, v.10, n. 16, p. 271-292.
- Bolt, J. R. 1977. Dissorophoid relationships and ontogeny, and the origin of the Lissamphibia. *Journal of Paleontology*, v. 51, p.235–249.
- Boy, J. A. & Sues, H. D. 2000. Branchiosaurs: larvae, metamorphosis metamorphosis, and heterochrony in temnospondyl and seymouriamorph amphibians. Pp. 1150–1197 in H. Heatwole and R. L. Carroll, eds. *Amphibian biology. Vol. 4. Paleontology*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, New South Wales, Australia.
- Brasileiro, C.A.; Sawaya, R.J.; Kiefer, M.C. & Martins, M. 2005. Amphibians of an Open Cerrado Fragment In Southeastern Brazil. *Biota Neotropica* .v. 5, n. 2, p. 97-109.
- Campbell, J. A. & Frost, D. R. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: revisionary notes, descriptions of four new species, a phylogenetic analysis, and key. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 216, p. 1-121.
- Canedo, C.; Dixo, M. & Pombal, J. P. 2004. A New species of *Chiasmocleis* Méhely, 1904 (Anura, Microhylidae) From the Atlantic Rainforest of Bahia, Brazil. *Herpetologica*, v.60, n. 4, p.495-501.
- Caramaschi, U. & Cruz, C.A.G. 1997. Redescription of *Chiasmocleis albopunctata* (Boettger) and description of a new species of *Chiasmocleis* (Anura: Microhylidae). *Herpetologica*, v.53, p.259–268.
- Caramaschi, U. & Cruz, C. A. G. 2001. A new species of *Chiasmocleis* Méhely, 1904 from Brazilian Amazonia (Amphibia, Anura, Microhylidae). *Boletim do Museu Nacional (N.S.) Zoologia*, n. 469, p.1–8.
- Caramaschi, U. & Pimenta, B. V. S. 2003. Duas novas espécies de *Chiasmocleis* Méhely, 1904 da Mata Atlântica do Sul da Bahia, Brasil (Amphibia, Anura, Microhylidae). *Arquivos do Museu Nacional*, v. 61, p.195–202.

- Carvalho, A. L. 1954. A preliminary synopsis of the genera of american microhylid frogs. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 555: 1-19.
- Clarke, B. T. 1996. Small size in amphibians: its ecological and evolutionary implications. *Symposium on Zoological Society of London*, v.69, p.201–224.
- Cruz, C. A. G.; Caramaschi, U. & Izecksohn, E. 1997. The genus *Chiasmocleis* Méhely, 1904 (Anura, Microhylidae) in the Atlantic Rain Forest of Brazil, with description of three new species. *Alytes*, v.15, p. 49–71.
- Cruz, C. A. G.; Caramaschi, U. & Freire, E. M. X. 1999. Occurrence of the genus *Chiasmocleis* (Anura: Microhylidae) in the State of Alagoas, north-eastern Brazil, with a description of a new species. *Journal of Zoology*, London, v. 249, p.123–126.
- De La Riva, I.; Köhler, J.; Lötters, S. & Reichle, S. 2000. Ten years of research on Bolivian amphibians: updated checklist, distribution, taxonomic problems, literature and iconography. *Revista Española de Herpetología*, v.14, p. 19-164.
- De Sá, R.O. & Trueb, L. 1991. Osteology, skeletal development, and chondrocranial structure of *Hamptophryne boliviana* (Anura: Microhylidae). *Journal of Morphology*, v. 209, p. 311-330.
- Dial, K. P. & Marzluff, J. M. 1988. Are the smallest organisms the most diverse? *Ecology*, v.69:1620–1624.
- Donnelly, M. A.; De Sá, R. O. & Guyer, C. 1990. Description of the tadpoles of *Gastrophryne pictiventris* and *Nelsonophryne aterrima* (Anura: Microhylidae), with a review of morphological variation in free-swimming Microhylid larvae. *American Museum Novitates*, n. 2976, p.1-19.
- Duellman, W. E. 2005. *Cusco Amazónico, the lives of amphibian and reptiles in an Amazonian rainforest*. Cornell University Press, Ithaca.
- Duellman, W. E. & Mendelson, J. (1995): Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreto, Peru: Taxonomy and biogeography. *University of Kansas. Science Bulletin*, v.55, p. 329-376.
- Duellman, W. E. & Trueb, L. 1986. *Biology of Amphibians*. Hightstown, N.J., USA; London, England.
- Dunn, E.R. 1949. Notes on South American frogs of the family Microhylidae. *American Museum Novitates*, n.1419, p.1–21.

- Dunn, E. R.; Trapido, H. & Evans, H. 1948. A new species of the microhylid frog genus *Chiasmocleis* from Panama. *American Museum Novitates*, n. 1376, p. 1-8.
- Emerson, S.B. 1971. *The fossorial frog adaptive zone: a study of convergence and parallelism in the Anura*. University of South California, Los Angeles. (Ph. D)
- Emerson, S. B. 1984. Morphological variation in frog pectoral girdle: testing alternatives to a traditional adaptive explanation. *Evolution*, v.38, n.2, p. 376-388.
- Farris, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, v. 19, p. 83-92.
- Farris, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology*, v.31, p. 328-334.
- Ford, L. S. 1990. *The Phylogenetic Position of Poison-dart Frogs (Dendrobatidae): Reassessment of the Neobatrachian Phylogeny with Comments on Complex Character Systems*. University of Kansas, Lawrence. (Ph.D.)
- Frost, D.R. 2010. *Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.4*. American Museum of Natural History, New York. Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/>. (last access in 02/09/2010).
- Frost, D. R.; Grant, T.; Faivovich, J.; Bain, R. H.; Haas, A.; Haddad, C.F.B.; De Sá, R. O.; Channing, A.; Wilkinson, M.; Donnellan, S. C.; Raxworthy, C. J.; Campbell, J. A.; Blotto, B. L.; Moler, P.; Drewes, R. C.; Nussbaum, R. A.; Lynch, J. D.; Green, D. M. & Wheeler, W. C. 2006. The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v.297, p. 1-370.
- Glaw, F & Vences, M. 2003. *AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation*. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <http://amphibiaweb.org/>. Acessado em 2009.
- Gilbert, C. C.; Frost, S. R. & Strait, D. S. 2009. Allometry, sexual dimorphism, and phylogeny: A cladistic analysis of extant African papionins using craniodental data. *Journal of Human Evolution*, v.57, p.298–320.
- Goloboff, P. A.; Farris, J. S. & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, v.24, p. 774-786.
- Gordo, M. & Campos, Z. 2003. Listagem de anuros da Estação Ecológica Nhumirim e arredores, Pantanal Sul. *Documentos. Embrapa Pantanal, Corumbá, MS*, v. 58, p. 1-21.
- Grant, T. & Kluge, A. G. 2003. Data exploration in phylogenetic inference: scientific, heuristic, or neither. *Cladistics*, v.20, p. 23-31.

- Grant, T.; Frost, D.R.; Caldwell, J.P.; Gagliardo, R.; Haddad, C.F.B.; Kok, P.J.R.; Means, D.B.; Noonan, B.P.; Schargel, W.E. & Wheeler, W.C. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphtanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v.299,p.1–262.
- Greenbaum, E. 2006. *Molecular systematics of New World microhylid frogs, with an emphasis on the Middle American genus Hypopachus*. The University of Kansas, Lawrence. (Ph. D)
- Griffith, H. 1990. Miniaturization and elongation in Eumeces (Sauria: Scincidae). *Copeia*, 1990, p. 751–758.
- Griffiths, I. 1963. The phylogeny of the Salientia. *Biological Review*, v. 38, p.241-292.
- Haas, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, v.19, p.23–89.
- Hanken, J. 1984. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation. *Biological Journal of Linnean Society*, v.23, p. 55–75.
- Hanken, J. & Wake, D. B. 1993. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.24, p. 501–519.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois, Urbana.
- Higgins, R. P. & Thiel, H. 1988. *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Kluge, A. & Farris, J. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, v. 18, p. 1-32.
- Lehr, E. & Trueb, L. 2007. Diversity among new world microhylid frogs (Anura: Microhylidae): morphological and osteological comparisons between *Nelsonophryne* (Günther 1901) and a new genus from Peru. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v.149, p. 583-609.
- Lescure, J. & Marty, C. 2000. *Atlas des amphibiens de Guyane*. Muséum National D'Histoire Naturelle de Paris. (Patrimoines Naturels).
- Lynch, J. D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. Misc. *Publications. Museum of Natural History, University of Kansas*, n. 53, p. 1-238.



- Lynch, J. D. 1973. The transition from archaic to advanced frogs. pp. 133-182 in J. L. Vial (Ed.) *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri Press, Columbia.
- Maddison, W. P. 1993. Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, v.42, p. 576-581.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 2008. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.5*. <http://mesquiteproject.org>.
- Matsui, M. 2009. A new species of *Kalophrynus* with a unique male humeral spine from Peninsular Malaysia (Amphibia, Anura, Microhylidae). *Zoological Science*. Tokyo, v.26, p. 579-585.
- Milner, A. R. 1988. The relationships and origin of living amphibians. pp. 59–102 in M. J. Benton, (Ed). *The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 1. Amphibians, reptiles, birds*. Clarendon Press, Oxford, U.K.
- Miranda-Ribeiro, A. 1924. De Batrachorum generos specibusque duobus in Collectio Musei Nationalis Servatis. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, v.1, p. 255-257.
- Moravec, J. & Köhler, J. 2007. A new species of *Chiasmocleis* (Anura: Microhylidae) from the Iquitos region, Amazonian Peru, with possible direct development. *Zootaxa*, n. 1605, p. 59–67.
- Nelson, C. E. 1972. Systematic studies of the North American microhylid genus *Gastrophryne*. *Journal of Herpetology*, v.6, n. 2, p. 111-137.
- Nelson, C. E. 1973. Mating Calls of the Microhylinae: descriptions and phylogenetic and ecological considerations. *Herpetologica*, v. 29, p.163-176.
- Nelson, C. E. 1975. Another new miniature 4-toed South American microhylid frog (genus *Syncope*). *Journal of Herpetology*, v. 9, n.1, p.81-84.
- Nelson, G. & Platnick, N. 1981. *Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nicholls, G. C. 1916. The structure of the vertebral column in the anura phaneroglossa and its importance as a basis of classification. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 1916, p. 80-92.
- Noble, G. K, 1922. *The phylogeny of the Salientia*. I. The osteology and the thigh musculature, their bearing on classification and phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v.46, p.1-87.
- Noble, G. K. 1931. *The Biology of the Amphibia*. McGraw-Hill Book Co., New York.

- Orme, C. D. L.; Quicke, D. L. J.; Cook, J. M. & Purvis, A. 2002. Body size does not predict species richness among the metazoan phyla. *Journal of Evolutionary Biology*, v.15, p. 235–247.
- Parker, B. A. 1934. *A monograph of the frogs of the family Microhylidae*. The British Museum, London.
- Parker, H. W. 1928. The brevicipitid frogs of the genus *Microhyla*. *Annals and Magazine of Natural History*, Ser. 10, v. 2, p. 473-499.
- Peloso, P. L. V. & Sturaro, M. J. 2008. A new species of narrow-mouthed frog of the genus *Chiasmocleis* Méhely, 1904 (Anura, Microhylidae) from the Amazonian rainforest of Brazil. *Zootaxa*, n.1947, p.39-52.
- Pimenta, B. V. S.; Cruz, C. A. G. & Dixo, M. 2002. *Chiasmocleis carvalhoi*. Geographical distribution. *Herpetological Review*, v.33, p.219.
- Pyburn, W. F. 1975. A new species of microhylid frog of the genus *Synapturanus* from southeastern Colombia. *Herpetologica*, v.31, p. 439-443.
- Rieppel, O. 1988. *Fundamentals of Comparative Biology*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Savage, J. M. & Heyer, W. R. 1997. Digital webbing formulae for anurans: a refinement. *Herpetological Review*, v.28, p.131.
- Schulze, A.; Jansen, M. & Köhler, G. 2009. Diversity and ecology of anuran communities in San Sebastián (Chiquitano region, Bolivia). *Salamandra*, v.45, n.2, p. 75-90.
- Scott, E. 2005. A phylogeny of ranid frogs (Anura: Ranoidea: Ranidae), based on a simultaneous analysis of morphological and molecular data. *Cladistics*, v.21, p.507–574.
- Song, J. & Parenti, L. R. 1995. Clearing and Staining Whole Fish Specimens for Simultaneous Demonstration of Bone, Cartilage, and Nerves. *Copeia*, 1995, n.1, p. 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, n.1, p. 300-301
- Taylor, W. R. & Van Dyke, G. C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, v.9, 2, p.107-119.
- Trewavas, E. 1933. The hyoid and larynx of the Anura. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, v. 222, p. 401-527.

- Trueb, L. 1973. Bones, Frogs, and Evolution. pp. 65-132. in J.L. Vial (Ed.), *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*. University of Missouri Press, Columbia.
- Trueb, L. & Alberch, P. 1985. Miniaturization and the anuran skull: a case study of heterochrony. pp. 113–121 in H. R. Duncker and G. Fleischer, (Eds.) *Functional morphology of the vertebrates*. Gustav Fischer Verlag, New York.
- Uetanabaro, M.; Souza, F.L.; P.L., Landgraf Filho, P.; Beda, A.F.& Brandão, R.A. 2007. Anfíbios e répteis do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, v.7, n.3, p. 279-289.
- Van Der Meijden, A.; Vences, M.; Hoegg, S.; Boistel R.; Channing, A. & Meyer, A. 2007. Nuclear gene phylogeny of narrow-mouthed toads (Family Microhylidae) and a discussion of competing hypotheses concerning their biogeographical origins. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v.44, n.3, p. 1017–1030.
- Van Sluys, M. 1998. *Chiasmocleis capixaba*. Geographical distribution. *Herpetological Review*, v.29:106–107.
- Walker, C. F. 1973. A new genus and species of microhylid frog from Ecuador. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, v.20, p.1-7.
- Walker, C.F. & Duellman, W. E. 1974. Description of a new species of microhylid frog, *Chiasmocleis*, from Ecuador. *Occasional Papers of Museum of Natural History, University of Kansas*, n. 26, p. 1-6.
- Wild, E. R. 1995. New genus and species of Amazonian microhylid frog with a phylogenetic analysis of New World genera. *Copeia*, 1995, p.837-849.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley Interscience, New York.
- Wu,S.-H. 1994. *Phylogenetic relationships, higher classification, and historical biogeography of the microhylid frogs (Lissamphibia: Anura: Brevicipitidae and Microhylidae)*. University of Michigan. (Ph. D.)
- Yeh, J. 2002. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. *Evolution*, v.56, n.3, p. 628-641.
- Zweifel, R. G. 1972. Results of the Archbold Expeditions 97. A revision of the frogs of the subfamily Asterophryinae, family Microhylidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 148, p. 411-546.

- Zweifel, R. G. 1986. A new genus and species of microhylid frog from the Cerro de la Neblina region of Venezuela and a discussion of relationships among New World microhylid genera. *American Museum Novitates*, n. 2863, p.1-24.
- Zweifel, R. G. & Myers, C. W. 1989. A new frog of the genus *Ctenophryne* (Microhylidae) from the Pacific lowlands of northwestern South America. *American Museum Novitates*, n. 2947, p. 1-16.