

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS – UFAL
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E CONSERVAÇÃO NOS
TRÓPICOS/PPG-DIBICT

FILIFE AUGUSTO CAVALCANTI DO NASCIMENTO

**Condrocrânio e cavidade oral de girinos da família
Odontophrynidae (Anura): descrição e considerações
filogenéticas**

MACEIÓ - AL
2013

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS – UFAL
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E CONSERVAÇÃO NOS
TRÓPICOS/PPG-DIBICT**

FILIFE AUGUSTO CAVALCANTI DO NASCIMENTO

**Condrocrânio e cavidade oral de girinos da família
Odontophrynidae (Anura): descrição e considerações
filogenéticas**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical.

Orientador(a): Dra. Tamí Mott

Co-orientador: Dr. Rafael O. de Sá

MACEIÓ – AL

2013

Catálogo na fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central

Divisão de Tratamento Técnico

Bibliotecária Responsável: Fabiana Camargo dos Santos

N244c Nascimento, Filipe Augusto Cavalcanti do.
Condrocrânio e cavidade oral de girinos da família Odontophrynidae
(Anura): descrição e considerações filogenéticas / Filipe Augusto
Cavalcanti do Nascimento. – 2013.
186 f. : il.

Orientadora: Tamí Mott.

Co-Orientador: Rafael O. de Sá.

Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica e Conservação) –
Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da
Saúde. Maceió, 2013.

Bibliografia: f. 160-172.

Apêndices: f. 173-182.

Anexos: f. 183-186.

1. Morfologia larval. 2. Girino – Anatomia cranial e oral.
3. *Macrogenioglottus*. 4. *Odontophrynus*. 5. *Proceratophys*. 6. Filogenia.
I. Título.

CDU: 597.8:591.4

Folha de aprovação

FILIPE AUGUSTO CAVALCANTI DO NASCIMENTO

Condrocrânio e cavidade oral de girinos da família
Odontophrynidae (Anura): descrição e considerações
filogenéticas

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical.

Dissertação aprovada em 22 de fevereiro de 2013.

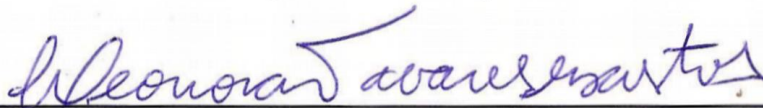


Profa. Dra. Tamí Mott - UFAL

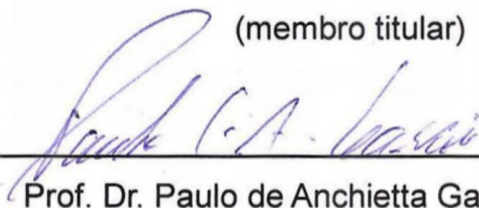
Orientadora



Profa. Dra. Tiana Kohlsdorf – USP
(membro titular)



Profa. Dra. Leonora Tavares Bastos – UFAL
(membro titular)



Prof. Dr. Paulo de Anchietta Garcia – UFMG
(membro titular)

MACEIÓ – AL
2013

A Gabriel Omar Skuk Sugliano

(in memoriam)

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos da Universidade Federal de Alagoas, pela oportunidade concedida de me aperfeiçoar intelectualmente.

À Universidade de Richmond, pela concessão do intercâmbio, onde realizei uma parte da preparação dos condrocânios e todo o trabalho de análise de cavidade oral.

Ao projeto casadinho CNPq-UFAL-USP, pelo financiamento de minha estadia nos Estados Unidos.

À Seção de Herpetologia do Museu de História Natural da UFAL, onde realizei a maior parte de minha pesquisa.

À minha orientadora, professora doutora Tamí Mott, pela parceria, dedicação, paciência, pelo entusiasmo e, principalmente, pela confiança creditada a mim. Sua ajuda no delineamento e andamento do projeto e a atenção aos detalhes foi fundamental.

Ao meu co-orientador, professor doutor Rafael de Sá, por sua imprescindível parceria e boa vontade, por ter me recebido nos Estados Unidos e me introduzido no tema deste trabalho. O treinamento que fiz foi imprescindível para o desenvolvimento da pesquisa.

À professora doutora Iracilda Lima, por ter assumido em caráter provisório minha orientação após o falecimento repentino do professor Gabriel. O curto período em que trabalhamos foi suficiente para admirá-la como profissional.

Ao professor doutor Gabriel Skuk (in memoriam), por me ter iniciado na ciência da Herpetologia e pelo amigo que foi. A lembrança de sua paixão pelo que fazia e o exemplo de pessoa querida por todos servem como norte para minha conduta profissional.

Aos profissionais e aos alunos que contribuíram emprestando ou doando material biológico, sem os quais seria impossível a viabilidade desse projeto: Célio Haddad (Universidade Estadual Paulista – campus Rio Claro); Denise Rossa Feres (Universidade Estadual Paulista – campus São José do Rio Preto); Diego Arrieta e José Langone (Museo Nacional de Historia Natural, Uruguai); Ednilza Maranhão e Elvira Costa (Universidade Federal Rural de Pernambuco); Flora Juncá (Universidade Estadual de Feira de Santana); Guarino Colli e Ísis Arantes (Universidade de Brasília); Luciana Nascimento (Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais); Luiz Weber e Marianna Isabella de Oliveira (Universidade Federal do Maranhão); e Paulo Garcia e Tiago Pezutti (Universidade Federal de Minas Gerais).

À professora doutora Nídia Fabré e à colega Márcia Souza, pela permissão do uso do microscópio estereoscópio com câmera fotográfica digital.

À amiga Selma Torquato, pelo incentivo e por ter “segurado a barra” nas vezes em que precisei me ausentar do Museu para me dedicar à dissertação.

Ao Fábio Henrique de Menezes e Jorge Luiz Lopes por terem permitido que eu conciliasse o curso com o trabalho no museu, entendendo a importância de se ter um corpo de funcionários qualificados na Instituição.

Aos meus queridos pais, Alvacy e Alcione, pelo carinho, pela dedicação e pelo apoio em mais essa etapa de minha vida profissional.

À minha querida Gabriela, pelo carinho, pelo apoio e pela enorme paciência, adiando nossos projetos pessoais para que eu pudesse me dedicar ao curso.

Ao professor doutor Renato Gaban e à professora doutora Vanessa Verdade, pelos comentários e sugestões na parte de filogenia da dissertação.

Aos amigos da herpetologia do museu pelo apoio dado, tanto nas coletas de campo quanto no trabalho no laboratório: Barna; Bira; Bruno; Jéssica; Ingrid; Neto; Isabela...

Ao professor doutor Luiz Weber e à professora doutora Ednilza Maranhão, pelas sugestões durante a banca de qualificação.

Aos membros da banca de defesa, doutor Paulo Garcia, doutora Tiana Kohlsdorf e doutora Leonora Bastos, pelas valiosas sugestões que contribuíram para a melhoria do trabalho.



“Para ser um bom observador é preciso ser um bom teórico.”

Charles Darwin

RESUMO

A família Odontophrynidae foi proposta recentemente para incluir os gêneros *Macrogenioglottus* (1sp.), *Odontophrynus* (11 spp.) e *Proceratophrys* (29 spp.). A similaridade desses três taxa já era conhecida há décadas, porém o conhecimento sobre as relações interespecíficas desse clado ainda está em fase inicial. Os anfíbios são vertebrados que possuem como uma de suas principais características a presença de um estágio larval no seu desenvolvimento. O uso de caracteres provenientes desse estágio como ferramenta para a compreensão das relações evolutivas dos anuros tem crescido nos últimos anos, dentre esses, os de morfologia interna, principalmente condrocânio e cavidade oral, que têm se mostrado úteis no entendimento das relações filogenéticas dos anuros. Assim, os objetivos desse trabalho foram descrever os condrocânios e as cavidades orais de quatro espécies de *Odontophrynus*, seis de *Proceratophrys* e mais *Macrogenioglottus alipioi* e utilizar esses caracteres para reconstruir uma hipótese filogenética visando testar o monofiletismo da família e de seus gêneros. Para o estudo do condrocânio, 60 girinos foram diafanizados e para o estudo da cavidade oral, 12 girinos foram dissecados para análise no microscópio eletrônico de varredura. Para a análise cladística, foram levantados 47 caracteres sendo que 39 foram informativos. A análise de Máxima Parcimônia foi conduzida utilizando buscas heurísticas. Tanto o condrocânio quanto a cavidade oral das quatro espécies de *Odontophrynus* apresentaram um aspecto similar. Alguns caracteres, como comprimento do *processus pseudopyterigoideus*, forma da divergência das placas hipobranquiais, número de papilas pós-nasais e número de projeções das papilas laterais à crista, corroboraram, em parte, a existência de dois morfogrupos de espécies (grupos de *O. americanus* e *O. cultripes*), enquanto outros variaram em níveis populacionais e até individuais. A variação encontrada nas seis espécies de *Proceratophrys* foi sistematicamente informativa e alguns dos agrupamentos fenéticos do gênero não foram sustentados (ex., grupo de *P. cristiceps*). Alguns caracteres mostraram-se úteis na diagnose de algumas espécies e outros, como a interrupção medial da zona glandular dorsal, foram apontados como prováveis sinapomorfias do gênero. *Macrogenioglottus alipioi*, por sua vez, mostrou algumas características únicas, como um comprimento total médio maior, a cartilagem suprarrostral com dois corpos separados, o *processus hyoquadrate* formado por duas projeções e a quarta espícula separada das placas hipobranquiais. Na análise filogenética, vinte e uma árvores igualmente parcimoniosas indicaram o monofiletismo da família e do gênero *Proceratophrys* com duas e três sinapomorfias, respectivamente. Entretanto, não houve resolução entre *Odontophrynus* e *Macrogenioglottus*. Torna-se necessário ampliar os táxons terminais assim como o número de caracteres para a construção de uma hipótese mais resolvida. Mas a hipótese gerada corroborou com as hipóteses filogenéticas propostas majoritariamente a partir de caracteres moleculares, demonstrando a utilidade dos caracteres larvais internos para reconstruções filogenéticas.

Palavras-chave: Morfologia larval. Anatomia cranial. Anatomia oral. *Macrogenioglottus*. *Odontophrynus*. *Proceratophrys*. Filogenia.

ABSTRACT

The family Odontophrynidae was suggested recently to include the genera *Macrogenioglottus* (1sp.) *Odontophrynus* (11 spp.) and *Proceratophrys* (29 spp.). The similarity of these three taxa was already established for decades, nevertheless, the knowledge about the interspecific relationship within this clade is still in the initial stage. Amphibians are vertebrates that have as one of its main features the presence of a larval stage in its development. The utilization of characters from that stage as a tool to understand the evolutionary relationships of anurans has grown in recent years. Characters of internal morphology, mainly those from chondrocranium and oral cavity, have shown useful in understanding the phylogenetic relationships of frogs. Thus, the main goals of this study were to describe the chondrocrania and oral cavities of four species of *Odontophrynus*, six of *Proceratophrys* and *Macrogenioglottus alipioi* and to use these characters to reconstruct a phylogenetic hypothesis to test both the monophyly of the family and its genera. To study the chondrocrania, 60 tadpoles were cleared and double-stained and for the study of the oral cavity, 12 tadpoles were dissected for analysis in a scanning electron microscope. For the cladistic analysis, 47 characters were used whereas 39 were informative. Maximum Parsimony analysis was conducted using heuristic searches. The chondrocranium and the oral cavity of four species of *Odontophrynus* were very similar. Some characters such as the *processus pseudopyterigoideus* length, shape of the divergence of hypobranchial plates, number of postnarial papillae, and number of projections lateral ridge papillae supported in part the existence of two of the three current morphogroups (*O. americanus* and *O. cultripes* species group), while other characters varied in populations or even individual levels. The variability found among the six studied *Proceratophrys* species was informative systematically, although some of the phenetic groups proposed to its genus were not supported (e.g., *P. cristiceps* species group). Some characters have shown useful in the diagnosis of some species and others, such as the interruption of the medial portion of the dorsal glandular zone, were identified as probable synapomorphies of the genus. *Macrogenioglottus alipioi*, in turn, showed some exclusive features such as an average total length greater, cartilage suprarostral with two separate bodies, the *processus hyoquadrati* formed by two projections and a fourth spicule separated from hypobranchial plates. Twenty-one equally parsimonious trees recovered both the monophyly of the family as well as the genus *Proceratophrys* with two and three synapomorphies respectively. However, there was no resolution between *Odontophrynus* and *Macrogenioglottus*. It is necessary to increase the number of terminal taxa, as well as the number of characters to reconstruct a better resolved phylogenetic hypothesis. However, the hypothesis generated corroborated the phylogenetic hypotheses proposed mainly from molecular characters, demonstrating the usefulness of the internal larval characters for phylogenetic reconstructions.

Key words: Larval morphology. Cranial anatomy. Oral anatomy. *Macrogenioglottus*. *Odontophrynus*. *Proceratophrys*. Phylogeny.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Microfotografia do esqueleto do girino de *Odontophrynus carvalhoi* (A) (estágio 34; MUFAL 10717) em vista dorsal; (B) condrocrânio e (C) aparato hiobranquial desarticulados.....26
- Figura 2 – Esquema do condrocrânio (A) e aparato hiobranquial (B) evidenciando as regiões anatômicas.....27
- Figura 3 – Esquema do condrocrânio (A) e do aparato hiobranquial (B) evidenciando algumas das principais estruturas anatômicas.....28
- Figura 4 - Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A) e piso bucal (B) do girino de *Proceratophrys cristiceps* (estágio 36; MUFAL 9821) evidenciando as principais estruturas anatômicas.....30
- Figura 5 – (A) Indivíduo adulto (comprimento total ≈ 11 cm) e (B) girino (comprimento total ≈ 5 cm) de *Macrogenioglottus alipioi* proveniente de Maceió, Alagoas (foto: A- Gabriel Skuk, B- Bruno Vilela).....33
- Figura 6 – (A) Indivíduo adulto (comprimento total ≈ 8 cm) e (B) girino (comprimento total ≈ 5 cm) de *Odontophrynus carvalhoi* proveniente de Triunfo, Pernambuco (foto: A- Elvira Costa, B- Filipe Augusto Nascimento).....36
- Figura 7 – (A) Indivíduo adulto (comprimento total ≈ 5 cm) e (B) girino (comprimento total ≈ 3 cm) de *Proceratophrys renalis* proveniente de Maceió, Alagoas (fotos: Filipe Augusto Nascimento).....39
- Figura 8 – Microfotografia do condrocrânio de *Odontophrynus carvalhoi*/PE (estágio 34; MUFAL 10717) em vistas (A) dorsal e (B) lateral evidenciando, em amarelo, as medidas morfológicas utilizadas. 1 = comprimento total, 2 = comprimento das *cornua trabeculae*, 3 = comprimento da porção livre das *cornua trabeculae*, 4 = largura da porção livre das *cornua trabeculae*, 5 = comprimento da cápsula ótica, 6 = largura da cápsula ótica, 7 = altura da cápsula ótica, 8 = comprimento do *planum ethmoidale*, 9 = largura do *planum ethmoidale*, 10 = largura máxima do condrocrânio, 11 = altura máxima do condrocrânio, 12 = comprimento do *processus articularis*, 13 = largura do *processus articularis*, 14 = comprimento do *processus pseudopterygoideus*.....56
- Figura 9 – Condrocrânio de *Odontophrynus americanus* (estágio 35; DZSJRP 1555-3) em vistas (A) dorsal, (B) ventral e (C) lateral, (D) aparato hiobranquial e (E) cartilagem suprarrostral. Cb I-IV = ceratobranquial I a IV, ch = ceratohial, co = cartilagem orbital, coa = cópula anterior, cop = cópula posterior, cqa = *comissura quadratocranialis anterior*, cqo = *comissura quadratoorbitalis*, ct = *cornua trabeculae*, fah = *facies articularis hyalis*, fcp = *foramen caroticum primarium*, fcrp = *foramen craniumpalatinum*, fj = *foramen jugulare*, fo = *foramen opticum*, foc = *foramen oculomotorium*, fon = *foramen orbitonasal*, fov = *fenestra ovalis*, fpi = *foramen perilymphaticum inferior*, fpo = *foramen prooticum*, ft = *foramen trochleare*, hp = placas hipobranquiais, ic = cartilagem infrarrostral lcp = crista parótica larval, nc =

canal da notocorda, oc = cápsula ótica, pa = *par alaris*, pab = *processus anterior branchialis*, pad = *processus anterior dorsalis*, pah = *processus anterior hyalis*, palh = *processus anterolateralis hyalis*, paq = *pars articularis quadrati*, pas = *processus ascendens*, pc = *par corporis*, ph = *processus hyalis*, plh = *processus lateralis hyalis*, plt = *processus lateralis trabeculae*, pm = *processus muscularis*, ppd = *processus posterior dorsalis*, pph = *processus posterior hyalis*, ppp = *processus pseudopyterigoideus*, pq = *palatoquadrado*, pqe = *processus quadratoethmoidale*, pr = *pars reuniens*, pu = *processus urobranchialis*, s I-II = espículas I a III, sc = cartilagem suprarrostral, s IV = espícula IV, sn = *septum nasi*, ttm = *taenia tecti marginalis*.....61

Figura 10 – Vista dorsal, ventral e lateral do condrocânio e aparato hiobranquial de (A) *Odontophrynus maisuma* (estágio 35; MNHN 7429); (B) *O. carvalhoi*/BA (estágio 35; MUFAL 9821) e (C) *O. cultripes* (estágio 28; MUFAL 10593).....64

Figura 11 – Cartilagens suprarrostral de (A) *Odontophrynus americanus* (estágio 35; DZSJR 1806-2); (B) *O. maisuma* (estágio 38; MNHN7429); (C) *O. carvalhoi*/PE (estágio 31; MUFAL 10717) e (D) *O. cultripes* (estágio 28; MUFAL 10590).....66

Figura 12 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A, B) e piso bucal (C, D) de *Odontophrynus carvalhoi* (estágio 35; MUFAL 9821). Bfa = arena do piso bucal, bfp = papilas do piso bucal, bp = fenda bucal, bra = arena do teto bucal, brp = papilas do teto bucal, dv = velum dorsal, g = glote, gz = zona glandular, ip = papilas infralabiais, lp = papilas linguais, mr = crista mediana, mrp = papilas da crista mediana, na = narinas, pg = abertura posteromedial, poa = arena pós-nasal, pop = papilas pós-nasais, pra = arena pré-nasal, prp = papilas pré-nasais, vv = velum ventral.....72

Figura 13 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto bucal (A), narina direita (B), piso bucal (C,D) e detalhe das projeções digitiformes do velum ventral (E) de *Odontophrynus cultripes* (estágio 37; MUFAL 10593).....73

Figura 14 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A), piso bucal (B) e detalhe da projeção digitiforme do velum ventral (C) de *Odontophrynus americanus* (estágio 39; MNHN 7395).....74

Figura 15 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A), piso bucal (B, C, D) de *Odontophrynus maisuma* (estágio 39; MNHN 7395).....75

Figura 16 – Condrocânio de *Proceratophrys cristiceps* (estágio 37; MUFAL 9823) em vistas (A) dorsal, (B) ventral e (C) lateral, (D) aparato hiobranquial e (E) cartilagem suprarrostral. Cb I-IV = ceratobranquial I a IV, ch = ceratohial, co = cartilagem orbital, coa = cópula anterior, cop = cópula posterior, cqa = *comissura quadratocranialis anterior*, cqo = *comissura quadratoorbitalis*, ct = *cornua trabeculae*, fah = *facies articularis hyalis*, fcp = *foramen caroticum primarium*, fcrp = *foramen craniumpalatinum*, fj = *foramen jugulare*, fo = *foramen opticum*, foc = *foramen oculomotorium*, fon = foramen orbitonasal, fov = *fenestra ovalis*, fpi = *foramen perilymphaticum inferior*, fpo = *foramen prooticum*, hp = *placas hipobranquiais*, ic = cartilagem infrarrostral, lcp = crista parótica larval, nc = canal da notocorda, oc = cápsula ótica, pa = *par alaris*, pab = *processus anterior branchialis*, pad = *processus*

anterior dorsalis, pah = *processus anterior hyalis*, palh = *processus anterolateralis hyalis*, paq = *pars articularis quadrati*, pas = *processus ascendens*, pc = *par corporis*, ph = *processus hyalis*, plh = *processus lateralis hyalis*, plt = *processus lateralis trabeculae*, pm = *processus muscularis*, ppd = *processus posterior dorsalis*, pph = *processus posterior hyalis*, ppp = *processus pseudopyterigoideus*, pq = palatoquadrado, pqe = *processus quadratoethmoidale*, pr = *pars reuniens*, pu = *processus urobranchialis*, s I-II = espículas I a III, sc = cartilagem suprarrostral, s IV = espícula IV, ttm = *taenia tecti marginalis*.....92

Figura 17 – Vista dorsal, ventral e lateral do condrocânio e aparato hiobranquial de (A) *Proceratophrys cururu* (estágio 29; MUFAL 10589); (B) *P. boiei* (estágio 31; MUFAL 7743); (C) *P. renalis* (estágio 29; MUFAL 7503); (D) *P. moratoi* (estágio 26; L 15) e (E) *P. schirchi* (estágio 37; MCNAM 6174).....94

Figura 18 – Cartilagens suprarrostral de (A) *Proceratophrys cururu* (estágio 37; MUFAL 10587); (B) *P. boiei* (estágio 36; MUFAL 10591); (C) *P. renalis* (estágio 32; MUFAL 7503); (D) *P. moratoi* (estágio 37; L 15) e (E) *P. schirchi* (estágio 36; MCNAM 9824).....95

Figura 19 – Detalhe do condrocânio de dois indivíduos de *Proceratophrys schirchi* (MCNAM 6174) evidenciando (A) a formação de um *processus opticus* larval e (B) o seu não aparecimento.....98

Figura 20 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A) e piso bucais (B), detalhes da narina direita (C) e região posterior do piso bucal (D) de *Proceratophrys cristiceps* (estágio 36; MUFAL 9821). Ana = parede anterior da narina, bfa = arena do piso bucal, bfp = papilas do piso bucal, bp = fenda bucal, bra = arena do teto bucal, brp = papilas do teto bucal, dv = velum dorsal, g = glote, gz = zona glandular, ip = papilas infralabiais, lp = papilas linguais, mn = entalhe medial, mr = crista mediana, mrp = papilas da crista mediana, na = narinas, nv = válvula nasal, nvp = projeção da válvula nasal, pg = abertura posteromedial, poa = arena pós-nasal, pop = papilas pós-nasais, pra = arena pré-nasal, prp = papilas pré-nasais, vv = velum ventral.....105

Figura 21 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A) e piso bucais (B), detalhe das papilas infralabiais (C) e crista mediana (D) de *Proceratophrys cururu* (estágio 34; MUFAL 10589) e variação do formato da crista mediana (E) em outro indivíduo da mesma espécie (estágio 36; MUFAL 10589).....107

Figura 22 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A) e piso bucais (B), detalhe da narina direita (C) e papilas linguais (D) de *Proceratophrys moratoi* (estágio 35; L 15).....108

Figura 23 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A) e piso bucais (B), detalhe da crista mediana (C) de *Proceratophrys schirchi* (estágio 26; MUFAL 9824) e variação do formato da crista mediana (D) em outro indivíduo da mesma espécie (estágio 26; MUFAL 9824).....109

Figura 24 – Condrocânio de *Macrogenioglottus alipioi* (estágio 34; MUFAL 10811) em vistas (A) dorsal, (B) ventral e (C) lateral, (D) aparato hiobranquial e (E)

cartilagem suprarrostral. Cb I-IV = ceratobranquial I a IV, ch = ceratohial, co = cartilagem orbital, cop = cópula posterior, cqa = *comissura quadratocranialis anterior*, cqo = *comissura quadratoorbitalis*, ct = *cornua trabeculae*, fah = *facies articularis hyalis*, fcp = *foramen caroticum primarium*, fcrp = *foramen craniumpalatinum*, fj = *foramen jugulare*, fo = *foramen opticum*, foc = *foramen oculomotorium*, fon = *foramen orbitonasalis*, fov = *fenestra ovalis*, fpi = *foramen perilymphaticum inferior*, fpo = *foramen prooticum*, hp = placas hipobranquiais, ic = cartilagem infrarrostral, lcp = crista parótica larval, nc = canal da notocorda, oc = cápsula ótica, pa = *par alaris*, pab = *processus anterior branchialis*, pad = *processus anterior dorsalis*, pah = *processus anterior hyalis*, palh = *processus anterolateralis hyalis*, paq = *pars articularis quadrati*, pas = *processus ascendens*, pc = *par corporis*, ph = *processus hyalis*, plh = *processus lateralis hyalis*, plt = *processus lateralis trabeculae*, pm = *processus muscularis*, ppd = *processus posterior dorsalis*, pph = *processus posterior hyalis*, ppp = *processus pseudopyterigoideus*, pq = palatoquadrado, pqe = *processus quadratoethmoidale*, pr = *pars reuniens*, pu = *processus urobranchialis*, s I-II = espículas I a III, sc = cartilagem suprarrostral, s IV = espícula IV, ttm = *taenia tecti marginalis*..... 134

Figura 25 – Detalhe da cartilagem suprarrostral de *Macrogenioglottus alipioi* (estágio 34; MUFAL 10811) em vista superior, evidenciando a separação medial dos dois corpos..... 137

Figura 26 – Detalhe do *processus hioquadrati* de (A) *Macrogenioglottus alipioi* (estágio 34; MUFAL 10811), (B) *Odontophrynus carvalhoi* (estágio 34; MUFAL 10717) e (C) *Proceratophrys cristiceps* (estágio 37; MUFAL 9823) em vista lateral, evidenciando a projeção dupla na primeira espécie..... 138

Figura 27 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto bucal (A), detalhes da crista da arena pré-nasal (B), arena pós-nasal (C), arena do teto bucal (D) e zona glandular (E) de *Macrogenioglottus alipioi* (estágio 36; MUFAL 9059). Bra = arena do teto bucal, brp = papilas do teto bucal, dv = velum dorsal, gz = zona glandular, mr = crista mediana, mrp = papilas da crista mediana, na = narinas, pg = abertura posteromedial, poa = arena pós-nasal, pop = papilas pós-nasais, pra = arena pré-nasal, prp = papilas pré-nasais..... 142

Figura 28 – Microfotografia eletrônica de varredura do piso bucal (A), detalhes das papilas linguais (B) e fossetas secretoras (C) em uma das projeções do velum de *Macrogenioglottus alipioi* (estágio 36; MUFAL 9059). Bfa = arena do piso bucal, bfp = papilas do piso bucal, bp = fenda bucal, g = glote, ip = papilas infralabiais, lp = papilas linguais, mn = entalhe medial, vv = velum ventral..... 144

Figura 29 – Cladograma de consenso estrito resultante da análise de Máxima Parcimônia utilizando 47 caracteres de condrocânio e cavidade oral (CI = 0,57; RI = 0,56). Acima dos nós é mostrado os valores de *Bootstrap* (valores abaixo de 50% são omitidos) e abaixo, o índice de Bremer..... 146

Figura 30 – Cladograma de consenso estrito resultante da análise de Máxima Parcimônia utilizando 47 caracteres de condrocânio e cavidade oral. Acima dos nós é mostrado o código do caráter e abaixo, seu respectivo estado. Em vermelho, sinapomorfias e autapomorfias e em preto, homoplasias..... 147

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Medidas morfológicas (em mm) dos condrocânios de *Odontophrynus americanus*, *O. maisuma*, *O. carvalhoi*/PE, *O. carvalhoi*/BA e *O. cultripes*. Abreviações: CT = comprimento total; CCT = comprimento das *cornua trabeculae*; CLCT = comprimento da porção livre das *cornua trabeculae*; LLCT = largura da porção livre das *cornua trabeculae*; CCO = comprimento da cápsula ótica; LCO = largura da cápsula ótica; ACO = altura da cápsula ótica; CPE = comprimento do *planum ethmoidale*; LPE = largura do *planum ethmoidale*; LC = largura máxima do condrocânio; AC = altura máxima do condrocânio; CPA = comprimento do *processus articularis*; LPA = largura do *processus articularis*; CPP = comprimento do *processus pseudopterygoideus* (média±desvio padrão).....65

Tabela 2 – Medidas morfológicas (em mm) dos condrocânios de *Proceratophrys cristiceps*, *P. cururu*, *P. moratoi*, *P. renalis*, *P. boiei* e *P. schirchi*. Abreviações: CT = comprimento total; CCT = comprimento das *cornua trabeculae*; CLCT = comprimento da porção livre das *cornua trabeculae*; LLCT = largura da porção livre das *cornua trabeculae*; CCO = comprimento da cápsula ótica; LCO = largura da cápsula ótica; ACO = altura da cápsula ótica; CPE = comprimento do *planum ethmoidale*; LPE = largura do *planum ethmoidale*; LC = largura máxima do condrocânio; AC = altura máxima do condrocânio; CPA = comprimento do *processus articularis*; LPA = largura do *processus articularis*; CPP = comprimento do *processus pseudopterygoideus* (média ± desvio padrão).....96

Tabela 3 – Comparação de alguns caracteres da cavidade oral entre espécies de *Proceratophrys*.....117

Tabela 4 – Medidas morfológicas (em mm) do condrocânio de *Macrogenioglottus alipioi*. Abreviações: CT = comprimento total, CCT = comprimento das *cornua trabeculae*, CLCT = comprimento da porção livre das *cornua trabeculae*, LLCT = largura da porção livre das *cornua trabeculae*, CCO = comprimento da cápsula ótica, LCO = largura da cápsula ótica, ACO = altura da cápsula ótica, CPE = comprimento do *planum ethmoidale*, LPE = largura do *planum ethmoidale*, LC = largura máxima do condrocânio, AC = altura máxima do condrocânio, CPA = comprimento do *processus articularis*, LPA = largura do *processus articularis*, CPP = comprimento do *processus pseudopterygoideus* (média ± desvio padrão).....135

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	16
Referências	19
1 REVISÃO DE LITERATURA	21
1.1 Caracteres larvais e a sistemática dos anuros	21
1.2 Caracterização morfológica do condrocânio	24
1.3 Caracterização morfológica da cavidade oral	28
1.4 Histórico dos gêneros da família Odontophrynidae	31
1.4.1 O gênero <i>Macrogenioglottus</i>	31
1.4.2 O gênero <i>Odontophrynus</i>	33
1.4.3 O gênero <i>Proceratophrys</i>	36
1.4.4 Histórico das relações entre os três gêneros	39
Referências	41
2 CONDROCRÂNIO E CAVIDADE ORAL DE GIRINOS DE QUATRO ESPÉCIES DE <i>Odontophrynus</i> (ANURA, ODONTOPHRYNIDAE)	51
Resumo	51
Abstract	52
2.1 Introdução	53
2.2 Material e métodos	54
2.2.1 Condrocânio	55
2.2.2 Cavidade oral	55
2.3 Resultados	57
2.3.1 Condrocânio	57
2.3.2 Cavidade oral	69
2.4 Discussão	75
2.4.1 Condrocânio	75
2.4.2 Cavidade oral	78
Referências	81
3 ANATOMIA COMPARADA DO CONDROCRÂNIO E CAVIDADE ORAL DE GIRINOS DE <i>Proceratophrys</i> (ANURA, ODONTOPHRYNIDAE)	85
Resumo	85
Abstract	86
3.1 Introdução	87
3.2 Material e métodos	89
3.2.1 Condrocânio	89
3.2.2 Cavidade oral	89

3.3 Resultados	90
3.3.1 Condrocrânio	90
3.3.2 Cavidade oral	102
3.4 Discussão	109
3.4.1 Condrocrânio	109
3.4.2 Cavidade oral	113
Referências	118
4 CONDROCRÂNIO E CAVIDADE ORAL DO GIRINO DE <i>Macrogenioglottus alipioi</i> (ANURA, ODONTOPHYRYNIDAE) COM CONSIDERAÇÕES SOBRE A FILOGENIA DA FAMÍLIA BASEADA EM CARACTERES LARVAIS INTERNOS	124
Resumo	124
Abstract	126
4.1 Introdução	127
4.2 Material e métodos	128
4.2.1 Condrocrânio	129
4.2.2 Cavidade oral	129
4.2.3 Análise filogenética	129
4.3 Resultados	130
4.3.1 Condrocrânio	130
4.3.2 Cavidade oral	140
4.3.3 Análise filogenética	144
4.4 Discussão	147
4.4.1 Condrocrânio	147
4.4.2 Cavidade oral	149
4.4.3 Análise filogenética	150
Referências	153
5 CONCLUSÕES	158
6 REFERÊNCIAS	160
APÊNDICES	173
ANEXOS	183

APRESENTAÇÃO

Os anfíbios são vertebrados que possuem um ciclo de vida complexo, tendo como uma de suas principais características a presença de um estágio larval no seu desenvolvimento. A maioria das larvas é aquática e possui uma morfologia e fisiologia característica. Das três ordens de anfíbios (Anura, Caudata e Gymnophiona), as larvas dos anuros (girinos) são as que possuem as formas mais desviantes de sua contraparte adulta (DUELLMAN & TRUEB 1994).

Pelo fato de adultos e girinos ocuparem cenários ecológicos distintos, a interação evolutiva entre esses dois estágios proporcionou a existência de uma situação única entre esses tetrápodes (McDIARMID & ALTIG 1999). Larvas e adultos, em princípio, utilizam fontes independentes de recursos, não competindo por alimentação ou refúgio, estando, por isso, sujeitos a pressões seletivas diferenciadas (DUELLMAN & TRUEB 1994). Nesse contexto, o levantamento de caracteres de girinos pode complementar matrizes de caracteres provenientes dos adultos, fornecendo, desse modo, informações importantes sobre a história evolutiva do grupo e ajudando a elucidar relações filogenéticas ainda em debate (LARSON & DE SÁ 1998).

O condrocânio de girinos tem se mostrado uma estrutura complexa que varia substancialmente em sua morfologia, mesmo entre espécies próximas (LARSON 2005), tendo, por isso, grande utilidade em estudos sistemáticos (LARSON & DE SÁ 1998, SOKOL 1977; VERA CANDIOTI 2008). Tal estrutura corresponde ao estojo cartilaginoso que protege o encéfalo e sustenta os órgãos sensoriais e o aparato mandibular. Associado a ele ainda existe o aparelho hiobranquial, que sustenta as brânquias e o aparato filtrador (CANNATELLA 1999).

Outro conjunto de caracteres que tem mostrado grande potencial para aplicabilidade taxonômica e sistemática é aquele proveniente da cavidade oral dos girinos. Grande parte dessas estruturas é estável durante a maior parte da fase larval (WASSERSUG 1976a) e, por ter papel importante na função alimentar, funciona

como centro para a ação do processo evolutivo, podendo ter um alto significado adaptativo (WASSERSUG 1976b).

A família Odontophrynidae foi proposta recentemente por PYRON E WIENS (2011) para incluir os gêneros neotropicais *Macrogenioglottus* (1sp.), *Odontophrynus* (11 spp.) e *Proceratophrys* (29 spp.). Nesse estudo, os autores incluíram 522 espécies de anuros e utilizaram 12 genes (nove nucleares e três mitocondriais) em uma reconstrução filogenética e obtiveram um forte suporte para o monofiletismo dos três gêneros (*bootstrap* = 100%). Entretanto, o conhecimento sobre as relações interespecíficas desse clado ainda está em fase inicial, existindo evidências tanto para a parafilia de alguns dos gêneros (AMARO *et al.* 2009) quanto para a não sustentação de alguns dos grupos de espécies reconhecidos até então (PYRON & WIENS 2011; Teixeira JUNIOR *et al.* 2012). Das 41 espécies que compõem a família, somente 5% possuem condrocânios descritos e em cerca de 17% há descrições disponíveis da cavidade oral (DE SÁ & LANGONE 2002; FABREZI & VERA 1997; NASCIMENTO *et al.* 2010; VIEIRA *et al.* 2007; WASSERSUG & HEYER 1988).

Desse modo, os principais objetivos desse trabalho foram descrever os condrocânios e cavidades orais de *Macrogenioglottus alipioi*, *Odontophrynus americanus*, *O. carvalhoi*, *O. cultripes*, *O. maisuma*, *Proceratophrys boiei*, *P. cristiceps*, *P. cururu*, *P. moratoi*, *P. renalis* e *P. schirchi* e utilizar esses caracteres larvais para reconstruir uma hipótese filogenética visando testar o monofiletismo da família Odontophrynidae e de seus gêneros.

A dissertação está dividida em quatro capítulos complementares e com formatação independente, sendo os três últimos em formato de artigo científico. O primeiro apresenta uma revisão de literatura sobre o tema, com uma contextualização histórica e apresentação dos principais trabalhos científicos da área. O segundo apresenta a descrição e comparação do condrocânio e cavidade oral das quatro espécies de *Odontophrynus*. O terceiro, da mesma forma, realiza a descrição e comparação do condrocânio e cavidade oral para as seis espécies de *Proceratophrys*. Finalmente, o quarto capítulo descreve o condrocânio e a cavidade oral de *Macrogenioglottus alipioi* e testa o monofiletismo da família e de seus gêneros utilizando 47 caracteres de condrocânio e cavidade oral em uma análise

cladística. Há ainda uma quinta parte em que é apresentada a conclusão geral do trabalho. Espera-se que os dados apresentados aqui contribuam para ampliar o conhecimento sobre a morfologia condrocranial e da cavidade oral de *Odontophrynidae* e no estabelecimento da utilidade destes caracteres larvais para a reconstrução filogenética da família.

Referências

- AMARO, R.C.; D. PAVAN & M.T. RODRIGUES. 2009. On the generic identity of *Odontophrynus moratoi* Jim & Caramaschi, 1980 (Anura, Cycloramphidae). **Zootaxa** **2071**: 61-68.
- CANNATELLA, D.C. 1999. Architecture: Cranial and Axial Musculoskeleton, p. 52-91 In: MCDIARMID, R. & R. ALTIG (Eds). **Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae**. Chicago, The University of Chicago Press.
- DE SÁ, R.O. & J. LANGONE. 2002. The tadpole of *Proceratophrys avelinoi* (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Herpetology** **36**: 490-494.
- DUELMANN, W.E. & L. TRUEB. 1994. **Biology of Amphibians**. 2 ed. Johns Baltimore. Hopkins University Press. 670p.
- FABREZI, M. & R. VERA. 1997. Caracterización morfológica de larvas de anuros del noroeste argentino. **Cuadernos de Herpetología** **11**: 37-49.
- LARSON, P.M. & R.O. DE SÁ. 1999. Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (Leptodactylidae: Leptodactylinae): Its utility in phylogenetic reconstruction. **Journal of Morphology** **238**: 287-305.
- LARSON, P.M. 2005. Ontogeny, phylogeny, and morphology in anuran larvae: morphometric analysis of cranial development and evolution in *Rana* tadpoles (Anura: Ranidae). **Journal of Morphology** **264**: 34-52.
- MCDIARMID, R. & R. ALTIG .1999. Introduction: the tadpole arena, p. 1-6. In: MCDIARMID, R. & R. ALTIG (Eds). **Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae**. Chicago, The University of Chicago Press.
- NASCIMENTO, F.A.C.; B.S. LISBOA; G.O. SKUK & R.O. DE SÁ. 2010. Description of the tadpole of *Proceratophrys renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Anura: Cycloramphidae). **South American Journal of Herpetology** **5**: 241-248.
- PYRON, R.A. & J.J. WIENS. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **61**: 543-583.
- SOKOL, O.M. 1981. The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. **Journal of Morphology** **169**: 161-183.
- TEIXEIRA JUNIOR, M.T.; R.C. AMARO; R.S. RECODER; F.D. VECHIO & M.T. RODRIGUES. 2012. A new dwarf species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura, Cycloramphidae) from the highlands of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. **Zootaxa** **3551**: 25-42.

VERA CANDIOTI, M.F. 2008. Larval Anatomy of Andean tadpoles of *Telmatobius* (Anura: Ceratophryidae) from Northwestern Argentina. **Zootaxa 1938**: 40-60.

VIEIRA W.L.S.; K.S. VIEIRA & G.G. SANTANA. 2007. Description of the tadpole of *Proceratophrys cristiceps* (Anura: Cycloramphidae, Odontophrynini). **Zootaxa 1397**: 17-24.

WASSERSUG, R.J. & W.R. HEYER. 1988. A Survey of Internal Oral Features of Leptodactyloid Larvae (Amphibia: Anura). **Smithsonian Contributions to Zoology 457**: 1-99.

WASSERSUG, R.J. 1976a. Internal oral features in *Hyla regilla* (Anura: Hylidae) larvae: an ontogenetic study. **Occasional papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas 49**: 1-24.

WASSERSUG, R.J. 1976b. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. **Occasional papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas 48**: 1-23.

1 REVISÃO DE LITERATURA

1.1 Caracteres larvais e a sistemática dos anuros

Segundo MCDIARMID E ALTIG (1999), desde o século XVI há registros de trabalhos científicos que abrangem, em variados graus, o estudo de girinos. Ainda segundo esses autores, RÖSEL VON ROSENHOF (1753–1758) publicou um trabalho historicamente importante sobre história de vida dos anuros europeus e forneceu a primeira descrição da série de desenvolvimento de várias espécies, desde o ovo até o adulto, mostrando que nessa época os zoólogos já tinham conhecimento de que os girinos correspondiam aos estágios juvenis dos anuros.

Alguns estudos do século XIX já mencionavam a utilidade dos caracteres larvais para a sistemática dos anuros (*e.g.*, VAN BAMBEKE 1863, LATASTE 1876, 1877). LATASTE (1879), por exemplo, dividiu os anuros em dois grandes grupos baseados na posição do espiráculo, os Mediogyrinidae incluíam as espécies cujos girinos possuíam o espiráculo médio-ventral e os Laevogyrinidae as que possuíam o espiráculo sinistro. Porém, esses caracteres eram considerados de menor importância que os tradicionais caracteres osteológicos e não foram bem aceitos (STARRETT 1973). Com o aumento do conhecimento acerca da biologia dos girinos, no entanto, começaram a surgir trabalhos mais específicos que propunham o uso de caracteres larvais como ferramenta de auxílio para a resolução da sistemática do grupo. Assim, NOBLE (1926), ao estudar algumas espécies sul-africanas, encontrou congruência entre os dados provenientes das larvas com aqueles oriundos dos adultos. Posteriormente, no entanto, o mesmo autor (NOBLE 1927) chamou a atenção para o fato de que alguns caracteres, como o aumento no número de fileira de dentículos e o formato do corpo, não seriam bons como indicadores de relações sistemáticas.

O interesse na importância dos girinos para a compreensão da sistemática dos anuros só foi despertado efetivamente a partir dos trabalhos de ORTON (1953, 1957). A autora estudou girinos de cerca de 600 espécies e os agrupou em quatro grandes tipos principais (tipos I-IV), baseados na estrutura da câmara opercular e

sua abertura externa (espiráculo) e na estrutura do disco oral, e os propôs como critérios para definição dos grupos de anuros. Cada um desses tipos representaria níveis evolutivos mais amplos e dentro de cada tipo haveria tendências evolutivas secundárias que seriam o resultado de radiação adaptativa ou evolução convergente. Essa proposta, entretanto, não foi aceita por alguns autores (*e.g.*, GRIFFITHS 1963, GRIFFITHS & CARVALHO 1965, KLUGE & FARRIS 1969) que argumentaram, entre outras coisas, que esse esquema seria incapaz de definir muitas das famílias inclusas nesses grupos. Segundo STARRETT (1973), essa controvérsia se deu principalmente como resultado de uma interpretação dos caracteres externos sem um conhecimento adequado da morfologia interna. Realmente, os caracteres internos dos girinos parecem refletir mais fielmente a história evolutiva do grupo que os caracteres externos, geralmente mais plásticos e mais sujeitos a pressões ambientais (ANDRADE *et al.* 2007).

Dentre os caracteres internos dos girinos, aqueles provenientes do condrocânio e da cavidade oral têm sido os mais utilizados como ferramenta de auxílio para o entendimento das relações evolutivas dos anuros e a quantidade de trabalhos com esse enfoque tem crescido muito nos últimos anos (*e.g.*, WASSERSUG 1980, WASSERSUG & HEYER 1988, HAAS 1995, 1997, 2003, LARSON & DE SÁ 1998, LARSON *et al.* 2003, PUGENER *et al.* 2003, LARSON 2005, 2008, ALCALDE & BARG 2006, WEBER & CARAMASCHI 2006, D'HEURSEL & HADDAD 2007, KOLENC *et al.* 2008, MIRANDA 2009, ALCALDE *et al.* 2011, TRUEB *et al.* 2011, RUGGERI & WEBER 2012). Adicionalmente, e tendo em mente a importância sistemática desses caracteres, muitos autores têm focado em descrições de condrocânio e cavidade oral, em associação ou não com a morfologia externa, contribuindo sobremaneira com o conhecimento sobre a diversidade morfológica dessas estruturas (*e.g.*, DE JONGH 1968, SOKOL 1981, LAVILLA & FABREZI 1992, LAVILLA & LANGONE 1995, FABREZI & VERA 1997, DE SÁ & HILL 1998, D'HEURSEL & DE SÁ 1999, WILD 1997, 1999, SWART & DE SÁ 1999, LAVILLA & DE SÁ 2001, AGUILAR *et al.* 2007, VERA CANDIOTI 2008, RABANAL & FORMAS 2009, BARRASSO *et al.* 2012, BILATE *et al.* 2012).

Com relação especificamente aos condrocânios, CANNATELLA (1999) afirmou que o primeiro trabalho sobre essa estrutura foi provavelmente o de DUGÈS

(1834), que ilustrou e descreveu o condrocrânio de *Pelobates fuscus*. A própria STARRETT (1973) utilizou caracteres larvais internos, entre eles os de condrocrânio, para propor uma hipótese de evolução dos quatro grupos de anuros baseados nos tipos de girinos de Orton, inclusive reconhecendo-os taxonomicamente. Assim, os Xenoanura (tipo I) e Scoptanura (tipo II) seriam os mais primitivos e os Lemmanura (tipo III) e Acosmanura (tipo IV) os mais derivados, sendo o tipo IV mais especializado que o tipo III. Pouco depois, SOKOL (1975) também revisou as relações evolutivas dos anuros a partir da morfologia interna dos girinos, incluindo condrocrânio, e chegou a uma proposta diferente da de Starrett para a evolução dos tipos larvais, segundo o autor, as larvas tipo III e IV seriam as mais primitivas, fornecendo o estoque que evoluíram os tipos I e II.

A partir da segunda metade da década de 1990, os caracteres de condrocrânio começaram a ser utilizados, unicamente ou em associação com outros caracteres larvais, visando reconstruções filogenéticas. LARSON E DE SÁ (1999) apresentaram a primeira hipótese das relações intrarespecíficas de um gênero (22 espécies de *Leptodactylus*) baseada unicamente em caracteres de condrocrânio. Suas análises sugeriram a existência de dois clados dentro de *Leptodactylus*, a não sustentação dos atuais grupos de espécies reconhecidos e a parafilia do gênero. PUGENER *et al.* (2003) montaram uma filogenia dos anuros basais (“*archaeobatrachians*”) a partir de 43 caracteres larvais (dos quais 41 eram de condrocrânio) e posteriormente combinaram esses dados com os caracteres osteológicos dos adultos e sugeriram como seriam os estados de caracteres do provável “girino ancestral”. No mesmo ano, Haas (2003) apresentou uma ampla filogenia, englobando 81 espécies de anuros e quatro de caudados, a partir de caracteres majoritariamente larvais (dos quais 30 eram de condrocrânio), e encontrou suporte para vários clados já bem conhecidos. Além desses estudos, uma série de outros trabalhos tem discutido as estruturas de condrocrânio a luz das hipóteses filogenéticas atualmente aceitas, procurando encontrar padrões na distribuição de seus caracteres (*e.g.*, SOKOL 1977, HAAS 1995, LARSON *et al.* 2003, LARSON 2005, 2008).

Já quanto à cavidade oral, alguns trabalhos do final do século XIX até o começo da década de 1970 já apresentavam descrições dessas estruturas para algumas espécies, porém, as terminologias utilizadas eram inconsistentes e muitos caracteres eram negligenciados, além das ilustrações em geral serem pobres em detalhes (e.g., PARKER 1881, SAVAGE 1952, KENNY 1969, GRADWELL 1974). Foi WASSERSUG (1976a) que, procurando novos caracteres das larvas que poderiam ser úteis no entendimento de relações filogenéticas, padronizou a terminologia anatômica e introduziu novos termos e conceitos. Seus trabalhos subsequentes (WASSERSUG 1976b, WASSERSUG 1980, WASSERSUG & HEYER 1988) expandiram o conhecimento sobre a variabilidade da cavidade oral larval, seu papel na ecologia alimentar e sua utilidade na compreensão das relações evolutivas dos anuros. Desde então uma série de trabalhos comparativos de cavidade oral tem sido publicados, muitos deles com implicações sistemáticas (e.g., VIERTTEL 1982, ECHEVERRÍA & LAVILLA 2000, GROSJEAN *et al.* 2004, WEBER & CARAMASCHI 2006, D'HEURSEL & HADDAD 2007, KOLENC *et al.* 2008, MIRANDA & FERREIRA 2009, NASCIMENTO *et al.* 2009, 2010, PROVETE *et al.* 2011, RUGGERI & WEBER 2012). Por outro lado, apesar de grande parte dos caracteres da cavidade oral ser estável durante a maior parte da fase larval (WASSERSUG 1976b) e poder apresentar informação filogenética consistente (WASSERSUG & HEYER 1988) existem poucos trabalhos que os utilizaram para propor hipóteses filogenéticas (veja FAIVOVICH 2002, PRADO 2006, MIRANDA 2009).

1.2 Caracterização morfológica do condrocrânio

O condrocrânio do girino funciona como um estojo cartilaginoso que protege o encéfalo e sustenta os órgãos sensoriais e o aparato mandibular (Fig. 1; CANNATELLA 1999). Pode ser didaticamente dividido nas seguintes partes (Figs. 2 e 3; *sensu* CANNATELLA 1999, LARSON & DE SÁ 1999):

1. Neurocrânio

É o condrocrânio propriamente dito, encerra o encéfalo e os órgãos sensoriais. Podem-se reconhecer as seguintes regiões nessa estrutura:

- Região etmoidal – é a região mais anterior do condrocânio. É formada pela cartilagem suprarrostral (que sustenta o bico córneo superior) e pelas *cornua trabeculae*. Essa se conflui posteriormente no *planum trabeculare* anticum que por sua vez forma o *planum ethmoidale*, originando a parede anterior da caixa craniana e sustentando as cápsulas nasais.

- Região orbitotemporal – é a região correspondente à parte central do piso craniano e às paredes laterais. É formado pelo *planum intertrabeculare*, que oclui a *fenestra basicranialis*, contribuindo com o piso craniano. É possível encontrar ainda dois pares de forames no piso, o *foramen craniopalatina* e o *foramen carotica primaria*. As paredes laterais são formadas pelas cartilagens orbitais e quatro forames podem ser encontrados nessa área, o *foramen prooticum*, *oticum*, *oculomotorium* e *trochlear*. As cartilagens orbitais ainda delimitam a abertura superior da caixa craniana, a *fenestra frontoparietalis*.

- Região otooccipital – é a região posterior do condrocânio. É formada pelas cápsulas óticas, *planum basale* e pelos *arcus occipitalis*. Os *arcus occipitalis* se estendem ventralmente a partir da margem posteromedial das cápsulas óticas, se funde com o *planum basale* e dão origem aos côndilos occipitais. Dois forames principais são encontrados nessa região, o *foramen jugulare* e o *foramen perilymphaticum inferior*.

2. Componentes viscerais

É a parte derivada ontogeneticamente dos arcos viscerais (HILDEBRAND & GOSLOW 2006). Forma o aparato mandibular e o hiobranquial. Podem-se reconhecer as seguintes regiões nessa estrutura:

- Palatoquadrado – é uma longa faixa plana de cartilagem, lateral ao neurocânio e que se ancora a ele por no mínimo dois processos cartilagosos, a *comissura quadratocranialis anterior* e o *processus ascendens*.

- Cartilagens de Meckel e infrarrostral – são duas cartilagens que se articulam para formar a mandíbula inferior da larva. A cartilagem infrarrostral oferece suporte ao bico córneo inferior.

- Aparato hiobranquial – estrutura situada ventralmente ao neurocânio e ligada a ele pelo palatoquadrado. É formado basicamente pelo ceratohial e pelo

esqueleto hiobranquial, o primeiro forma o alicerce do piso bucal e serve de alavanca por onde os músculos responsáveis pelo bombeamento bucal agem, o segundo é formado pelas placas hipobranquiais e ceratobranquiais e são responsáveis pela sustentação das brânquias e aparato filtrador.

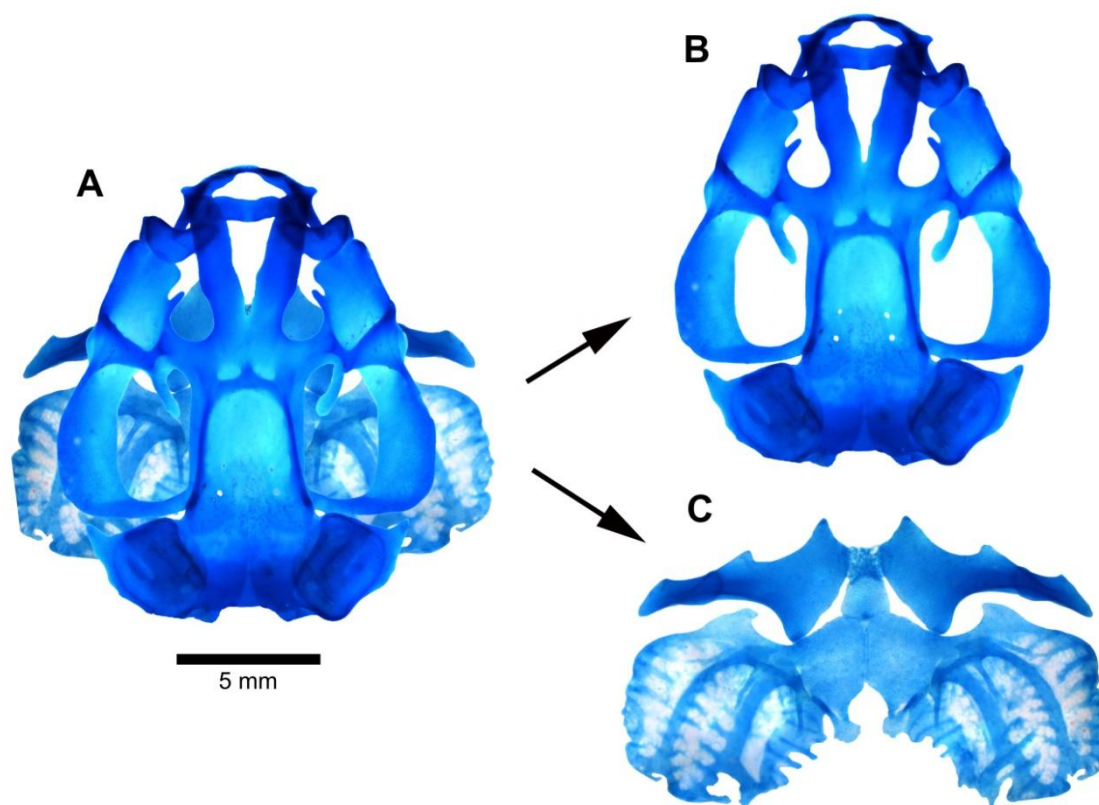


Figura 1 – Microfotografia do esqueleto do girino de *Odontophrynus carvalhoi* (A) (estágio 34; MUFAL 10717) em vista dorsal; (B) condrocrânio e (C) aparato hiobranquial desarticulados.

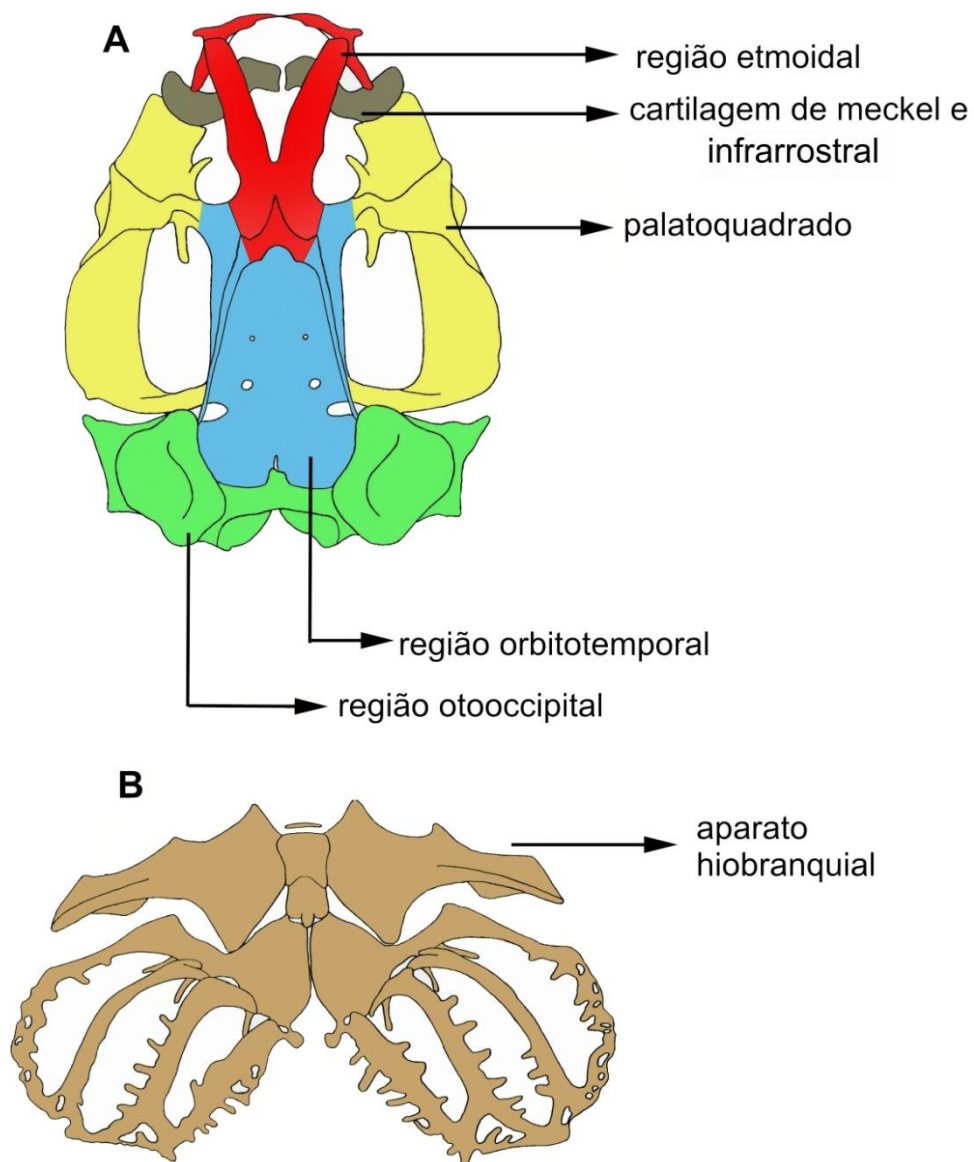


Figura 2 – Esquema do condrocrânio (A) e do aparato hiobranquial (B) evidenciando as regiões anatômicas.

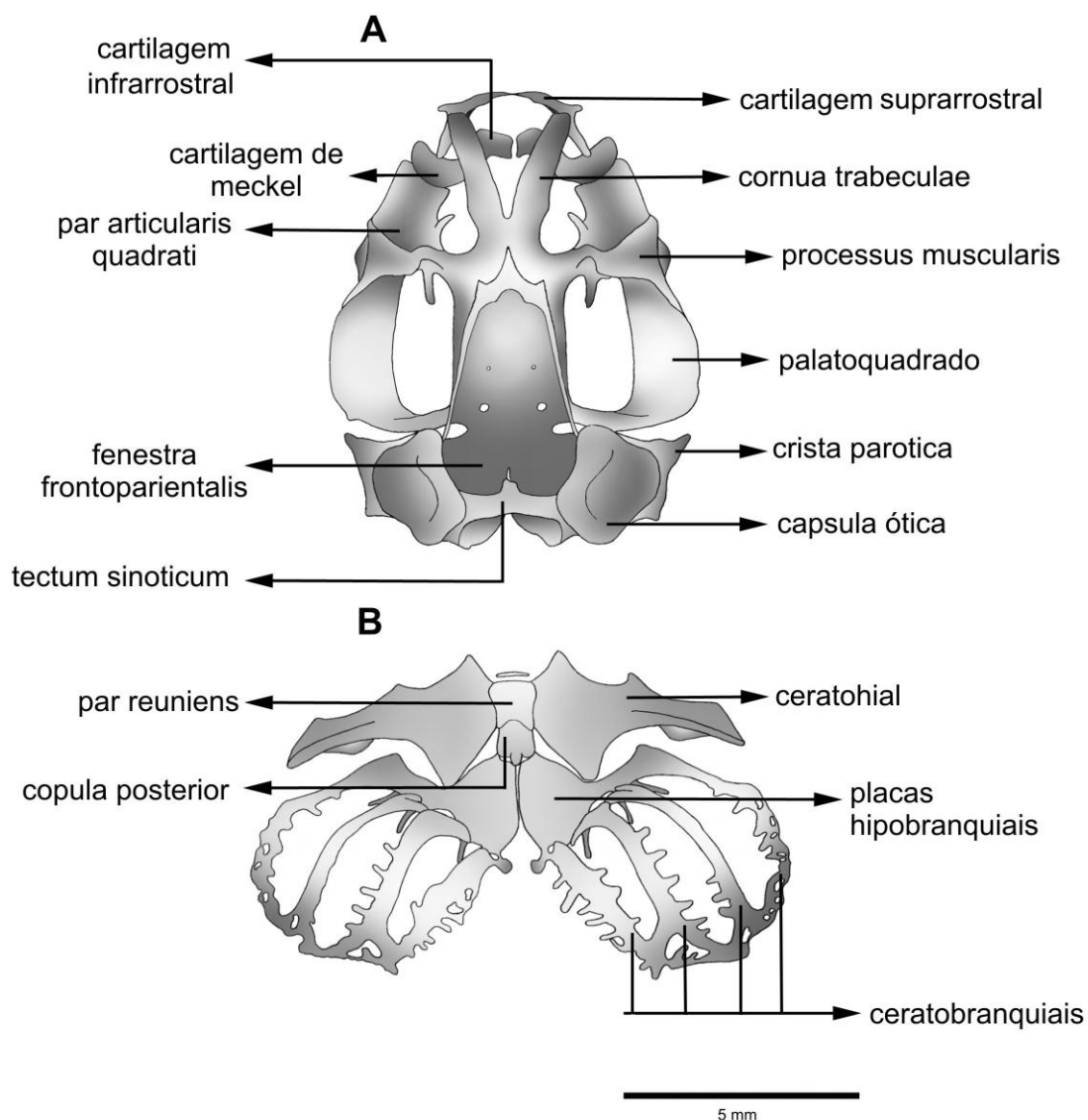


Figura 3 – Esquema do condrocânio (A) e do aparato hiobranquial (B) evidenciando algumas das principais estruturas anatômicas.

1.3 Caracterização morfológica da cavidade oral

A cavidade oral dos girinos é a região envolvida principalmente com a função alimentar, especialmente a ingestão (WASSERSUG 1980). É formado por estruturas basicamente responsáveis pela seleção e condução das partículas alimentares até a cavidade faríngea. É estreita na porção anterior, próximo à

abertura bucal, alarga-se na região mediana e torna a estreitar-se novamente na região próxima à faringe e ao esôfago (MIRANDA 2009). Pode ser dividida em uma parte dorsal (teto bucal) e uma ventral (piso bucal) (Fig. 4; *sensu* WASSERSUG 1976a):

1. Teto bucal

É dividido topograficamente em três regiões. A primeira, e mais anterior, é a arena pré-nasal, delimitada anteriormente pela cartilagem suprarrostral e posteriormente pelas narinas internas. Geralmente existem pustulações, papilas ou cristas nessa área. As narinas internas (coanas) geralmente possuem um formato de fenda, com uma orientação transversal ou oblíqua. A segunda região topográfica é a arena pós-nasal, situada entre as narinas anteriormente e a crista mediana posteriormente, é estruturalmente complexa, geralmente existindo conjuntos de papilas ao longo dessa região. A crista mediana é uma aba transversal que serve como importante marca divisória da metade do teto bucal. Posteriormente a ela inicia-se a terceira e maior região topográfica, a arena do teto bucal (*buccal roof arena*). Geralmente há inúmeras pustulações espalhadas uniformemente ao longo dessa área. É delimitada lateral e posteriormente por fileiras com número variado de papilas (papilas da arena do teto bucal). Na região posterior, atrás da arena do teto bucal, há o velum dorsal e a zona glandular, essa última é um tecido secretor (variavelmente desenvolvido de espécie a espécie) que se estende posterior e lateralmente sobre o velum dorsal.

2. Piso bucal

A região mais anterior do piso é chamada de arena pré-lingual, onde se situam as papilas infralabiais, essas podem ter vários formatos, números e tamanhos. Posteriormente encontra-se o primórdio lingual, sobre o qual se situam as papilas linguais, que são geralmente pareadas e simetricamente dispostas ao longo da linha mediana. Logo após o primórdio há a arena do piso bucal (*buccal floor arena*), que é delimitada lateral e posteriormente por um conjunto de papilas (papilas da arena do piso bucal), essas, se grandes o suficiente, se curvam anteromedialmente, circunscrevendo a arena. Lateralmente à arena do piso bucal existem as bolsas bucais, que correspondem à primeira fenda branquial verdadeira e

que leva a câmara atrial (opercular). Posteriormente há o velum ventral, aba que se continua dorsalmente com o velum dorsal.

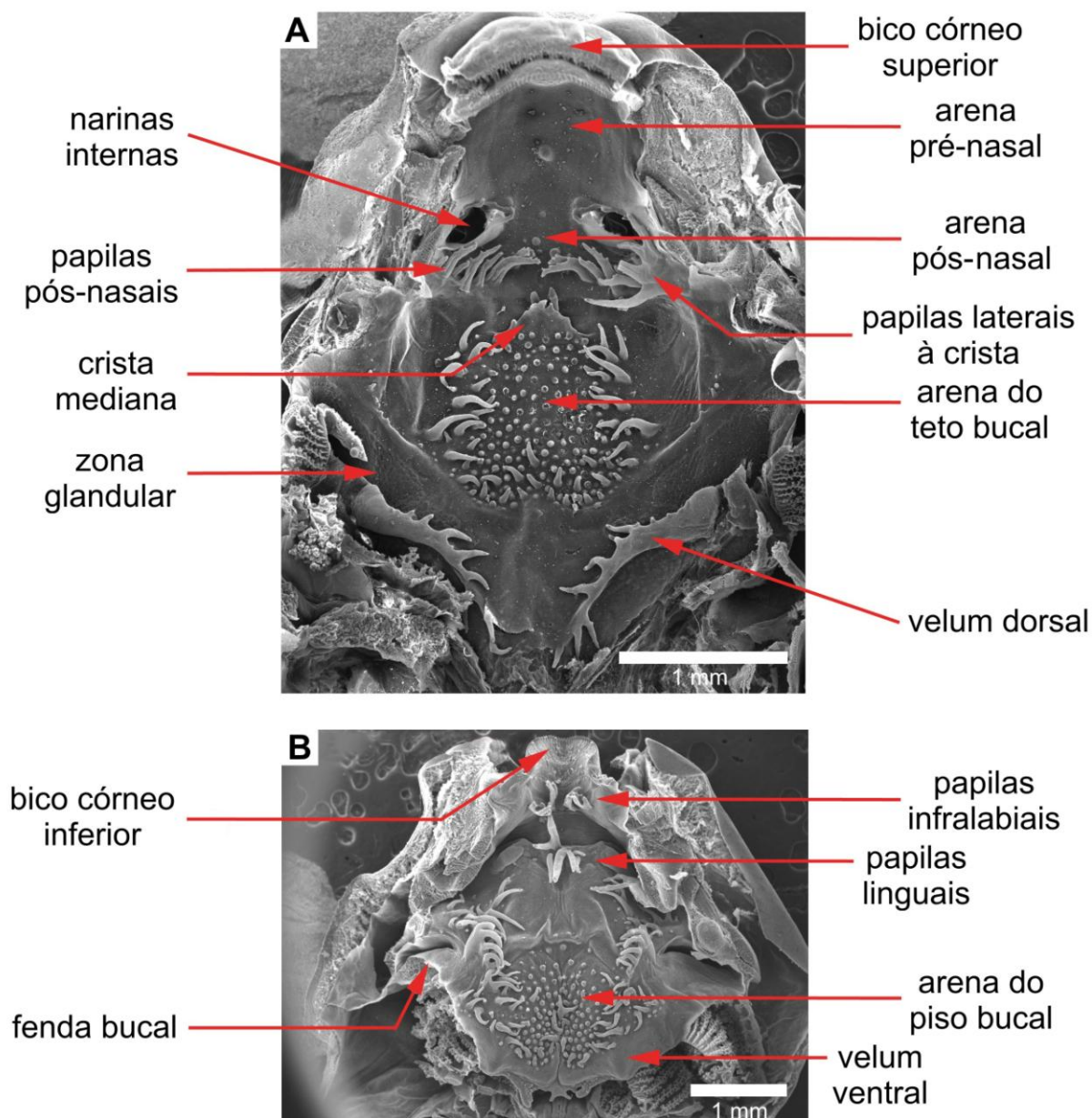


Figura 4 - Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A) e piso bucal (B) do girino de *Proceratophrys cristiceps* (estágio 36; MUFAL 9821) evidenciando as principais estruturas anatômicas.

1.4 Histórico dos gêneros da família Odontophrynidae

1.4.1 O gênero *Macrogenioglottus*

O gênero monotípico *Macrogenioglottus* (Fig. 5) foi descrito por CARVALHO (1946) para incluir a espécie *M. alipioi*, tendo o município de Ilhéus, estado da Bahia como localidade tipo. O autor alocou o gênero na então família Ceratophryidae e o considerou muito próximo a *Odontophrynus*, apesar de se assemelhar, em certos aspectos, a *Proceratophrys*, e em outros, a *Rhinella*. Durante muito tempo as afinidades sistemáticas do gênero foram alvo de debates. LIMESSES (1964, 1965), baseado na morfologia da musculatura mandibular e da coxa, encontrou evidências que mostraram *Macrogenioglottus* mais similar a Bufonidae que de Leptodactylidae, assertiva que foi corroborada por REIG (1972). Esse autor estudou detalhadamente o esqueleto, musculatura e aparato hiolaringeal de *M. alipioi* e concluiu que esse táxon seria mais similar ao bufonídeos do que qualquer outro leptodactílideo, porém com diferenças suficientes para ser incluído em uma família própria (Macrogenioglottidae). LYNCH (1971), por outro lado, alocou o gênero na tribo Odontophrynini da família Leptodactylidae e decidiu sinonimizá-lo a *Odontophrynus*, baseado na semelhança dos caracteres diagnósticos osteológicos de *Macrogenioglottus* com *O. carvalhoi*. Ao verificar a lista de espécimes examinados por Lynch, porém, percebe-se que o autor não teve acesso a nenhum exemplar de *Macrogenioglottus*. HEYER (1975), apesar de também não ter examinado nenhum exemplar de *Macrogenioglottus*, rejeitou a proposta de sinonimização de LYNCH (1971), considerando que *Macrogenioglottus* e *Odontophrynus* possuíam um conjunto de caracteres não compartilhado por mais ninguém, mas que essa sinonimização obscureceria as singularidades de cada gênero. Essa similaridade de *Macrogenioglottus* a *Odontophrynus* também foi reforçada por estudos da morfologia externa da larva e vocalização (ABRAVAYA & JACKSON 1978), cariótipo (SILVA *et al.* 2003) e recentemente por dados moleculares (AMARO *et al.* 2009, PYRON & WIENS 2011, TEIXEIRA JUNIOR *et al.* 2012).

O gênero atualmente parece ser endêmico do domínio morfoclimático da Floresta Atlântica (leste do Brasil) (*sensu* AB'SABER 1967), com registros conhecidos

para os estados de Alagoas (BOURGEOIS 2010, TIBURCIO *et al.* 2008), Bahia (CAMURUGI *et al.* 2010, CARVALHO, 1946), Espírito Santo (ABRAVAYA & JACKSON 1978) e São Paulo (CONDEZ *et al.*, 2009, TIBURCIO *et al.*, 2008). Devido a sua ampla distribuição geográfica e a carência de um estudo taxonômico detalhado incluindo várias populações da espécie em toda sua área de distribuição, pode ser que exista mais de uma espécie de *Macrogenioglottus*. Essa suposição é reforçada, por exemplo, pelo fato do girino da espécie descrito para a região sudeste (ABRAVAYA & JACKSON 1978) diferir em vários aspectos em sua morfologia externa do descrito para a região nordeste do país (LISBOA *et al.* 2011).

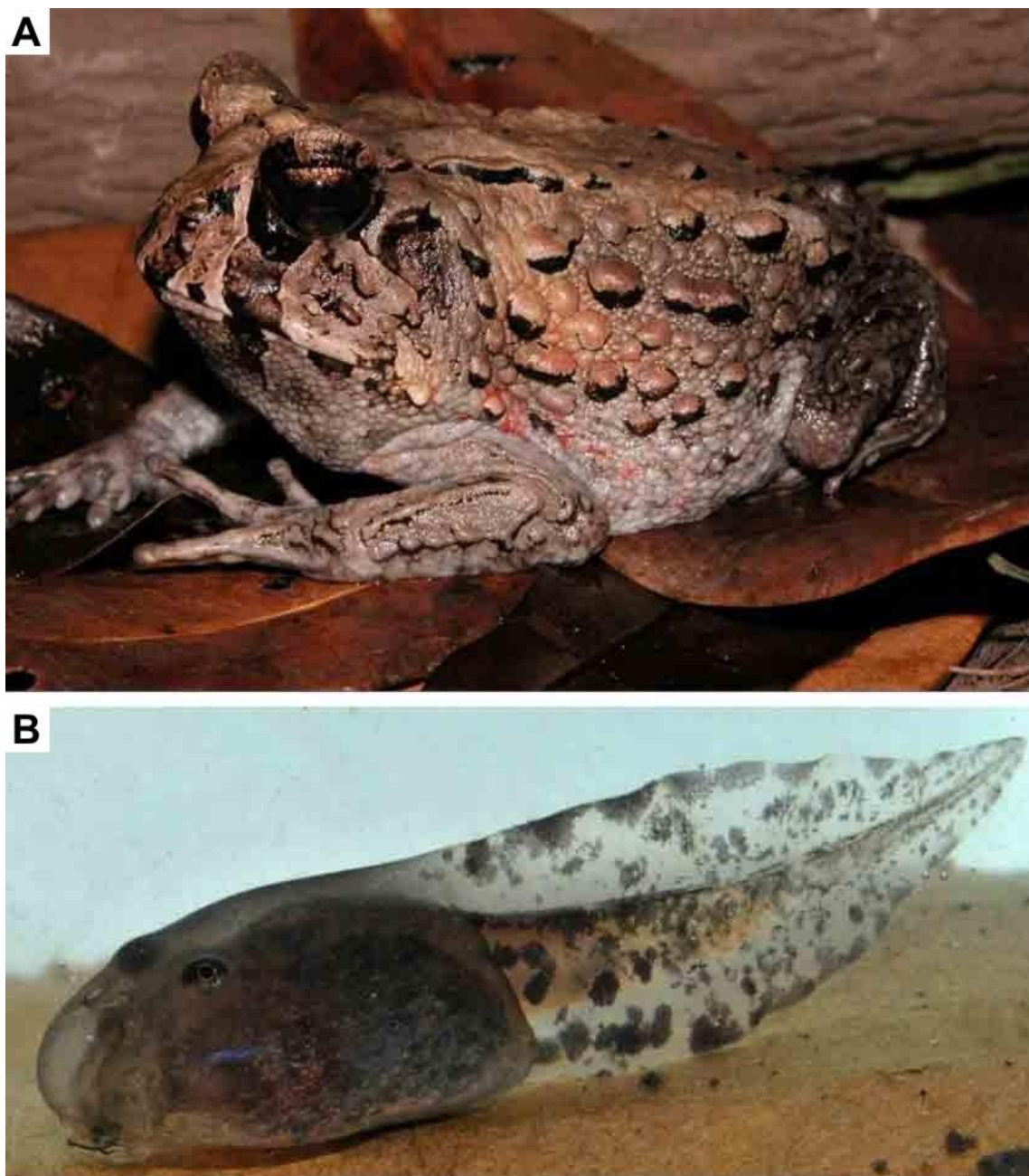


Figura 5 – (A) Indivíduo adulto (comprimento total \approx 11 cm) e (B) girino (comprimento total \approx 5 cm) de *Macrogenioglottus alipioi* proveniente de Maceió, Alagoas (foto: A- Gabriel Skuk, B- Bruno Vilela).

1.4.2 O gênero *Odontophrynus*

O gênero *Odontophrynus* (Fig. 6) foi proposto por REINHARDT E LÜTKEN (1862) tendo como espécie tipo *O. cultripes*, proveniente de Lagoa Santa, estado de

Minas Gerais, Brasil. Posteriormente, o gênero, até então com três espécies (*O. americanus*, *O. cultripes* e *O. occidentalis*) foi revisado por SAVAGE E CEI (1965), que produziu novas diagnoses para essas espécies e descreveu uma espécie nova, *O. carvalhoi*. Segundo esses autores, as características analisadas (morfologia externa do adulto e larva, esqueleto e proteínas do plasma) não foram informativas para o entendimento de suas relações interespecíficas. LYNCH (1971) alocou o gênero, baseado em similaridade geral principalmente de caracteres osteológicos, na tribo Odontophrynini da família Leptodactylidae junto com *Proceratophrys*. O autor encontrou dificuldades para distinguir o gênero das espécies de *Proceratophrys* do grupo *bigibbosa* baseado somente em caracteres externos, mas encontrou diferenças osteológicas suficientes para separá-los. CEI (1980, 1987) em seu tratado sobre os anfíbios da Argentina, também caracterizou o gênero e as espécies com distribuição conhecida para o país. CARAMASCHI E NAPOLI (2012) revisaram o grupo de *O. cultripes*, redescobriram *O. carvalhoi* e descreveram uma espécie nova, *O. monachus*.

Foi em *Odontophrynus* que se obteve o primeiro registro de poliploidia bissexual em vertebrados. SÁEZ E BRUM (1959) descobriu uma variabilidade no número de cromossomos em *Odontophrynus americanus*. Mais tarde, BEÇAK *et al.* (1966) comprovaram a tetraploidia constante ($2N = 4X = 44$) em espécimes brasileiros de *O. americanus*. BEÇAK *et al.* (1970) também encontraram uma população diplóide da espécie morfológicamente indistinguível da tetraplóide e que poderiam ser consideradas espécies distintas segundo BEÇAK E BEÇAK (1974). MARTINO E SINSCH (2002) mostraram evidências, a partir de três conjuntos de caracteres independentes (morfologia externa, canto de anúncio e alozimas), de que o complexo diplóide-tetraplóide de *O. americanus* (da Argentina central) realmente correspondiam a espécies distintas, permanecendo, então, as populações 4N como *O. americanus* e as populações 2N como uma nova espécie: *O. cordobae*. Porém, os autores ressaltaram não ter certeza se as populações 2N brasileiras atribuídas a *O. americanus* seriam *O. cordobae*.

O gênero atualmente tem uma distribuição conhecida nas porções sul e leste da América do Sul (CARAMASCHI & NAPOLI 2012; FROST 2013) e, no momento, é

composto por 11 espécies agrupadas em três grupos fenéticos (SAVAGE & CEI 1965, CEI *et al.* 1982, DI TADA *et al.* 1984, CEI 1985, 1987, MARTINO & SINSCH 2002, ROSSET *et al.* 2006, 2007, ROSSET 2008) baseado na presença, número e forma das glândulas cutâneas. Assim, o grupo de *Odontophrynus americanus* é formado por espécies caracterizadas pela ausência de grandes glândulas dorsais na tíbia e antebraço; glândulas pós-orbital, temporal e parotóide indistintas, apesar de algumas cristas glandulares possam estar presentes nas regiões pós-orbitais, parotóides e na superfície posterolateral do antebraço, fazendo parte desse grupo *O. americanus*, *O. lavillai*, *O. cordobae* e *O. maisuma*. O grupo de *O. occidentalis* é caracterizado por um crescimento das glândulas pós-orbital e temporal, presença de várias glândulas parotóides de moderado tamanho, numerosas glândulas dilatadas espalhadas pelo dorso e laterais do corpo, pálpebras superiores com algumas verrugas grandes e várias pequenas, superfícies anteriores dos antebraços e tíbias com pequenas glândulas e uma prega glandular na superfície posterolateral do antebraço, fazendo parte desse grupo *O. occidentalis*, *O. barrioi* e *O. achalensis*. O grupo de *O. cultripes*, por sua vez, engloba *O. cultripes*, *O. carvalhoi* e *O. monachus*, espécies que apresentam uma única e desenvolvida glândula parotóide, ausência de glândulas dilatadas no dorso e laterais do corpo, exceto pela presença de glândulas pós-orbital e temporal, presença de uma prega glandular na superfície posterior do braço e presença ou ausência de uma glândula tibial. Além disso, *O. salvatori*, atualmente não alocado a nenhum grupo, pertencia a um extinto grupo (grupo de *O. moratoi*) junto com *O. moratoi*, espécie transferida para o gênero *Proceratophrys* por AMARO *et al.* (2009) baseados em análises moleculares de três genes (16S, *cyt-b* e *Rag-1*). Os autores ainda ressaltaram que *O. salvatori* também poderia estar incorretamente alocado em *Odontophrynus*, uma vez que a espécie teria caracteres considerados intermediários entre *Odontophrynus* e *Proceratophrys* (CARAMASCHI 1996, BRANDÃO & BATISTA 2000).

O conhecimento das relações filogenéticas interespecíficas do gênero ainda está em fase inicial com ao menos dois dos grupos fenéticos reconhecidos (grupo *americanus* e *cultripes*) não corroborados em análises moleculares (AMARO *et al.* 2009, TEIXEIRA JUNIOR *et al.* 2012).

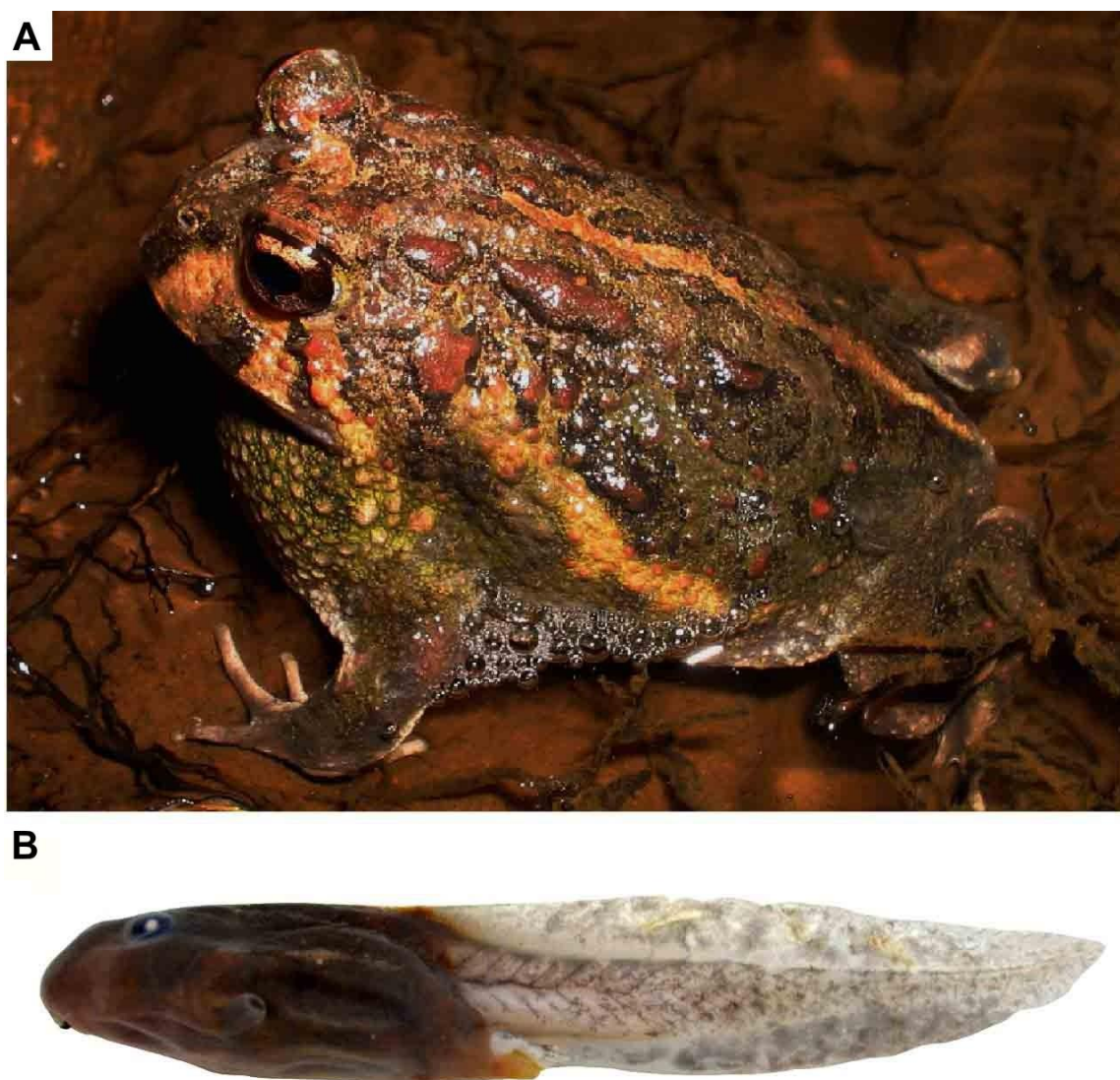


Figura 6 – (A) Indivíduo adulto (comprimento total \approx 8 cm) e (B) girino (comprimento total \approx 5 cm) de *Odontophrynus carvalhoi* proveniente de Triunfo, Pernambuco (foto: A- Elvira Costa, B- Filipe Augusto Nascimento).

1.4.3 O gênero *Proceratophrys*

O gênero *Proceratophrys* (Fig. 7) foi proposto por MIRANDA-RIBEIRO (1920) tendo como espécie tipo *P. biggibosa*, proveniente do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. LYNCH (1971), usando principalmente caracteres osteológicos, redefiniu o

gênero, que passou a incluir as espécies até então alocadas em *Stombus*, e esse, por sua vez, foi considerado sinônimo de *Ceratophrys*. Esse arranjo passou a ser amplamente aceito desde então. IZECKSOHN *et al.* (1998), revisaram o complexo de espécies de *Proceratophrys* com apêndice rostral, definindo alguns caracteres morfológicos externos e a partir daí estabelecendo novas diagnoses para as espécies até então conhecidas e descrevendo duas espécies novas, *P. subguttata* e *P. phyllostomus*. Por sua vez, KWET E FAIVOVICH (2001) revisaram o grupo de espécies de *P. bigibbosa*, descrevendo uma espécie nova, *P. brauni*, e fornecendo uma chave de identificação das espécies do grupo. Posteriormente, IZECKSOHN *et al.* (2005) realizaram um estudo comparativo do crânio de *P. boiei*, *P. appendicullata*, *P. melanopogon* e *P. laticeps* e concluíram que as três primeiras espécies poderiam pertencer a um mesmo grupo, separado de *P. laticeps*.

ANANIAS *et al.* (2007) estudaram o cariótipo de três populações de *Proceratophrys boiei* e encontraram diferenças citogenéticas suficientes entre as populações do sudeste e nordeste do país para considerar a existência de um complexo de espécies sobre o nome de *P. boiei*. Logo depois, PRADO E POMBAL (2008) realizaram uma ampla revisão taxonômica das espécies de *Proceratophrys* com apêndices palpebrais e, além de descreverem duas espécies novas, encontraram diferenças craniais suficientes entre as populações de *P. boiei* do nordeste e sudeste do Brasil para considerá-las espécies distintas. Com isso, o nome *P. renalis* foi revalidado da sinonímia para as espécies do nordeste. Essa separação foi corroborada em seguida por estudos de morfologia larval (NASCIMENTO *et al.* 2010) e canto de anúncio (SANTANA *et al.* 2011).

O gênero atualmente é encontrado em ambientes florestados e áreas abertas, habitando o Brasil, nordeste da Argentina e Paraguai (FROST 2013). No momento, existem 29 espécies conhecidas e destas, cerca de 30% foram descritas nos últimos três anos (CRUZ & NAPOLI 2010, ÁVILA *et al.* 2011, MARTINS & GIARETTA 2011, NAPOLI *et al.* 2011, ÁVILA *et al.* 2012, CRUZ *et al.* 2012, TEIXEIRA JUNIOR *et al.* 2012). A maioria está reunida em três grupos fenéticos baseado em características como a presença ou não de apêndices cutâneos palpebrais e intumescências cutâneas pós-oculares (GIARETTA *et al.* 2000, KWET & FAIVOVICH 2001, IZECKSOHN *et*

al. 1998, PRADO & POMBAL 2008). Assim, o grupo de *P. biggibosa* reúne espécies que apresentam o focinho curto e rombudo, a presença de intumescências pós-oculares e grandes tubérculos marginais nas pálpebras, fazendo parte desse grupo *P. avelinoi*, *P. biggibosa*, *P. brauni* e *P. palustris*. O grupo de *P. cristiceps* reúne as espécies caracterizadas pela ausência de apêndices palpebrais e intumescências pós-oculares, fazendo parte *P. aridus*, *P. caramaschii*, *P. concavitympanum*, *P. cristiceps*, *P. cururu*, *P. huntingtoni*, *P. moratoi*, *P. goyana*, *P. strussmannae*, *P. vielliardi*. Já o grupo de *P. boiei* reúne espécies com apêndices palpebrais únicos e uni-cuspidados, é dividido em dois complexos de espécies, o complexo de *P. boiei*, que reúne as espécies sem um apêndice rostral: *P. boiei*, *P. paviotii* e *P. renalis*; e o complexo de *P. appendiculata*, que engloba as espécies com apêndice rostral triangular: *P. appendiculata*, *P. laticeps*, *P. melanopogon*, *P. moehringi*, *P. phyllostomus*, *P. sanctaritae*, *P. subguttata* e *P. tupinamba*. Quatro espécies não são formalmente associadas a nenhum grupo: *P. minuta*, *P. redacta*, *P. rondonae* e *P. schirchi* (sendo as duas primeiras parecendo estarem relacionadas à *P. schirchi*; NAPOLI *et al.* 2011, TEIXEIRA JUNIOR *et al.* 2012).

Evidências moleculares têm apontado para o monofiletismo do gênero (PYRON & WIENS 2011, TEIXEIRA JUNIOR *et al.* 2012), entretanto, tal como *Odontophrynus*, a existência de alguns dos tradicionais grupos não tem sido corroborada (AMARO *et al.* 2009, PYRON & WIENS 2011, TEIXEIRA JUNIOR *et al.* 2012) e nenhum estudo incluiu todas as espécies conhecidas.

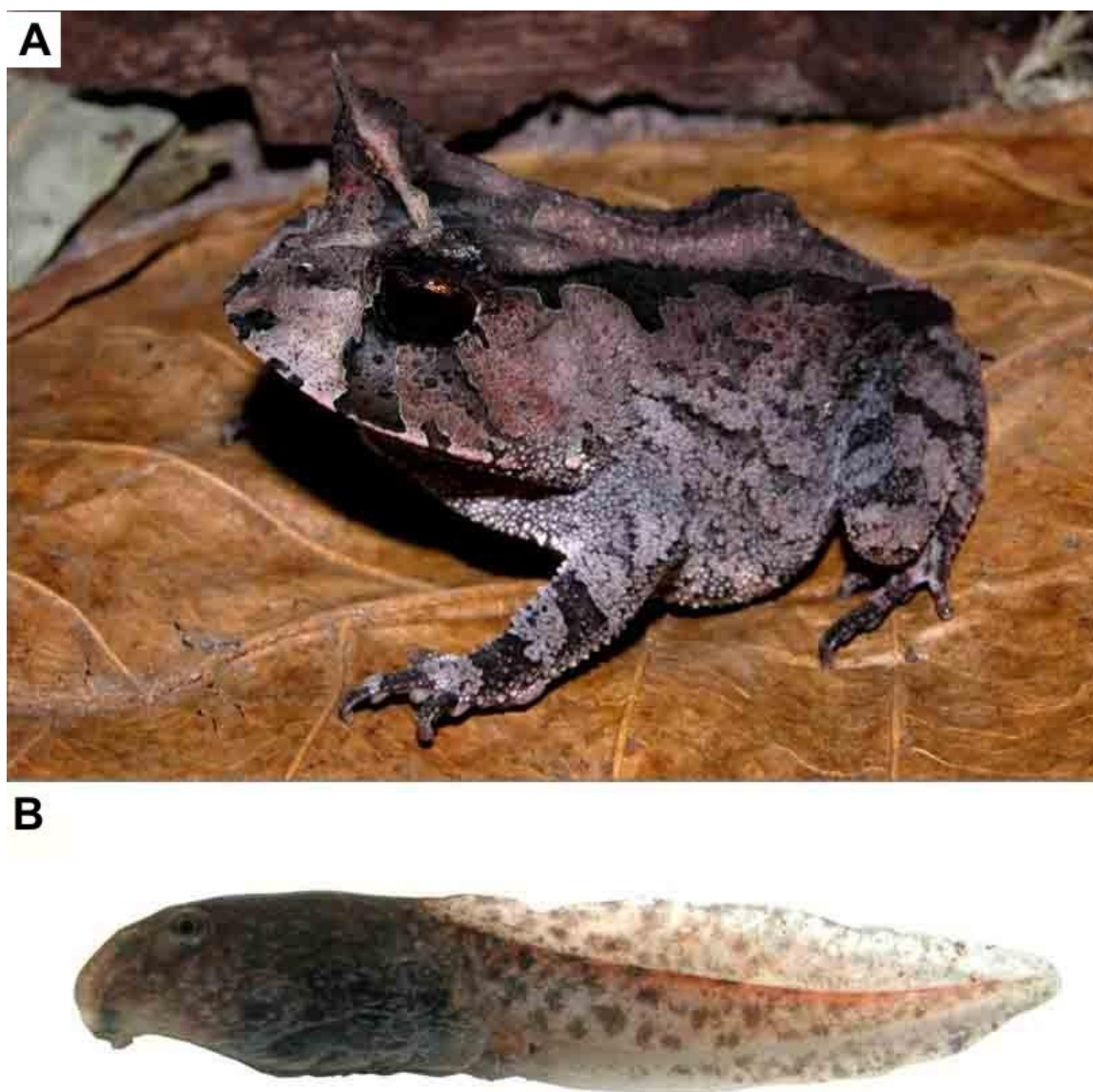


Figura 7 – (A) Indivíduo adulto (comprimento total \approx 5 cm) e (B) girino (comprimento total \approx 3 cm) de *Proceratophrys renalis* proveniente de Maceió, Alagoas (fotos: Filipe Augusto Nascimento).

1.4.4 Histórico das relações entre os três gêneros

MIRANDA-RIBEIRO (1926), baseado em similaridades da morfologia externa, alocou os gêneros *Ceratophrys*, *Stombus*, *Odontophrynus*, *Zachaenus* e *Proceratophrys* na família Ceratophryidae, mesma família em que foi alocada *Macrogenioglottus* por CARVALHO (1946) quando descreveu *M. alipioi*. REIG (1972),

ao estudar o esqueleto, a musculatura e o aparato hiolaringeal de *Macrogenioglottus*, concluiu que ele seria mais próximo dos bufonídeos que dos ceratofrinídeos, sendo a semelhança com *Odontophrynus*, *Stombus* e *Proceratophrys* atribuída à convergência. Os caracteres diferenciais de *Macrogenioglottus* foram, inclusive, considerados suficientes para o autor incluir o gênero em uma família própria, Macrogenioglottidae. Porém, quase ao mesmo tempo e independentemente, LYNCH (1971), baseado principalmente em caracteres ósseos, transferiu as espécies alocadas em *Stombus* para *Proceratophrys* e sinonimizou *Macrogenioglottus* a *Odontophrynus*, alocando-os na tribo Odonophrynini, subfamília Telmatobiinae da família Leptodactylidae. Logo depois, HEYER (1975), analisando as relações intergenéricas da família Leptodactylidae, não aceitou a sinonimização de *Macrogenioglottus* a *Odontophrynus* e considerou esses dois gêneros e mais *Proceratophrys*, *Ceratophrys* e *Lepitobatrachus* como membros de Ceratophrynes, preferindo, no entanto, manter esse agrupamento como uma unidade taxonômica informal. FROST *et al.* (2006), em sua extensa análise filogenética de mais de 500 espécies de anfíbios (baseados majoritariamente em caracteres moleculares), alocou *Macrogenioglottus*, *Odontophrynus* e *Proceratophrys* e mais 11 gêneros na família Cycloramphidae, sendo *Proceratophrys* grupo irmão de *Odontophrynus*. Apesar dos autores não terem tido acesso a *Macrogenioglottus*, não consideraram isso um problema uma vez que estudos anteriores já apontavam sua semelhança com *Odontophrynus*. GRANT *et al.* (2006) mantiveram os três gêneros em Cycloramphidae mas não reconheceram as subfamílias e tribos sugeridas por FROST *et al.* (2006). Recentemente, PYRON E WIENS (2011), realizaram uma ampla análise molecular a partir de sequências de DNA do *GenBank* e encontraram um forte suporte que indicavam a parafilia de Cycloramphidae e o monofiletismo do grupo composto por *Macrogenioglottus*, *Odontophrynus* e *Proceratophrys*, decidindo, então, elevar esse clado ao status de família, Odontophrynidae (equivalente à Tribo Odontophrynini de LYNCH 1971). Tal arranjo foi adotado por FROST (2013).

Referências

- AB'SABER, A.N. 1967. Domínios morfoclimáticos e províncias fitogeográficas do Brasil. **Orientação 3**: 45-48.
- ABRAVAYA, J.P. & J.F. JACKSON. 1978. Reproduction in *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho (Anura, Leptodactylidae). **Natural History Museum of Los Angeles County - Contributions in Science 298**: 1-9.
- AGUILAR, C.; K. SIU-TING & P. VENEGAS. 2007. The rheophilous tadpole of *Telmatobius atahualpai* Wiens, 1993 (Anura: Ceratophryidae). **South American Journal of Herpetology 2**: 165-174.
- ALCALDE, L. & M. BARG. 2006. Chondrocranium and cranial muscle morphology in *Lysapsus* and *Pseudis* tadpoles (Anura: Hylidae: Hylinae). **Acta Zoologica 87**: 91-100.
- ALCALDE, L.; F.V. CANDIOTI; F. KOLENC; C. BORTEIRO & D. BALDO. 2011. Cranial anatomy of tadpoles of five species of *Scinax* (Hylidae, Hylinae). **Zootaxa 2787**: 19-36.
- AMARO, R.C.; D. PAVAN & M.T. RODRIGUES. 2009. On the generic identity of *Odontophrynus moratoi* Jim & Caramaschi, 1980 (Anura, Cycloramphidae). **Zootaxa 2071**: 61-68.
- ANANIAS, F.; A.D.S. MODESTO; S.C. MENDES & M.F. NAPOLI. 2007. Unusual primitive heteromorphic ZZ/ZW sex chromosomes in *Proceratophrys boiei* (Anura, Cycloramphidae, Alsodinae), with description of C-band interpopulational polymorphism. **Hereditas 144**: 206-212.
- ANDRADE, G.A.; P.C. ETEROVICK; D.C. ROSSA-FERES & L. SCHIESARI. 2007. Estudos de girinos no Brasil: histórico, conhecimento atual e perspectivas, p. 127-145. In: NASCIMENTO, L. B. & M. E. OLIVEIRA (Eds). **Herpetologia no Brasil II**. Belo Horizonte, Sociedade Brasileira de Herpetologia.
- ÁVILA, R.W.; A. PANSONATO & C. STRÜSSMANN. 2012. A new species of *Proceratophrys* (Anura: Cycloramphidae) from midwestern Brazil. **Journal of Herpetology 46**: 466-472.
- ÁVILA, R.W.; R.A. KAWASHITA-RIBEIRO, R.A & D.H. MORAIS, D.H. 2011. A new species of *Proceratophrys* (Anura: Cycloramphidae) from western Brazil. **Zootaxa 2890**: 20-28.
- BARRASSO, D.A.; L. ALCALDE; L.B. MARTINAZZO & N.G. BASSO. 2012. External morphology, chondrocranium, cranial muscles, and buccopharyngeal features of tadpoles of *Pleurodema thaul* (Anura: Leiuperidae): a comparison with *P. bufoninum*. **Herpetologica 68**: 48-59.

BEÇAK, M.L. & W. BEÇAK. 1974. Studies on polyploid amphibians. Karyotype evolution and phylogeny of the genus *Odontophrynus*. **Journal of Herpetology** **8**: 336-341.

BEÇAK, M.L.; L. DENARO & W. BEÇAK. 1970. Polyploidy and mechanisms of karyotypic diversification in amphibians. **Cytogenetics** **9**: 225-238.

BEÇAK, M.L.; W. BEÇAK & M.N. RABELLO. 1966. Cytological evidence of constant tetraploidy in the bisexual South American frog *Odontophrynus americanus*. **Chromosoma** **19**: 188-193.

BILATE, M.; P.N. COSTA & L.N. WEBER. 2012. The tadpole of the hylodid frog *Hylodes ornatus* (Bokermann, 1967), including chondrocranium description, and advertisement call. **Zootaxa** **3249**: 60-66.

BOURGEOIS, P.A. 2010. Amphibia, Anura, Cycloramphidae, *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho, 1946: Distribution extension, state of Alagoas, northeastern Brazil. **Check List** **6**: 187-188.

BRANDÃO R.A. & G. BATISTA. 2000. Descrição do girino de *Odontophrynus salvatori* (Anura, Leptodactylidae). **Iheringia Série Zoologia** **89**: 165-170.

CAMURUGI, F.; T.M. LIMA, E.A. MERCÊS & F.A. JUNCÁ. 2010. Anurans of the Reserva Ecológica da Michelin, Municipality of Igrapiúna, State of Bahia, Brazil. **Biota Neotropica** **10**: 305-312.

CANNATELLA, D.C. 1999. Architecture: Cranial and Axial Musculoskeleton, p. 52-91 In: MCDIARMID, R. & R. ALTIG (Eds). **Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae**. Chicago, The University of Chicago Press.

CARAMASCHI, U. & M.F. NAPOLI. (2012). Taxonomic revision of the *Odontophrynus cultripes* species group, with description of a new related species (Anura, Cycloramphidae). **Zootaxa** **3155**: 1-20.

CARAMASCHI, U. 1996. Nova espécie de *Odontophrynus* Reinhardt & Lütken, 1862 do Brasil Central (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia** **367**: 1-8.

CARVALHO, A.L. 1946. Um novo gênero de ceratofridídeo do sudeste baiano. **Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia** **73**: 1-18.

CEI, J. M.; I. R. G. RUIZ & W. BEÇAK. 1982. *Odontophrynus barrioi*, a new species of Anuran from Argentina. **Journal of Herpetology** **16**: 97-102.

CEI, J.M. 1980. "Amphibians of Argentina". **Monitore Zoologica Italiano, New Series Monografia** **2**: 1-609.

- CEI, J.M. 1985. Un nuevo y peculiar *Odontophrynus* de la Sierra de Guasayan, Santiago del Estero, Argentina (Anura, Leptodactylidae). **Cuadernos de Herpetología 1**: 1-13.
- CEI, J.M. 1987. Additional notes to "Amphibians of Argentina": An update, 1980-1986. **Monitore Zoologica Italiano, New Series 21**: 209-272.
- CONDEZ, T. H.; R. J. SAWAYA & M. DIXO. 2009. Herpetofauna dos remanescentes de Mata Atlântica da região de Tapiraí e Piedade, SP, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica 9**: 1-29.
- CRUZ, C.A.G. & M.F. NAPOLI. 2010. A new species of smooth horned frog, genus *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro (Amphibia: Anura: Cycloramphidae), from the Atlantic Rainforest of eastern Bahia, Brazil. **Zootaxa 2660**: 57-67.
- CRUZ, C.A.G.; I. NUNES & F.A. JUNCÁ. 2012. Redescription of *Proceratophrys cristiceps* (Müller, 1883) (Amphibia, Anura, Odontophrynidae), with Description of Two New Species without Eyelid Appendages from Northeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology 7**: 110-122.
- D'HEURSEL, A. & C.F.B. HADDAD. 2007. Anatomy of the oral cavity of hylid larvae from the genera *Aplastodiscus*, *Bokermannohyla*, and *Hypsiboas* (Amphibia, Anura): description and systematic implications. **Journal of Herpetology 41**: 458-468.
- D'HEURSEL, A. & R.O DE SÁ, R.O. 1999. Comparing the tadpoles of *Hyla geographica* and *Hyla semilineata*. **Journal of Herpetology 33**: 353-361.
- DE JONGH, H.J. 1968. Functional morphology of the jaw apparatus of larvae and metamorphosing *Rana temporaria* L. **Netherlands Journal of Zoology 18**: 1-103.
- DE SÁ, R.O. & S. HILL. 1998. Chondrocranial anatomy and skeletogenesis in *Dendrobates auratus* (Anura: Dendrobatidae). **Journal of Herpetology 32**: 205-210.
- DI TADA, I.E.; M.J. BARLA; R.A MARTORI & J.M. CEI. 1984. *Odontophrynus achalensis*, una nueva especie de anfibio de La Pampa de Achala (Cordoba, Argentina). **Historia Natural, Corrientes 4**: 149-155.
- DUGÉS, A. 1834. Recherches sur l'osteologie et la myologie des batraciens a leurs différens ages. **Mémoires de L'Académie Royale de L'Institute de France, Sci. Math. Phys. 6**: 1-216.
- ECHVERRÍA, D.D. & E.O LAVILLA. 2000. Internal oral morphology of tadpoles of *Dermatonotus muelleri* and *Elachistocleis bicolor*. **Journal of Herpetology 34**: 517-523.
- FABREZI, M. & R. VERA. 1997. Caracterización morfológica de larvas de anuros del noroeste argentino. **Cuadernos de Herpetología 11**: 37-49.

FAIVOVICH, J. 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). **Cladistics** **18**: 367-393.

FROST, D.R. 2013. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6 (9 January, 2013). Available online at: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA [Accessed: 12/1/2013].

FROST, D.R.; T. GRANT; J. FAIVOVICH; R.H. BAIN; A. HAAS; C.F.B. HADDAD; R.O. DE SÁ; A. CHANNING; M. WILKINSON; S.C. DONNELLAN; C.J. RAXWORTHY; J.A. CAMPBELL; B.L. BLOTTO; P. MOLER; R.C. DREWES; R.A. NUSSBAUM; J.D. LYNCH; D.M. GREEN & W.C. WHEELER. 2006. The amphibian tree of life. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **297**: 1-370.

GIARETTA, A.A.; P.S. BERNARDE & M.N.C. KOKUBUM. 2000. A new species of *Proceratophrys* (Anura: Leptodactylidae) from the Amazon Rain Forest. **Journal of Herpetology** **34**: 173-178.

GRADWELL, N. 1974. Description of the tadpole of *Phrynomerus annectens*, and comments on its gill irrigation mechanism. **Herpetologica** **30**: 53-62.

GRANT, T.; D.R. FROST; J.P. CALDWELL; R. GAGLIARDO; C.F.B. HADDAD; P.J.R. KOK; D.B. MEANS; B.P. NOONAN; W.E. SCHARGEL & W.C. WHEELER. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). **Bulletin American Museum of Natural History** **299**: 1-262.

GRIFFITHS, I. & CARVALHO, A.L. 1965. On the validity of employing larval characters as major phyletic indices in Amphibia, Salientia. **Revista Brasileira de Biologia** **25**: 115-121.

GRIFFITHS, I. 1963. The phylogeny of the Salientia. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society** **38**: 241-292.

GROSJEAN, S.; M. VENCES & A. DUBOIS. 2004. Evolutionary significance of oral morphology in the carnivorous tadpoles of tiger frogs, genus *Hoplobatrachus* (Ranidae). **Biological Journal of the Linnean Society** **81**: 171-181.

HAAS, A. 1995. Cranial features of dendrobatid larvae (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). **Journal of Morphology** **224**: 241-264.

HAAS, A. 1997. The larval hyobranchial apparatus of discoglossoid frogs: Its structure and bearing on the systematics of the Anura (Amphibia: Anura). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** **35**: 179-197.

HAAS, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). **Cladistics** **19**: 23-89.

- HEYER, W. R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. **Smithsonian Contributions to Zoology 199**: 1-55.
- HILDEBRAND, M. & G. GOSLOW. 2006. **Análise da estrutura dos vertebrados**. São Paulo, Atheneu Editora São Paulo, 637p.
- IZECKSOHN, E.; C.A.G. CRUZ & O.L. PEIXOTO. 1998. Sobre *Proceratophrys appendiculata* e algumas espécies afins (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Revista Universidade Rural, Série Ciências da Vida, Seropédica 20**: 37-54.
- IZECKSOHN, E.; S.P. CARVALHO-E-SILVA & I. DEISS. 2005. O osteocrânio de *Proceratophrys boiei* (Wied-Neuwied), *P. appendiculata* (Günther), *P. melanopogon* (Miranda-Ribeiro) e *P. laticeps* Izecksohn & Peixoto (Anura, Leptodactylidae). **Revista Brasileira de Zoologia 22**: 225-229.
- KENNY, J. S. 1969. Feeding mechanisms in anuran larvae. **Journal of Zoology 157**: 225-246.
- KLUGE, A. G. & J.S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. **Systematic Zoology 18**: 1-32.
- KOLENC, F.; C. BORTEIRO; L. ALCALDE; D. BALDO; D. CARDOZO & J. FAIVOVICH. 2008. Comparative larval morphology of eight species of *Hypsiboas* Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from Argentina and Uruguay, with a review of the larvae of this genus. **Zootaxa 1927**: 1-66.
- KWET, A. & J. FAIVOVICH. 2001. *Proceratophrys bigibbosa* species group (Anura: Leptodactylidae), with description of a new species. **Copeia 1**: 203-215.
- LARSON, P. M. 2008. The chondrocrania of North American *Rana* larvae (Anura: Ranidae): a morphological comparison. **Acta Zoologica-Stockholm 89**: 279-288.
- LARSON, P.M. & R.O. DE SÁ. 1998 Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (Leptodactylidae: Leptodactylinae): Its utility in phylogenetic reconstruction. **Journal of Morphology 238**: 287-305.
- LARSON, P.M. 2005. Ontogeny, phylogeny, and morphology in anuran larvae: morphometric analysis of cranial development and evolution in *Rana* tadpoles (Anura: Ranidae). **Journal of Morphology 264**: 34–52.
- LARSON, P.M.; R.O. DE SÁ & D. ARRIETA. 2003. Chondrocranial, hyobranchial and internal oral morphology in larvae of the basal bufonid genus *Melanophryniscus* (Amphibia: Anura). **Acta Zoologica-Stockholm 84**: 145-154.
- LATASTE, F.M. 1876. Sur La position de La gente branquiale chez le têtard Du Bombinator igneus. **Actes de la Socié Linnéenne de Bordeaux 31**: 1-3.

LATASTE, F.M. 1877. Quelques observations sur les têtards des batraciens anoures. **Bulletin de la Société zoologique de France**: 1-6.

LATASTE, F.M. 1879. Étude sur le Discoglosse. **Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux** **33**: 275-341.

LAVILLA, E.O. & J.A. LANGONE. 1995. Estructura del condrocraqueo y esqueleto visceral de larvas de *Elachistocleis bicolor* (Valenciennes, 1838) (Anura: Microhylidae). **Cuadernos de Herpetología** **9**: 45-49.

LAVILLA, E.O. & M. FABREZI. 1992. Anatomía craneal de larvas de *Lepidobatrachus llanensis* y *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). **Acta Zoologica lilloana** **42**: 5-11.

LAVILLA, E.O. & R. DE SÁ. 2001. Chondrocranium and visceral skeleton of *Atelopus tricolor* and *Atelophryniscus chrysophorus* (Anura: Bufonidae). **Amphibia-Reptilia** **22**: 167-178.

LIMESSES, C.E. 1964. La musculatura del muslo en los Ceratofrínidos y formas afines, con un análisis crítico sobre la significación de los caracteres miológicos en la sistemática de los Anuros superiores. **Contribuciones Científicas de la Universidad de Buenos Aires (Zoología)** **1**: 193-245.

LIMESSES, C.E. 1965. La musculatura mandibular en los Ceratofrínidos y formas afines (Anura, Ceratophrynidae). **Physis** **25**: 41-58.

LISBOA, B.S.; F.A.C. NASCIMENTO & G.O. SKUK. 2011. Redescription of the tadpole of *Macrogenioglottus alipioi* (Anura: Cycloramphidae), a rare and endemic species of the Brazilian Atlantic Forest. **Zootaxa** **3046**: 67-68.

LYNCH, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. **University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication** **53**: 1-238.

MARTINO, A.L. & U. SINSCH. 2002. Speciation by polyploidy in *Odontophrynus americanus*. **Journal of Zoology** **257**: 67-81.

MARTINS, L.B. & A.A. GIARETTA. 2011. A new species of *Proceratophrys* (Amphibia: Anura: Cycloramphidae) from Central Brazil. **Zootaxa** **2880**: 41-50.

MCDIARMID, R. & RALTIG. 1999. Introduction: the tadpole arena, p. 1-6. In: MCDIARMID, R. & R. ALTIG (Eds). **Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae**. Chicago, The University of Chicago Press.

MIRANDA, N.E.O. & A. FERREIRA. 2009. Morfología oral interna de larvas dos gêneros *Eupemphix*, *Physalaemus* e *Leptodactylus* (Amphibia: Anura). **Biota Neotropica** **9**: 166-176.

MIRANDA, N.E.O. 2009. **Microanatomia da cavidade bucal e condrocrânio de girinos de *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae): descrição e implicações para a filogenia do gênero**. Dissertação de mestrado. Brasília, Universidade de Brasília. 154 p.

MIRANDA-RIBEIRO, A. 1920. Algumas considerações sobre o gênero *Ceratophrys* e suas espécies. **Revista do Museu Paulista** 12: 289-304.

MIRANDA-RIBEIRO, A. 1926. Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios (Anura) brasileiros. **Arquivos do Museu Nacional** 27: 1-227.

NAPOLI, M.F.; C.A.G. CRUZ; R.O. ABREU & M.L. DEL-GRANDE. 2011. A new species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro (Amphibia: Anura: Cycloramphidae) from the Chapada Diamantina, State of Bahia, northeastern Brazil. **Zootaxa** 3133: 37-49.

NASCIMENTO, F.A.C.; B.S. LISBOA; G.O. SKUK & R.O. DE SÁ. 2010. Description of the tadpole of *Proceratophrys renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Anura: Cycloramphidae). **South American Journal of Herpetology** 5: 241-248.

NASCIMENTO, F.A.C.; M.G. DE LIMA; G.O. SKUK & R.O. DE SÁ. 2009. The tadpole of *Hypsiboas atlanticus* (Anura, Hylidae) from northeastern Brazil. **Iheringia. Série Zoologia** 99: 431-436.

NOBLE, G.K. 1926. The importance of larval characteristics in the classification of South African Salientia. **American Museum Novitates** 237: 1-10.

NOBLE, G.K. 1927. The value of life history data in the study of the evolution of the Amphibia. **Annals of the New York Academy of Science** 30: 31-128.

ORTON G. 1957. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. **Systematic Zoology** 6: 79-86.

ORTON, G.L. 1953. The systematics of vertebrate larvae. **Systematic Zoology** 2: 63-75.

PARKER, W.K. 1881. On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part. III. **Philosophical Transactions of the Royal Society** 172: 1-266.

PRADO, G.M. & J.P. POMBAL. 2008. Espécies de *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 com apêndices palpebrais (Anura; Cycloramphidae). **Arquivos de Zoologia** 39: 1-85.

PRADO, V.H.M. 2006. **Padrões históricos na estruturação de uma comunidade de girinos (Amphibia, Anura)**. Dissertação de mestrado. São José do Rio Preto, Universidade Estadual Paulista. 151 p.

PROVETE, D.B.; M.V. GAREY; N.Y.N. DIAS & D.C. ROSSA-FERES. 2011. The tadpole of *Physalaemus moreirae* (Anura: Leiuperidae). **Herpetologica** 67: 258-270.

PUGENER, L.A.; A.M. MAGLIA & L. TRUEB. 2003. Revisiting the contribution of larval characters to an analysis of phylogenetic relationships of basal anurans. **Zoological Journal of the Linnean Society** **139**: 129-155.

PYRON, R.A. & J.J. WIENS. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **61**: 543-583.

RABANAL, F.E. & J.R. FORMAS. 2009. Complementary diagnosis of the genus *Insuetophrynus* (Anura, Cycloramphidae) based on larval characters. **Zootaxa** **2116**: 59-67.

REIG, O.A. 1972. *Macrogenioglottus* and the South American Bufonoid toads, p. 14-36 In: BLAIR, W.F. (ED). **Evolution in the Genus Bufo**. Austin, University of Texas Press.

REINHARDT, J. & C. LÜTKEN. 1862 "1861". Bidrag til Kundskab om Brasiliens Padder og Krybdyr. **Videnskabelige Meddelelser fra den naturistoriske Forening i Kjobenhavn**: 143-242.

RÖSEL VON ROSENHOF, A.J. 1753–1758. **Historia naturalis Ranarum nostratium**. Nürnberg.

ROSSET, S.D. 2008. New Species of *Odontophrynus* Reinhardt and Lütken 1862 (Anura: Neobatrachia) from Brazil and Uruguay. **Journal of Herpetology** **42**: 134-144.

ROSSET, S.D.; D. BALDO; C. LANZONE & N.G. BASSO. 2006. Review of the geographic distribution of diploid and tetraploid populations of the *Odontophrynus americanus* species complex (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Herpetology** **40**: 465-477.

ROSSET, S.D.; D.P. FERRARO; L. ALCALDE & N.G. BASSO. 2007. A revision of *Odontophrynus barrioi* (Anura: Neobatrachia): morphology, osteology, vocalizations, and geographic distribution. **South American Journal of Herpetology** **2**: 97-106.

RUGGERI, J. & L. N. WEBER. 2012. A survey of the internal oral features and external morphology of *Physalaemus* larvae (Anura, Leptodactylidae). **Zootaxa** **3200**: 1-26.

SÁEZ F.A. & BRUM N. 1959. Citogenética de anfibios anuros de América del sur. Los cromosomas de *Odontophrynus americanus* y *Ceratophrys ornata*. **Anales de la Facultad de Medicina de Montevideo** **44**: 414-423.

SANTANA, D.J.; R. RODRIGUES; R.L. ALBUQUERQUE, D.O. LARANJEIRAS; A.S. PROTÁZIO; F.G.R. FRANÇA & D.O. MESQUITA. 2011. The advertisement call of *Proceratophrys renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Amphibia: Anura: Cycloramphidae). **Zootaxa** **2809**: 67-68.

SAVAGE, J.M. & J.M. CEI. 1965. A review of the leptodactylid frog genus *Odontophrynus*. **Herpetologica** **21**: 178-195.

SAVAGE, R.M. 1952. Ecological, physiological, and anatomical observations of some species of anuran tadpoles. **Proceedings of Zoological Society of London** **122**: 467-514.

SILVA, A.P.Z.; C.F.B. HADDAD; S. KASAHARA. 2003. Chromosome banding *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho, 1946 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), with comments on its taxonomic position. **Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia** **499**: 1-9.

SOKOL, O. 1977. A subordinal classification of frogs (Amphibia: Anura). **Journal of Zoology** **182**: 505-508.

SOKOL, O. 1981. The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. **Journal of Morphology** **169**: 161-183.

SOKOL, O.M. 1975. The phylogeny of anuran larvae: A new look. **Copeia**, **1975**: 1-24.

STARRETT, P.H. 1973. Evolutionary patterns in larval morphology, p. 251-271. In: VIAL, J.L. (Ed). **Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems**. Columbia, University of Missouri Press.

SWART, C.C. & R.O. DE SÁ. 1999. The chondrocranium of the Mexican Burrowing Toad *Rhinophrynus dorsalis* (Anura: Rhinophrynidae). **Journal of Herpetology** **33**: 23-28

TEIXEIRA JUNIOR, M.T.; R.C. AMARO; R.S. RECODER; F.D. VECHIO & M.T. RODRIGUES. 2012. A new dwarf species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura, Cycloramphidae) from the highlands of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. **Zootaxa** **3551**: 25-42.

TIBURCIO, I.C.S.; B.S. LISBOA & C.F.B. HADDAD. 2008. Amphibia, Anura, Cycloramphidae, *Macrogenioglottus alipioi*: Distribution extension, state of São Paulo and Alagoas, Brazil. **Check List** **4**: 455-457.

TRUEB, L.; R. DIAZ & D.C. BLACKBURN. 2011. Osteology and chondrocranial morphology of *Gastrophryne carolinensis* (Anura: Microhylidae), with a review of the osteological diversity of New World microhylids. **Phyllomedusa** **10**: 99-135.

VAN BAMBEKE, C. 1863. Recherché sur la structure de la bouche chez les tetrads des batraciens anoures. **Bulletin Académie Royale de Belgique Serie 2** **16**: 339-354.

VERA CANDIOTI, M.F. 2008. Larval Anatomy of Andean tadpoles of *Telmatobius* (Anura: Ceratophryidae) from Northwestern Argentina. **Zootaxa** **1938**: 40-60.

VIERTEL, B. 1982. The oral cavities of Central European Anuran larvae (Amphibia). Morphology, ontogenesis and generic diagnosis. **Amphibia-Reptilia** **4**: 327-360.

WASSERSUG R. 1980. Internal oral features of larvae from eight anuran families: functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. **Miscellaneous publication - University of Kansas, Museum of Natural History** **68**: 1-146.

WASSERSUG, R.J. & W.R. HEYER. 1988. A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). **Smithsonian Contributions to Zoology** **457**: 1-99.

WASSERSUG, R.J. 1976a. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. **Occasional papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas** **48**:1-23.

WASSERSUG, R.J. 1976b Internal oral features in *Hyla regilla* (Anura: Hylidae) larvae: an ontogenetic study. **Occasional papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas** **49**: 1-24.

WEBER, L.N. & U. CARAMASCHI. 2006. Descrição da morfologia oral interna de larvas do gênero *Crossodactylus* Duméril & Bibron, 1841 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro** **64**: 141-149.

WILD, E.R. 1997. Description of the adult skeleton and developmental osteology of the hyperossified horned frog, *Ceratophrys cornuta* (Anura:Leptodactylidae). **Journal of Morphology** **232**: 169-206.

WILD, E.R. 1999. Description of the chondrocranium and osteogenesis of the chacoan burrowing frog, *Chacophrys pierotti* (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Morphology** **242**: 229-246.

2 CONDROCRÂNIO E CAVIDADE ORAL DE GIRINOS DE QUATRO ESPÉCIES DE *Odontophrynus* (ANURA, ODONTOPHRYNIDAE)¹

Resumo

O gênero *Odontophrynus* é composto por 11 espécies de sapos de porte médio com distribuição conhecida nas porções sul e leste da América do Sul. O conhecimento de suas relações filogenéticas interespecíficas ainda está em fase inicial. Uma vez que caracteres de morfologia larval interna, principalmente condrocrânio e cavidade oral, têm se mostrado úteis no entendimento das relações evolutivas dos anuros, o presente estudo teve como objetivos descrever os condrocrânios e cavidades orais de *O. americanus*, *O. maisuma*, *O. carvalhoi* e *O. cultripes* e discutir essas informações a luz do conhecimento taxonômico e filogenético existente. Para a descrição dos condrocrânios 21 larvas foram submetidas ao processo de diafanização e para o estudo da cavidade oral cinco larvas foram dissecadas para análise no microscópio eletrônico de varredura. Tanto o condrocrânio quanto a cavidade oral das quatro espécies apresentaram um aspecto bastante similar, o que pode tornar difícil a utilização desses caracteres para reconstruções filogenéticas interespecíficas. Por outro lado, alguns caracteres, como comprimento do *processus pseudopyterigoideus*, forma da divergência das placas hipobranquiais, número de papilas pós-nasais e número de projeções das papilas laterais à crista, corroboraram, em parte, a existência de dois dos três atuais morfogrupos de espécies (grupo de *O. americanus* e *O. cultripes*), enquanto outros caracteres variaram em níveis populacionais e até individuais.

Palavras-chave: forma larval, anatomia cranial, anatomia oral, *Odontophrynus americanus*, *O. maisuma*, *O. carvalhoi*, *O. cultripes*.

¹ Manuscrito a ser submetido ao periódico Zootaxa
(instruções aos autores em www.mapress.com/zootaxa/support/author.html)

Abstract

Tadpole chondrocranium and oral cavity of four *Odontophrynus* species (Anura, Odontophrynidae)

The genus *Odontophrynus* is composed of 11 species of medium-sized frogs with known distribution in the south and east of South America. Knowledge of its interspecific phylogenetic relationships is still in the initial stages. Since the characters of internal larval morphology, primarily the chondrocranium and oral cavity, have been shown to be useful in understanding the evolutionary relationships of frogs, the present study aims to describe the chondrocrania and oral cavities of *O. americanus*, *O. maisuma*, *O. carvalhoi* and *O. cultripes* and discuss this information in terms of current taxonomic and phylogenetic knowledge. Twenty-one tadpoles were cleared and double-stained for chondrocranium description and five tadpoles were dissected for analysis in a scanning electron microscope. Both chondrocranium and oral cavity of the four species showed an apparent similar aspect that hinders the use of these characters for interspecific phylogenetic reconstructions. On the other hand, some characters, such as the length of the *processus pseudopyterigoideus*, shape of divergence of the hypobranchial plates, number of postnarial papillae and number of projections of the lateral ridge papillae, partially corroborated the existence of two of the three current morpho-groups of species (*O. americanus* and *O. cultripes* species groups), while others varied in population and individual levels.

Key words: larval forms, cranial anatomy, oral anatomy, *Odontophrynus americanus*, *O. maisuma*, *O. carvalhoi*, *O. cultripes*.

2.1 Introdução

O gênero neotropical *Odontophrynus* Reinhardt e Lütken, 1862 foi alocado por Lynch (1971), baseado em similaridade geral, na tribo Odontophrynini da família Leptodactylidae, juntamente com *Proceratophrys* e *Macrogenioglottus* (então sinonimizado a *Odontophrynus*). Mais tarde, Heyer (1975) concluiu que *Odontophrynus* e *Macrogenioglottus* não seriam sinônimos, apesar de compartilharem algumas características. Frost *et al.* (2006) ao produzirem uma extensa análise filogenética utilizando caracteres morfológicos e principalmente moleculares, alocaram *Odontophrynus*, juntamente com *Proceratophrys* e mais 12 gêneros, na família Cycloramphidae. Recentemente, Pyron e Wiens (2011) realizaram uma análise molecular baseada em 12 genes (três mitocondriais e nove nucleares) e encontraram um forte suporte para o clado formado por *Odontophrynus*, *Macrogenioglottus* e *Proceratophrys*, decidindo elevá-lo ao status de família (Odontophrynidae). Atualmente, *Odontophrynus* é composto por 11 espécies de sapos de porte médio com distribuição conhecida nas porções sul e leste da América do Sul (Caramaschi & Napoli 2012; Frost 2013), possuindo uma origem atribuída, juntamente com alguns outros Hyloidea, ao evento de radiação explosiva ocorrida após o episódio de extinção Cretáceo-Terciário (Roelants *et al.* 2007). Os caracteres diagnósticos desse gênero foram estabelecidos principalmente pela osteologia dos adultos (Savage & Cei 1965; Lynch 1971) e, no momento, três grupos fenéticos são reconhecidos (Savage & Cei 1965; Caramaschi 1996; veja também Caramaschi & Napoli 2012 para uma sinopse): grupos de *O. americanus*, *cultripes* e *occidentalis*. Além disso, *O. salvatori*, atualmente não alocado a nenhum grupo, pertencia a um extinto grupo junto com *O. moratoi* (grupo de *O. moratoi*), espécie transferida para o gênero *Proceratophrys* por Amaro *et al.* (2009) baseado em estudo molecular. O conhecimento das relações filogenéticas interespecíficas de *Odontophrynus* ainda está em fase inicial (Amaro *et al.* 2009; Pyron & Wiens 2011) e nunca foi acessado através de dados morfológicos.

O uso de caracteres larvais como ferramenta para estudos de sistemática e evolução dos anuros já tem longa data (e.g., Lataste 1879; Orton 1953; Starrett 1973; Sokol 1975), dentre esses, os caracteres de morfologia interna, principalmente

condrocânio e cavidade oral, têm se mostrado úteis para elucidar relações filogenéticas dos anuros, tanto em níveis taxonômicos mais abrangentes (Wassersug & Heyer 1988; Maglia *et al.* 2001; Pugener *et al.* 2003) como entre espécies próximas (Larson & De Sá 1998; Larson 2005; D’Heursel & Haddad 2007; Vera Candiotti 2008). Ademais, uma vez que uma grande parte do aparato morfológico larval está direcionada a função alimentar (Wassersug 1980; Cannatella 1999) o estudo desses caracteres também pode fornecer *insights* sobre a ecologia alimentar e habitat desses organismos (*e.g.*, Wassersug 1980; Wassersug & Heyer 1988). Todavia, a carência de descrições detalhadas do condrocânio e cavidade oral das larvas de grande parte das espécies de anuros constitui um dos principais obstáculos a esse tipo de estudo, limitando o emprego de uma abordagem comparativa.

O gênero *Odontophrynus* pode ser considerado um exemplo típico dessa carência, pois informações sobre os condrocânios são disponíveis somente para três espécies: Fabrezi e Vera (1997) descreveram brevemente os condrocânios de *O. americanus* e *O. lavillai*, enquanto Haas (2003) ilustrou e levantou alguns caracteres do condrocânio de *O. achalensis*. Já quanto à cavidade oral, descrições estão disponíveis apenas para *O. americanus* e *O. occidentalis* (Wassersug & Heyer 1988). Desse modo, os objetivos do presente estudo são (1) descrever os condrocânios e cavidades orais de *O. americanus*, *O. maisuma* (pertencentes ao grupo *americanus*), *O. carvalhoi* e *O. cultripes* (pertencentes ao grupo *cultripes*) e (2) discutir essas informações a luz do conhecimento taxonômico e filogenético existente.

2.2 Material e métodos

Todas as larvas utilizadas foram fixadas em formalina a 10% tamponada (gradação comercial) e estagiadas de acordo com a tabela de desenvolvimento de Gosner (1960). Espécimes examinados, estágios de desenvolvimento disponíveis, dados de coleta, número de voucher e coleções procedentes encontram-se listados no Apêndice A.

2.2.1 Condrocrânio

A descrição dos condrocrânios foi baseada em uma série de 21 girinos (seis girinos de *Odontophrynus americanus*, três de *O. maisuma*, quatro de *O. cultripes* e oito de *O. carvalhoi*). Os espécimes foram submetidos ao processo de diafanização segundo o protocolo adaptado de Dingerkus e Uhler (1977; anexo A) objetivando a visualização do esqueleto larval. Ilustrações dos condrocrânios e aparatos branquiais foram feitas com o auxílio de um estereomicroscópio Leica MZ6 com câmara clara acoplada. Microfotografias digitais foram tiradas em um estereomicroscópio Leica S8 APO com uma câmara fotográfica Leica LAS EZ acoplada. Medidas morfológicas (em mm) seguiram Alcalde e Rosset (2003) e Alcalde *et al.* (2011) e foram feitas a partir dessas fotografias utilizando o programa ImageJ 1.45s. Adicionalmente foi incluída a medida do comprimento do *processus pseudopterygoideus*, definido como a distância entre a base e a sua extremidade longitudinal (Fig. 8). Terminologia dos caracteres condrocraniais seguiram Larson e De Sá (1998) e Cannatella (1999). A descrição apresentada é representativa para as quatro espécies, eventuais variações inter ou intraespecíficas e ontogenéticas são citadas quando necessário. Espécimes de *O. carvalhoi* provenientes dos estados da Bahia e Pernambuco (Brasil) mostraram algumas diferenças e, as vezes, serão tratadas em separado como *O. carvalhoi*/BA (amostra da Bahia) e *O. carvalhoi*/PE (amostra de Pernambuco). Para as ilustrações, procurou-se, quando possível, utilizar indivíduos em estágios próximos de desenvolvimento, de acordo com a disponibilidade do material.

2.2.2 Cavidade oral

Para o estudo da cavidade oral foram utilizados cinco girinos (um de *O. americanus*, estágio 39; um de *O. maisuma*, estágio 38; um de *O. carvalhoi*, estágio 35 e dois de *O. cultripes*, estágios 31 e 37). Todos foram dissecados seguindo o procedimento descrito por Wassersug (1976) visando expor o teto e o piso bucais. Em seguida, as larvas foram processadas quimicamente segundo a metodologia de De Sá e Langone (2002; anexo B) para análise no microscópio eletrônico de varredura (MEV) Hitachi S-2300 (em 15 e 20kV). Terminologia dos caracteres bucais

internos seguiram Wassersug (1976, 1980). A descrição apresentada é representativa para as quatro espécies e eventuais variações interespecíficas são citadas quando necessário. Em virtude da larva de *O. maisuma* ter apresentado a cavidade oral danificada, apenas as estruturas que puderam ser identificadas foram descritas.

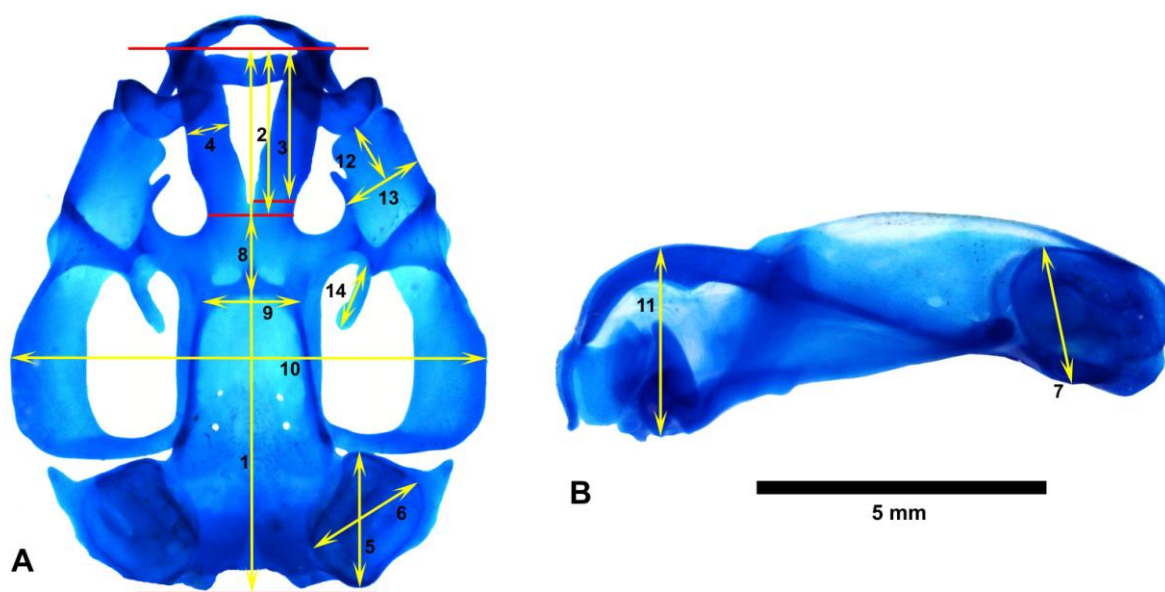


Figura 8 – Microfotografia do condrocânio de *Odontophrynus carvalhoi*/PE (estágio 34; MUFAL 10717) em vistas (A) dorsal e (B) lateral evidenciando, em amarelo, as medidas morfológicas utilizadas. 1 = comprimento total, 2 = comprimento das *cornua trabeculae*, 3 = comprimento da porção livre das *cornua trabeculae*, 4 = largura da porção livre das *cornua trabeculae*, 5 = comprimento da cápsula ótica, 6 = largura da cápsula ótica, 7 = altura da cápsula ótica, 8 = comprimento do *planum ethmoidale*, 9 = largura do *planum ethmoidale*, 10 = largura máxima do condrocânio, 11 = altura máxima do condrocânio, 12 = comprimento do *processus articularis*, 13 = largura do *processus articularis*, 14 = comprimento do *processus pseudopterygoideus*.

2.3 Resultados

2.3.1 Condrocrânio

O condrocrânio de *Odontophrynus* tem formato ovóide em vista dorsal, possuindo o comprimento pouco maior que a largura (largura/comprimento = 0,87) e aspecto comprimido em vista lateral (altura/largura = 0,23), apresentando maior altura no nível das *cornua trabeculae* e maior largura na região do palatoquadrado posterior ao *processus muscularis quadrati* (Figs. 8, 9 e 10). Medidas morfológicas são apresentadas na Tabela 1.

Neurocrânio – O bico córneo superior é sustentado por uma cartilagem suprarrostral formada por quatro elementos, dois corpos centrais e duas alas laterais (Fig. 11). Os dois corpos são fundidos ventromedialmente por um estreito segmento de cartilagem, formando uma estrutura contínua e levemente côncava em vista dorsal. Em vista frontal, os dois segmentos do corpo têm um aspecto de um V aberto, unidos dorsolateralmente com a ala por meio de um segmento de cartilagem (relativamente mais largo que aquele que une os corpos) ventral ao ponto de articulação com as *cornua trabeculae*. Cada ala tem formato plano, retangular, com a margem ventral irregular, se curvando posteriormente a partir do ponto de junção com o corpo. Um longo *processus posterior dorsalis* emerge em cada margem da ala e se projeta dorsolateralmente. Adicionalmente um curto *processus anterior dorsalis* se estende lateralmente logo após a junção corpo-ala, provavelmente servindo de ponto de articulação das *cornua trabeculae* com a suprarrostral.

Em um espécime de *O. cultripes* (MUFAL 10590; Fig. 11D), a união ventromedial dos corpos não ocorre, resultando em duas peças separadas. Em um espécime de *O. americanus* (DZSJRP 1806-2, Fig. 11A), o corpo e a ala também são conectados ventralmente por uma ponte de cartilagem levemente condrificada, formando uma peça retangular única e de aspecto robusto com duas fenestras anterolaterais. Essa união também foi vista, porém na forma de um estreito feixe de cartilagem, em um espécime de *O. carvalhoi*/PE. Uma pequena massa de tecido adrostral pode ser encontrado em alguns indivíduos de *O. carvalhoi*/BA e *O. maisuma* (Fig. 11B) na extremidade do *processus posterior dorsalis*.

As *cornua trabeculae* são duas barras de cartilagem que se estende anteriormente a partir do *planum trabeculare anticum*, divergindo distalmente em forma de V em vista dorsal. Sua metade anterior se flexiona em direção ventral para se articular sindesmoticamente com a ala da suprarrostral. Em vista dorsal, a cornua tem aproximadamente 25,8% do comprimento total do condrocânio, possuindo largura praticamente uniforme em toda sua extensão. Próximo à origem de cada *cornua*, ventrolateralmente, um *processus lateralis trabeculae* emerge como um abaulamento, servindo de ponto de fixação do *ligamentum quadratoethmoidale*.

Posteriormente, as *cornua trabeculae* se convergem medialmente no *planum trabeculare anticum*, que por sua vez é contínuo com o *planum ethmoidale*, formando a parede anterior da caixa craniana (*cavum crani*). No estágio 35, a exceção de *O. carvalhoi*, todas as espécies já apresentam, dorsalmente ao *planum ethmoidale*, uma lâmina *orbitonasalis* e um *septum nasi* desenvolvido em forma triangular que servirá de divisória entre as porções esquerda e direita do *tectum nasi* (que formará o teto das cápsulas nasais).

O piso craniano é formado pelo *planum intertrabeculare*, formado por extensões laterais da *trabeculae crani* e anteriormente pelo *planum trabeculare anticum*, ocluindo completamente a *fenestra basicranialis* por volta dos estágios 33 ou 34. Dois pares de forames circulares ficam visíveis no piso craniano, um anterior, geralmente menor, *foramen craniopalatina* e um posterior, *foramen carotica primaria*. Às vezes o *foramen craniopalatina* pode ser difícil de identificar devido a pouca condrificação do *planum intertrabeculare* ou ao seu não completo fechamento em espécimes mais jovens (Fig. 10C).

As paredes laterais da caixa craniana constituem as cartilagens orbitais, se estendem da parte posterior das cartilagens trabeculares até a porção anterior do *planum basale* (parte posterior do condrocânio penetrado pela notocorda). É constituída por três regiões: a primeira, mais anterior, é a chamada raiz *preoptica* e se estende de sua inserção nas trabéculas até a margem anterior do forame ótico; a segunda, bem mais estreita, é a *pila metotica*, situa-se entre os forames ótico e oculomotor e a terceira, a *pila antotica*, separa o forame oculomotor do forame proótico. Em espécimes jovens as cartilagens orbitais podem ser mais baixas e

pouco condrificada. Geralmente quatro forames são visíveis: o forame ótico, mais anterior de todos; o forame oculomotor, localizado posteroventralmente ao anterior e de tamanho pouco menor; ambos podem ter um formato que varia de circular a ovóide; o forame proótico, que separa a cápsula ótica da cartilagem orbital, é o maior de todos e tem o formato de lua crescente, delimitado dorsalmente pela *taenia tecti marginalis* (variavelmente visível); adicionalmente, um minúsculo forame troclear, às vezes pode ser visto (dependendo do grau de condrição da cartilagem orbital), dorsalmente aos forames ótico e oculomotor.

Uma fenestra frontoparietal, em forma de sino, é vista dorsalmente. Ela é delimitada anteriormente pela *planum ethmoidale*, lateralmente pela *taenia tecti marginalis* e posteriormente pelo *tectum synoticum*. Em *O. cultripes* (estágio 28) e *O. americanus* (estágio 35) consegue-se observar o início do surgimento da *taenia tecti medialis* como uma pequena projeção de cartilagem na porção média do *tectum synoticum*. Não foi observada a presença da *taenia tecti transversalis* nos estágios analisados. Em um espécime de *O. maisuma* em estágio 35 e *O. cultripes* em estágio 38 a região parietal apresenta-se coberta por uma placa de cartilagem contínua com o *tectum synoticum*, formando um *tectum parientale* (*sensu* Haas 2003).

As cápsulas óticas são subquadrangulares (largura/comprimento = 0,93; altura/largura = 1,04), correspondendo a cerca de 26% do comprimento total do condrocânio. São confluentes ventromedialmente com o *planum basale*, dorsomedialmente com o *tectum synoticum* e contactam anteriormente com a terminação posterior da *taenia tecti marginalis*. Uma conspícua crista larval parótica se sobressai horizontalmente na parede lateral de cada cápsula ótica. Cada crista é formada anteriormente por um *processus anterolateralis* e posteriormente por um menor e variavelmente distinto *processus posterolateralis*. Em *O. americanus*, *O. maisuma*, *O. cultripes* e *O. carvalhoi*/PE o *processus anterolateralis* é robusto e triangular mas não chega a contactar o palatoquadado. Em *O. carvalhoi*/BA, porém, a extremidade desse processo alcança e chega a se fundir na região posterolateral do palatoquadado, formando um *processus opticus* larval. Nos espécimes mais jovens disponíveis (*O. cultripes* em estágio 28) a crista parótica ainda é pouco

desenvolvida. Uma *fenestra ovalis* bem diferenciada e coberta por membrana (equivalendo a 10% do comprimento total do condrocrânio) pode ser vista ventrolateralmente logo abaixo da crista parótica.

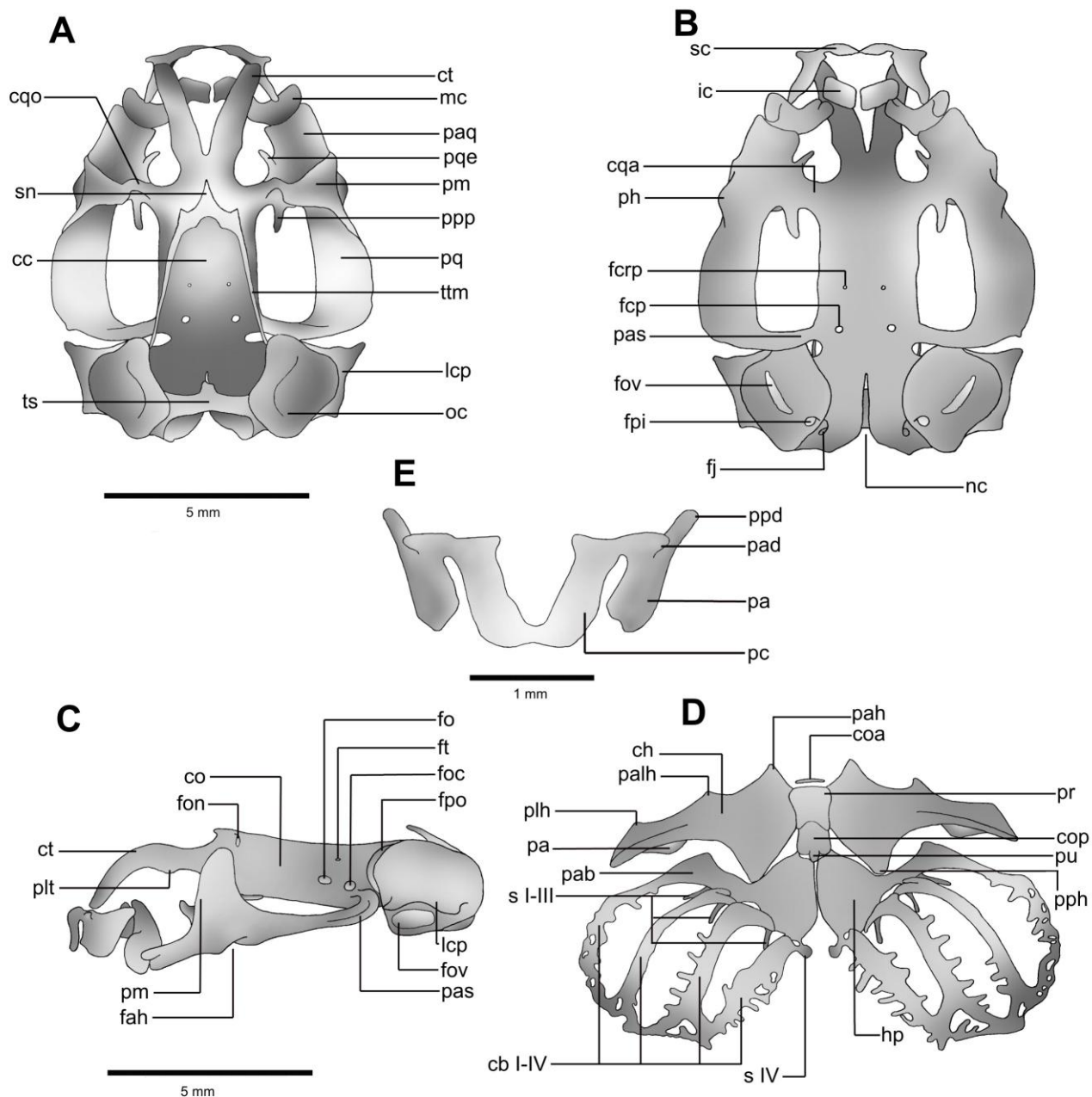


Figura 9 – Condrocrânio de *Odontophrynus americanus* (estágio 35; DZSJRP 1555-3) em vistas (A) dorsal, (B) ventral e (C) lateral, (D) aparato hiobranquial e (E) cartilagem suprarrostral. Cb I-IV = ceratobranquial I a IV, ch = ceratohial, co = cartilagem orbital, coa = cópula anterior, cop = cópula posterior, cqa = *comissura quadratocranialis anterior*, cco = *comissura quadratoorbitalis*, ct = *cornua trabeculae*, fah = *facies articularis hyalis*, fcp = *foramen caroticum primarium*, fcrp = *foramen craniumpalatinum*, fj = *foramen jugulare*, fo = *foramen opticum*, foc = *foramen oculomotorium*, fon = *foramen orbitonasalis*, fov = *fenestra ovalis*, fpi = *foramen perilymphaticum inferior*, fpo = *foramen prooticum* (continua na próxima página).

Um par de *arcus occipitalis* se estende posteromedialmente às cápsulas óticas a partir do *planum basali*, dando origem aos côndilos occipitais e formando a margem medial e ventral do *foramen jugulare* (visto dorsalmente somente em *O. cultripes*). Um *foramen perilymphaticum inferior* (de tamanho pouco menor) pode ser visualizado na região ventromedial de cada cápsula ótica, ao lado do *foramen jugulare*. Uma invaginação por onde penetra a notocorda, equivalendo a 19% do comprimento total do condrocânio, divide o *planum basale* ao longo de sua linha média.

Componentes viscerais – Arco mandibular: o palatoquadrado é relativamente largo, se expandindo levemente em direção posterior, sua margem posterolateral se curva levemente para cima até o ponto de contato com a cartilagem orbital via *processus ascendens*. Sua curvatura posterior forma um ângulo levemente obtuso (resultando em um aspecto côncavo), ocluindo a margem anteroventral das cápsulas óticas. Em estágios mais jovens, esse ângulo é aproximadamente reto e não chega a ocluir tal margem. O *arcus subocularis* possui o contorno posterolateral e anterolateral circulares.

Figura 9 (continuação) – ft = *foramen trochleare*, hp = placas hipobranquiais, ic = cartilagem infrarrostral lcp = crista parótica larval, nc = canal da notocorda, oc = cápsula ótica, pa = *par alaris*, pab = *processus anterior branchialis*, pad = *processus anterior dorsalis*, pah = *processus anterior hyalis*, palh = *processus anterolateralis hyalis*, paq = *pars articularis quadrati*, pas = *processus ascendens*, pc = *par corporis*, ph = *processus hyalis*, plh = *processus lateralis hyalis*, plt = *processus lateralis trabeculae*, pm = *processus muscularis*, ppd = *processus posterior dorsalis*, pph = *processus posterior hyalis*, ppp = *processus pseudopyterigoideus*, pq = *palatoquadrado*, pqe = *processus quadratoethmoidale*, pr = *pars reuniens*, pu = *processus urobranchialis*, s I-II = espículas I a III, sc = cartilagem suprarrostral, s IV = espícula IV, sn = *septum nasi*, ttm = *taenia tecti marginalis*.

Em *Odontophrynus*, o palatoquadrado está ligado ao neurocrânio por três estruturas: a *comissura quadradocranialis anterior*, o *processus ascendens* e o *processus opticus* larval. Anteriormente, a *comissura quadradocranialis anterior* conecta o palatoquadrado ao neurocrânio. Ela constitui uma barra plana de cartilagem que se inicia na região do palatoquadrado imediatamente posterior ao *pars articularis quadrati* e se estende dorsalmente até o neurocrânio próximo ao *planum trabeculare anticum*. Um *processus quadratoethmoidalis* de formato triangular se estende dorsomedialmente na margem anterior da *comissura* e serve como ponto de inserção do *ligamentum quadratoethmoidale* (fig. 4 B). Além disso, um *processus pseudopterygoideus* bem distinto e em formato de faca emerge da porção posterior da *comissura quadradocranialis anterior* para dentro da *fenestra subocularis*. Em *O. carvalhoi* (BA e PE) e *O. cultripes* esse processo parece ser ligeiramente maior (11% do comprimento total) que em *O. americanus* e *O. maisuma* (9% do comprimento total). Na parte posterior, o palatoquadrado se conecta com o neurocrânio pelo *processus ascendens*, uma haste cilíndrica de cartilagem que se curva dorsomedialmente para se conectar na região da *pila antotica* da cartilagem orbital. Essa conexão ocorre ventral ao foramen oculomotor (condição tipo “baixa”, *sensu* Sokol 1981). Adicionalmente, e somente nos espécimes de *O. carvalhoi*/BA, observa-se ainda a formação de um *processus opticus* larval entre o palatoquadrado e a cápsula ótica (como já mencionado).

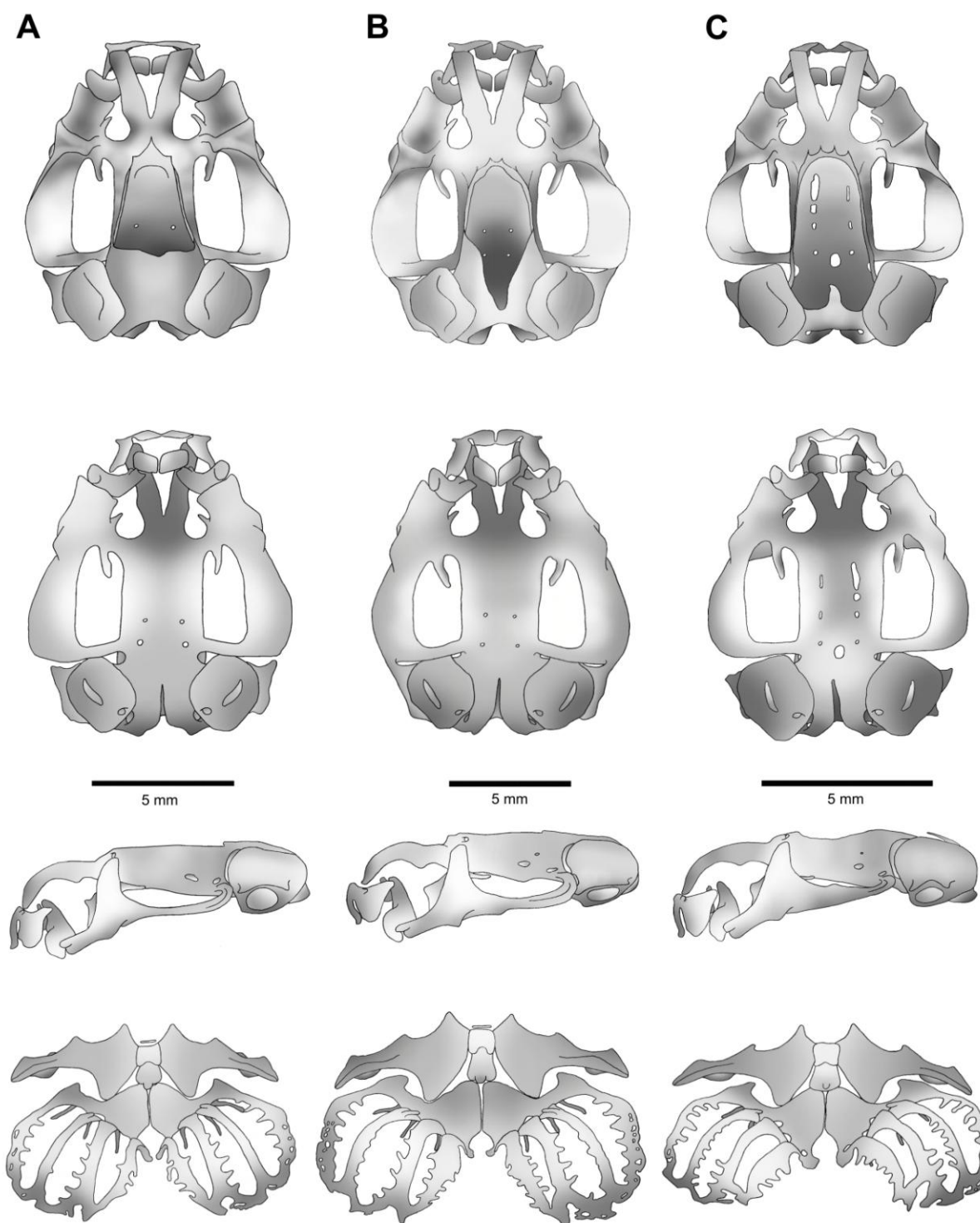


Figura 10 – Vista dorsal, ventral e lateral do condrocânio e aparato hiobranquial de (A) *Odontophrynus maisuma* (estágio 35; MNHN 7429); (B) *O. carvalhoi*/BA (estágio 35; MUFAL 9821) e (C) *O. cultripes* (estágio 28; MUFAL 10593).

Tabela 1 – Medidas morfológicas (em mm) dos condrocânios de *Odontophrynus americanus*, *O. maisuma*, *O. carvalhoi*/PE, *O. carvalhoi*/BA e *O. cultripes*. Abreviações: CT = comprimento total; CCT = comprimento das *cornua trabeculae*; CLCT = comprimento da porção livre das *cornua trabeculae*; LLCT = largura da porção livre das *cornua trabeculae*; CCO = comprimento da cápsula ótica; LCO = largura da cápsula ótica; ACO = altura da cápsula ótica; CPE = comprimento do *planum ethmoidale*; LPE = largura do *planum ethmoidale*; LC = largura máxima do condrocânio; AC = altura máxima do condrocânio; CPA = comprimento do *processus articularis*; LPA = largura do *processus articularis*; CPP = comprimento do *processus pseudopterygoideus* (média \pm desvio padrão).

Medidas	<i>O. americanus</i>		<i>O. maisuma</i>		<i>O. carvalhoi</i> /PE		
	Estágio 31 (N=1)	Estágio 35 (N=3)	Estágio 35 (N=1)	Estágio 38 (N=2)	Estágio 29 (N=1)	Estágio 31 (N=1)	Estágio 33-34 (N=3)
CT	7,4	10,4 \pm 0,4	10,2	11,2 \pm 0,2	7,2	11,4	11,1 \pm 1,3
CCT	2,3	3,4 \pm 0,2	3,2	3,8 \pm 0,0	2,2	3,7	3,0 \pm 0,2
CLCT	1,8	2,7 \pm 0,0	2,5	3,1 \pm 0,2	1,9	3,4	2,6 \pm 0,3
LLCT	0,5	0,7 \pm 0,2	0,7	0,8 \pm 0,1	0,6	0,6	0,9 \pm 0,1
CCO	2,2	2,7 \pm 0,0	2,8	2,9 \pm 0,1	1,9	2,7	2,8 \pm 0,3
LCO	2,1	2,5 \pm 0,0	2,5	2,8 \pm 0,2	1,7	2,6	2,5 \pm 0,4
ACO	2,0	2,6 \pm 0,2	2,4	2,7 \pm 0,0	1,8	2,4	2,3 \pm 0,3
CPE	0,8	1,4 \pm 0,2	1,6	1,9 \pm 0,1	0,6	1,5	1,6 \pm 0,2
LPE	1,2	1,6 \pm 0,1	2,0	2,3 \pm 0,2	1,6	2,1	2,3 \pm 0,3
LC	6,3	8,8 \pm 0,6	9,3	10,1 \pm 0,1	6,2	9,5	9,4 \pm 1,1
AC	1,3	2,2 \pm 0,3	1,7	1,9 \pm 0,1	1,3	2,0	2,0 \pm 0,1
CPA	0,9	1,5 \pm 0,1	1,2	1,6 \pm 0,1	1,7	2,0	1,8 \pm 0,4
LPA	1,3	1,8 \pm 0,1	1,7	2,2 \pm 0,1	2,0	2,2	2,1 \pm 0,5
CPP	0,7	0,9 \pm 0,1	1,0	1,1 \pm 0,1	0,6	1,5	1,0 \pm 0,0

Tabela 1 (continuação).

Medidas	<i>O. carvalhoi/BA</i>		<i>O. cultripes</i>	
	Estágio 34-35 (N=3)	Estágio 38 (N=1)	Estágio 28 (N=3)	Estágio 38 (N=1)
CT	10,4±0,2	13,7	8,9±0,6	14,6
CCT	3,2±0,1	4,6	2,7±0,0	5,1
CLCT	2,9±0,1	4,0	2,1±0,1	3,7
LLCT	0,8±0,0	1,3	0,6±0,0	0,8
CCO	2,7±0,0	3,2	2,4±0,1	3,4
LCO	2,4±0,1	2,9	2,2±0,1	3,5
ACO	2,4±0,0	3,0	2,7±0,5	3,8
CPE	0,9±0,1	1,8	1,2±0,1	2,7
LPE	2,3±0,5	2,4	1,8±0,1	3,0
LC	8,9±0,3	12,6	7,6±0,4	12,8
AC	1,9±0,1	1,9	2,1±0,3	3,1
CPA	1,8±0,5	2,3	1,1±0,0	2,3
LPA	2,4±0,6	2,9	1,4±0,1	3,0
CPP	1,1±0,1	1,2	1,0±0,1	2,1

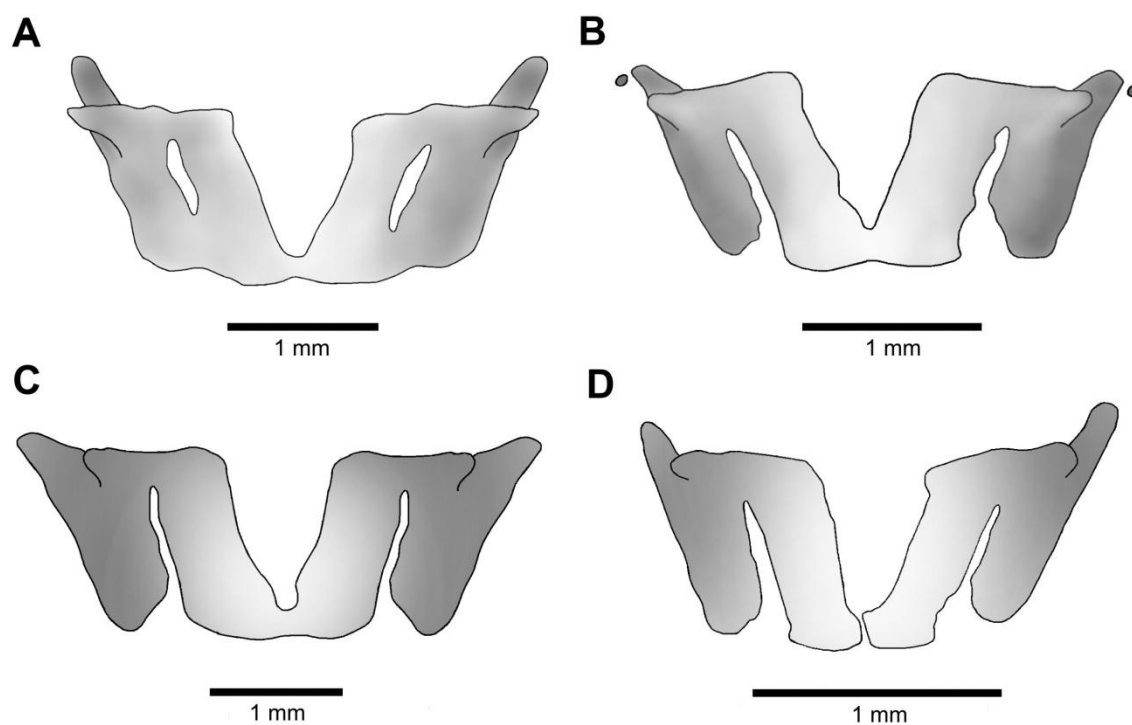


Figura 11 – Cartilagens suprarrostral de (A) *Odontophrynus americanus* (estágio 35; DZSJRP 1806-2); (B) *O. maisuma* (estágio 38; MNHN7429); (C) *O. carvalhoi/PE* (estágio 31; MUFAL 10717) e (D) *O. cultripes* (estágio 28; MUFAL 10590).

Anteriormente o palatoquadrado ainda possui dois processos: a *pars articularis quadrati* e o *processus muscularis quadrati*. A *pars articularis quadrati* corresponde à extremidade anterior do palatoquadrado, é formado por uma larga barra de cartilagem equivalendo aproximadamente 14,5% do comprimento total do condrocânio, cuja margem serve como superfície de articulação com a cartilagem de Meckel. O *processus muscularis quadrati*, localizado posterior a *pars articularis*, é um processo largo, subtriangular, que se estende dorsalmente, a partir da margem lateral do palatoquadrado e então se curva medialmente para se unir ao *processus antorbitalis* do *planum ethmoidale* via *comissura quadratoorbitalis* (curto feixe de cartilagem). Imediatamente abaixo do *processus muscularis* se visualiza uma região articular, a *facies articularis hyalis*, que se une sindesmoticamente ao *ceratohyal* e cuja parte anterior apresenta uma dilatação triangular e bem distinta, o *processus hyoquadrati*. Em *O. maisuma* esse processo parece ser menor que nas demais espécies.

A maxila inferior é formada pelas cartilagens de Meckel juntamente com as cartilagens infrarrostrais. A cartilagem de Meckel tem formato de V em vista dorsal. Sua região posterolateral se articula com a *pars articularis quadrati* através de um conspícuo *processus retroarticularis*. Em vista lateral, a cartilagem de Meckel se expande verticalmente para se articular com as cartilagens infrarrostrais através de dois processos: *dorsomedialis* e *ventromedialis*. Em *O. carvalhoi*/BA essa cartilagem tem aspecto menor e mais robusta. As cartilagens infrarrostrais sustentam o bico córneo inferior. São duas barras retangulares de cartilagem que se articulam medialmente por uma sínfise, formando um V em vista anterior. Estão situadas medial e ventralmente às cartilagens de Meckel e ventral às *cornua trabeculae*. Sua margem posterolateral se articula entre os *processus dorsomedialis* e *ventromedialis* da cartilagem de Meckel.

Aparato hiobranquial: os ceratohiais formam a base do piso da cavidade oral, são planos medialmente, grandes e orientados perpendicularmente ao eixo principal do condrocânio. Lateral e dorsalmente há uma expansão condilar vertical, o *processus articularis*, que se articula com a *facies articularis hyalis* do palatoquadrado. Anteriormente, cada margem do ceratohial possui dois processos:

processus anterior hyalis e *processus anterolateralis hyalis*, ambos têm o formato triangular, sendo o primeiro maior e o segundo se inclinando levemente em direção medial. Além desses, um terceiro processo, *processus lateralis hyalis* (*sensu* Alcalde & Barg 2006) é menor que os demais e pode ser visualizado lateralmente ao *processus articularis*. Posteriormente, o ceratohial também possui um bem desenvolvido *processus posterior hyalis*. Cada ceratohial é ligada medialmente a uma *pars reuniens* retangular e pouco condrificada. Anteriormente a *pars reuniens*, uma cópula anterior pode ser vista como um discreto filete de condrição débil e de difícil visualização (em *O. cultripes* não foi observado). Posteriormente, a *pars reuniens* é conectada a uma cópula posterior em forma de sino e de onde emerge um curto mas distinto *processus urobranchialis*. A cópula posterior se conecta posteriormente as placas hipobranquiais, que são lâminas de cartilagem de forma triangular que atua como suporte para as cestas branquiais. São articuladas entre si medialmente e suas bordas posteriores divergem formando um U (*O. carvalhoi* (BA e PE) e *O. cultripes*) ou um V (*O. americanus* e *O. maisuma*) invertidos. *Odontophrynus cultripes* é a única espécie em que as bordas anteriores das placas apresentam uma união sincondrótica com o *processus posterior hyalis*.

As cestas branquiais são formadas por quatro ceratobranquiais unidos distalmente por uma *comissura terminalis*. O ceratobranquial I é contínuo proximalmente com as placas hipobranquiais e comporta anteriormente um *processus anterior branchialis* triangular e medialmente inclinado (maior e mais distinto em *O. carvalhoi* (BA e PE) e *O. cultripes*). Os ceratobranquiais II, III e IV são unidos às placas hipobranquiais por sicondrose. Algumas pequenas fenestrações, variáveis de espécime a espécime, são vistas ao longo do ceratobranquial I e da *comissura terminalis*. Os ceratobranquiais II e III ainda apresentam, em sua margem proximal, pequenos processos, maior no ceratobranquial II, que se opõem, mas não chegam a se fundir, resultando em um *processus branchialis* “aberto”. Pequenas espículas se projetam dorsalmente dos ceratobranquiais I, II e III a partir de seu ponto de ligação com as placas hipobranquiais. Além disso, uma pequena placa de cartilagem pode ser vista na margem proximal do ceratobranquial IV, fundida aos hipobranquiais, sendo uma quarta espícula modificada.

Ossificações – Em *O. carvalhoi* se observa a formação do frontopariental e parasfenóide no estágio 34, enquanto que em *O. cultripes*, no estágio 28, já se visualiza início da formação desses dois ossos. Em *O. americanus* no estágio 31 ainda não se observa nenhuma ossificação. Nos estágios 35, já existem o frontopariental, parasfenóide e exoccipital tanto em *O. americanus* quanto em *O. maisuma*. O início do proótico já aparece nos estágios 38 e 39 em *O. cultripes* e *O. americanus*, respectivamente.

2.3.2 Caverna oral

Teto bucal – O teto bucal (Figs. 12A e B; 13A e B; 14A e 15A) tem formato ovóide, sendo mais comprido que largo. A arena pré-nasal é alongada. Duas discretas cristas de formato curvo aparecem transversalmente, a meio caminho entre o bico córneo e as narinas, e duas a três pustulações aparecem localizadas posterolateralmente a essas cristas, delimitando uma pequena área circular em *Odontophrynus carvalhoi* e retangular em *O. cultripes* e *O. americanus*. Dois pares de papilas pré-nasais podem ser vistos em *O. carvalhoi* e *O. cultripes*, o primeiro surgindo na parede lateral na altura das cristas, se estendendo em direção a linha mediana e com duas a quatro pequenas projeções secundárias (só visualizado um membro do par devido a falha na dissecação); o segundo par aparece localizado posteriormente ao primeiro, muito próximo e anterolateralmente às narinas e com cerca da metade do comprimento desta, formada por cinco a seis projeções secundárias (mais compíscuas em *O. carvalhoi*) e também se estende em direção à linha mediana. Em *O. americanus* só se consegue visualizar o segundo par de papilas, provavelmente devido a altura corte de dissecação. As narinas internas podem ser vistas como uma fenda, em formato de meia lua, dispostas em paralelo ao plano transversal em *O. carvalhoi* e formando um ângulo de 45° em *O. cultripes*, *O. maisuma* e *O. americanus*. A parede anterior da narina é curta, pouco espessa e com a margem serrilhada em *O. carvalhoi* e *O. americanus*. A parede posterior é alongada, formando uma pequena valva nasal com uma discreta projeção (projeção da valva nasal, Wassersug 1976). A arena pós-nasal é curta, equivalendo à metade do comprimento da arena pré-nasal. Três pustulações são vistas no centro da arena

em *O. cultripes*. Três pares de papilas pós-nasais são vistas em *O. americanus* e quatro pares em *O. carvalhoi* e *O. cultripes*, a meio caminho entre as narinas internas e a crista mediana, essas são alinhadas transversalmente, se projetam medialmente e possui suas bordas anteriores serrilhadas, sendo o par central maior em *O. carvalhoi* e *O. americanus*; tais papilas são bem menores em *O. cultripes* e suas bordas são lisas. Um par de papilas alinhadas transversalmente surge medianamente na arena pós-nasal, imediatamente anterior à crista mediana em *O. americanus* e *O. cultripes*. Uma crista mediana larga e em forma de aba semicircular se projeta sobre a arena pós-nasal, possuindo sua margem anterior irregular e com algumas pustulações se projetando em sua face ventral em *O. americanus* e *O. carvalhoi*. As papilas laterais à crista mediana são elaboradas, localizadas anterolateralmente à crista e sobre as papilas pós-nasais, sua base é larga e contém três a quatro projeções secundárias digitiformes que se estendem medialmente a partir das paredes laterais do teto. A arena do teto bucal (BRA) tem formato circular, delimitada anteriormente pela crista mediana e lateral e posteriormente por 24-34 papilas geralmente inclinadas em direção ao centro da BRA. Uma dessas papilas apresenta a terminação bifurcada em *O. carvalhoi*. Inúmeras pustulações espalhadas uniformemente estão presentes na BRA, algumas alcançando posteriormente a arena do velum dorsal em *O. carvalhoi*. Um conjunto de quatro ou cinco papilas pequenas pode ser visualizado geralmente em um dos lados da parede do teto bucal, lateralmente e fora da BRA. O velum dorsal é curto e interrompido na linha mediana, com algumas papilas presentes em sua margem posteromedial. A zona glandular é bem evidente, cobrindo a metade posterior do velum dorsal em *O. carvalhoi* e mais da metade em *O. cultripes* e *O. americanus*. As fossetas secretoras são densamente distribuídas.

Piso bucal - O piso bucal (Figs. 12C e D; 13C, D e E; 14B e C; 15B, C e D) tem formato triangular, com comprimento ligeiramente maior que a largura. Dois pares de papilas infralabiais de tamanhos similares estão presentes, sendo o primeiro par anteromedial, paralelo ao plano mediano e com algumas discretas pustulações em sua superfície em *Odontophrynus carvalhoi*; e o segundo par, (só é possível visualizar um membro do par devido à danificação da amostra), localizado

posterolateralmente e perpendicular ao primeiro e formado por três a quatro projeções secundárias digitiformes em *O. carvalhoi* e *O. cultripes*. Quatro papilas linguais, alinhadas de modo a formar um semicírculo em *O. cultripes* e transversalmente nas demais espécies, podem ser visualizadas sobre o primórdio lingual na região anteromedial do piso bucal. Essas papilas possuem as terminações bifurcadas em *O. carvalhoi* e *O. americanus*. A arena do piso bucal (BFA) tem forma de U, é rodeada lateralmente por 25-30 papilas grandes. Na BFA encontra-se 20-23 papilas maiores rodeados por 13-14 papilas de menor tamanho. Algumas pustulações estão espalhadas uniformemente na BFA entre essas papilas, sendo que em *O. americanus* e *O. maisuma* elas estão em menor número e mais espaçadas entre si. As bolsas bucais possuem formato de fenda, são transversalmente orientadas e possuem cerca 10-13 discretas pustulações pré-bolsais. A superfície velar equivale a 1/5 do piso bucal com sua margem posterior medial apresentando cinco a nove projeções digitiformes; um entalhe medial pode ser visto em *O. carvalhoi* e *O. cultripes*; fossetas secretoras são vistas apenas na borda do velum e nas projeções.

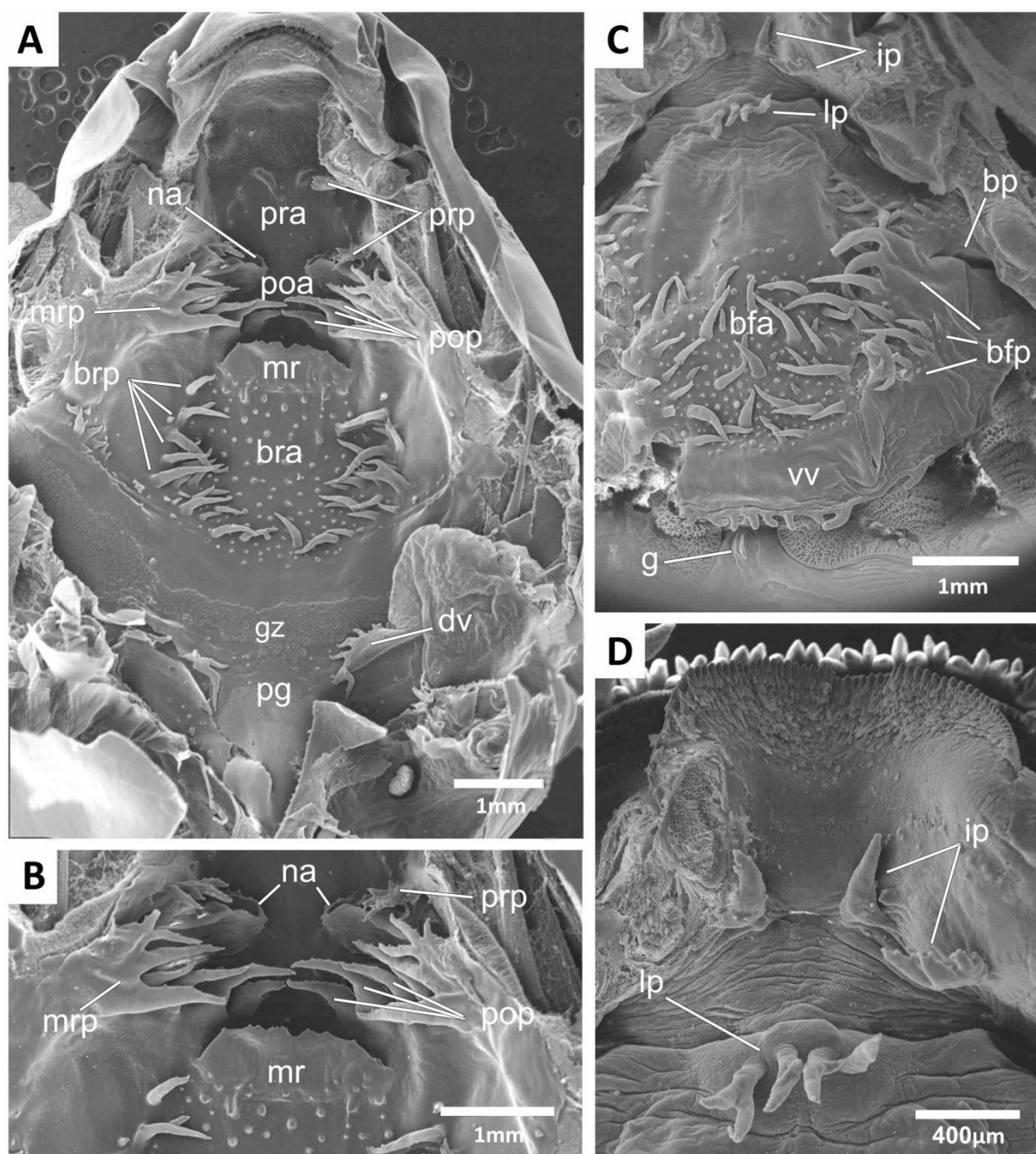


Figura 12 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A, B) e piso bucal (C, D) de *Odontophrynus carvalhoi* (estágio 35; MUFAL 9821). Bfa = arena do piso bucal, bfp = papilas do piso bucal, bp = fenda bucal, bra = area do teto bucal, brp = papilas do teto bucal, dv = velum dorsal, g = glote, gz = zona glandular, ip = papilas infralabiais, lp = papilas linguais, mr = crista mediana, mrp = papilas da crista mediana, na = narinas, pg = abertura posteromedial, poa = arena pós-nasal, pop = papilas pós-nasais, pra = arena pré-nasal, prp = papilas pré-nasais, vv = velum ventral.

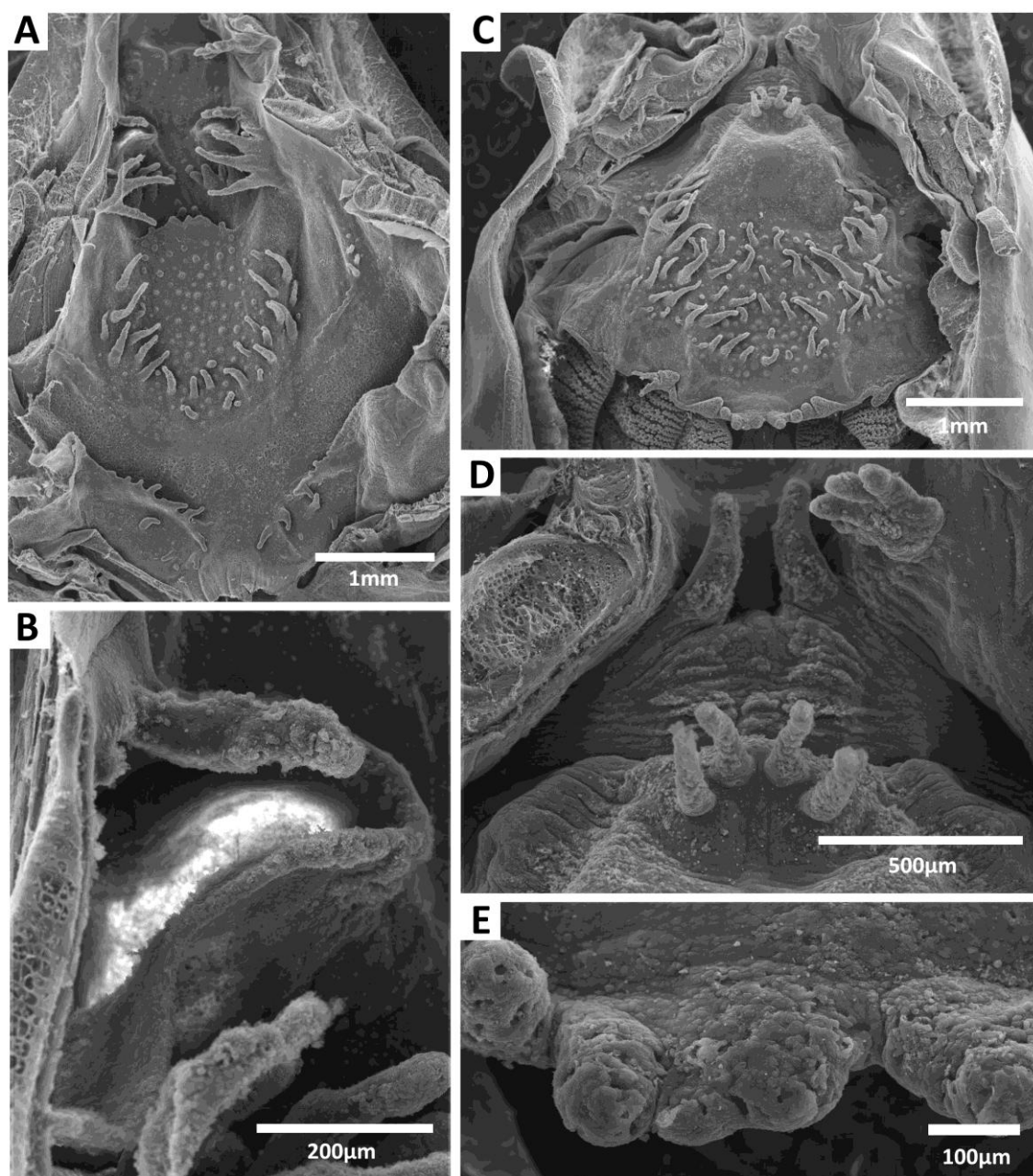


Figura 13 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto bucal (A), narina direita (B), piso bucal (C,D) e detalhe das projeções digitiformes do velum ventral (E) de *Odontophrynus cultripes* (estágio 37; MUFAL 10593).

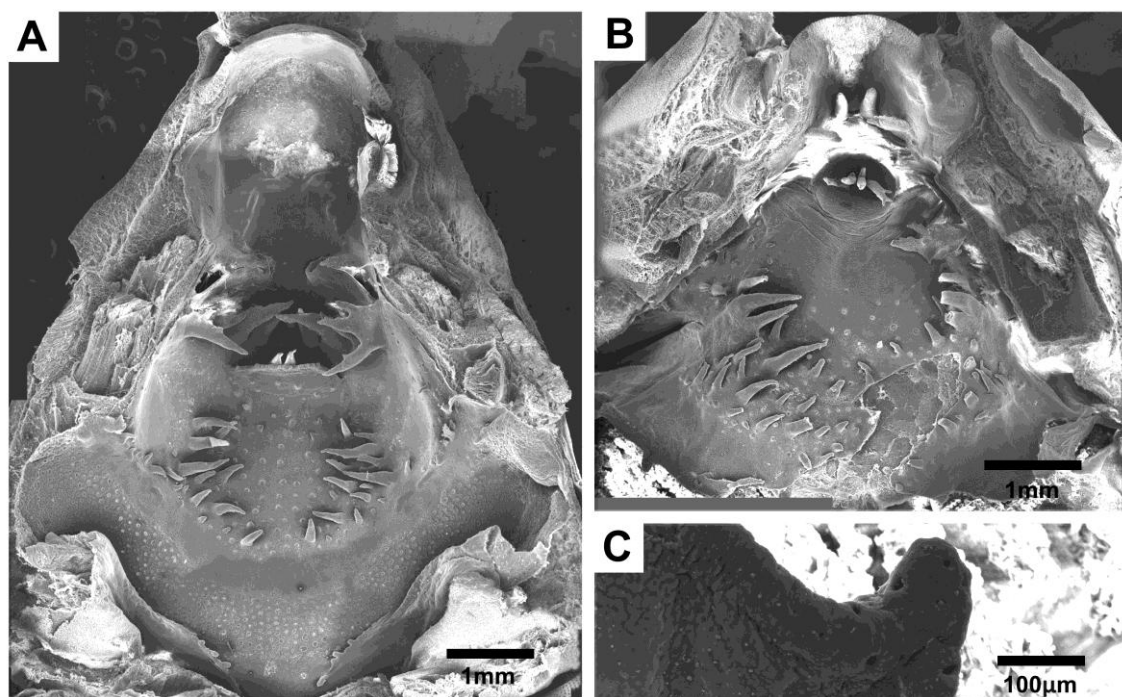


Figura 14 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A), piso bucal (B) e detalhe da projeção digitiforme do velum ventral (C) de *Odontophrynus americanus* (estágio 39; MNHN 7395).

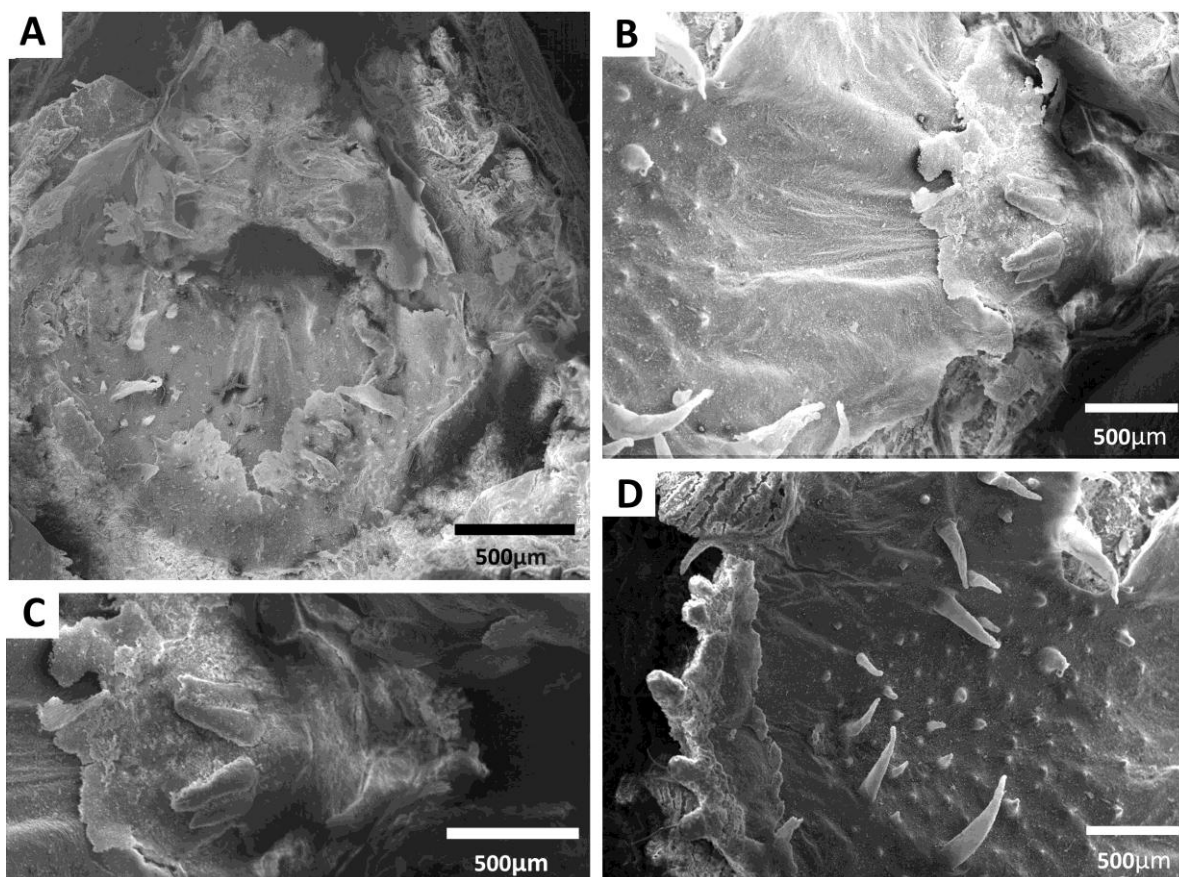


Figura 15 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A), piso bucal (B, C, D) de *Odontophrynus maisuma* (estágio 39; MNHN 7395).

2.4 Discussão

2.4.1 Condrocrânio

Os condrocrânios das espécies de *Odontophrynus* parecem ter um padrão geral muito semelhante. Fabrezi e Vera (1997) apresentaram descrições dos condrocrânios de *O. americanus* e *O. lavillai* a partir de espécimes de Salta (Argentina). Apesar desse trabalho não apresentar detalhes de muitas estruturas (por exemplo, região etmóide, cartilagens infrarrostrais e de Meckel, *tectum synoticum* e forames) a estrutura geral do condrocrânio dessas duas espécies similar ao descrito aqui. Haas (2003) figurou o condrocrânio de *O. achalensis* (grupo de *O. occidentalis*, não tratado aqui) e, apesar de não ter feito uma descrição formal, consegue-se inferir pela ilustração (figura 15, p. 65) que os cornos trabeculares e as

cápsulas óticas parecem ser pouco menores (19% e 23% do comprimento do condrocrânio, respectivamente, contra 26%, tanto para cornos como para as cápsulas, para as quatro espécies descritas aqui), ficando a confirmação e o significado dessas diferenças pendente de uma amostra maior e descrição mais detalhada do condrocrânio da espécie. Por enquanto, os condrocrânios de *Odontophrynus* podem ser feneticamente agrupados pela seguinte combinação de caracteres: (1) cartilagem suprarrostral tetrapartida, com dois corpos unidos ventralmente e cada corpo ligados dorsolateralmente a uma ala; (2) presença do *processus lateralis trabeculae*; (3) presença de uma crista parótica evidente; (4) presença de *processus pseudopyterigoideus*; (5) união “tipo baixa” do *processus ascendens* à cartilagem orbital; (6) presença de uma *comissura quadratoorbitalis*; (7) presença de *processus lateralis hialis*; (8) presença de um *tectum parientale*; (9) *processus branquialis* “aberto”; e (10) quarta espícula modificada na forma de uma pequena placa de cartilagem.

Odontophrynus apresentou a cartilagem suprarrostral formada por quatro partes, dois corpos ligados ventralmente entre si e duas alas ligadas dorsolateralmente a cada um dos corpos. Além desse padrão geral, duas variações individuais foram encontradas. Um espécime de *O. cultripes* (estágio 28) apresentou os dois corpos separados, sendo ligados apenas por tecido conectivo (sindesmose). Fabrezi e Vera (1997) encontraram padrão semelhante no suprarrostral de *O. americanus* (estágio não determinado, entre 31 e 37), argumentando que isso poderia ser devido a uma alteração ontogenética na sequência de fusão das partes do suprarrostral ou a uma retenção da condição bipartida, que, nesse caso, representaria uma plesiomorfia da espécie. De Beer (1937), ao estudar o desenvolvimento do esqueleto de *Rana temporaria* (= *R. fusca*), verificou que no início, a suprarrostral aparece como elementos separados e que a fusão entre os corpos se dá no decorrer da ontogenia. Levando em consideração o fato de que apenas um indivíduo de *O. cultripes* apresentou essa condição e de que a mesma não foi encontrada nos indivíduos de *O. americanus* analisados aqui, a hipótese de falha na sequência de fusão proposta por Fabrezi e Vera (1997) parece ser a mais provável. Outra variação individual encontrada foi a união ventral entre corpo e ala

(além da união dorsal padrão) por uma ponte de cartilagem levemente condrificada, formando uma estrutura única com duas fenestrações anterolaterais (*O. americanus*) ou por um discreto filete de cartilagem, permanecendo ainda um pequeno espaço ventral entre corpo e ala (*O. carvalhoi*/BA). Essa última forma também pôde ser vista na ilustração de *O. achalensis* em Haas (2003). Variações interespecíficas da cartilagem suprarrostral parecem ser mais comuns sendo conhecidas para táxons diversos como *Leptodactylus* (Larson & De Sá 1998) e *Scinax* (Alcalde *et al.* 2011), porém, variações intraespecíficas são pouco relatadas (veja Alcalde & Barg 2006) e pouco se sabe sobre suas causas.

Os espécimes de *O. carvalhoi* provenientes da Bahia se diferenciaram dos de Pernambuco e de todas as demais espécies por possuir o *processus anterolateralis* da crista parótica longo, que parece se fundir (e não só encostar) com a região posterolateral do palatoquadrado, formando um *processus opticus* larval. Sokol (1981) fez uma revisão das variações encontradas dessa estrutura e hipotetizou que, apesar de sua destruição durante a metamorfose, o *processus opticus* larval poderia ser homólogo ao *processus opticus* do adulto e sua presença poderia representar uma aceleração ontogenética. Informações sobre padrões de variações geográficas em condrocânios são escassas, Larson e De Sá (1998) encontraram diferenças condrocraniais em *Leptodactylus* coespecíficos provindos de duas localidades diferentes. Devido à amostra reduzida, no momento não se pode afirmar se a presença dessa estrutura em *O. carvalhoi* represente somente uma variação intraespecífica ou um táxon não descrito.

Odontophrynus americanus é a única espécie do gênero que possui uma constituição cromossômica tetraplóide (Beçak *et al.* 1966) podendo ocorrer em simpatria com *O. maisuma* (Rosset 2008). Apesar de essas duas espécies serem diferenciadas, além do número de cromossomos, por detalhes da morfologia externa e tamanho dos adultos, há grande similaridade entre elas, tanto nos adultos como nas larvas (Borteiro *et al.* 2010). Os condrocânios de *O. americanus* e *O. maisuma* compartilham um *processus pseudopyterigoideus* pouco maior que *O. carvalhoi* e *O. cultripes* (11% contra 9% do comprimento total do condrocânio), além disso, as bordas posteriores das placas hipobranquiais divergem em forma de V nas duas

primeiras espécies, enquanto que nas demais essa divergência se dá na forma de U. *Odontophrynus carvalhoi* e *O. cultripes*, por outro lado, apresentaram o *processus anterior branquialis* maior e mais distinto que nas outras duas espécies. Tais diferenças, apesar de ainda preliminares, corroboram a separação dessas espécies nos atuais morfogrupos de *O. americanus* (*O. americanus*, *O. maisuma*, *O. lavillai* e *O. cordobae*) e *O. cultripes* (*O. cultripes*, *O. carvalhoi*, *O. monachus*).

Odontophrynus cultripes no estágio 38 e *O. maisuma* no estágio 35 apresentam um *tectum parientale* cobrindo toda a *fenestra parientalis*. O início de sua formação também foi observado em *O. carvalhoi*/BA. Essa parece ser a variação ontogenética mais evidente e comum no gênero, uma vez que também foi encontrada em *O. achalensis* (estágio 40; Haas 2003). A sua ausência em *O. americanus* e *O. carvalhoi*/PE pode ser o resultado das limitações da amostragem, já que seu surgimento se dá ao longo da ontogenia e nem sempre é encontrado em estágios mais jovens. Como não foi possível analisar os espécimes de *O. americanus* e *O. carvalhoi* (PE) em estágios mais adiantados quando comparados as outras espécies, este artefato de amostragem não pode ser desconsiderado. A abrangência de distribuição desse caráter, no caso, se é restrito a *Odontophrynus* ou a um clado mais amplo, fica pendente do conhecimento dos condrocânios dos demais membros da família Odontophrynidae (*Proceratophrys* e *Macrogenioglottus*). Todavia, como evidenciado na filogenia de Haas (2003), o *tectum parientale* parece ter surgido mais de uma vez na evolução dos anuros.

2.4.2 Cavidade oral

A anatomia oral interna das espécies de *Odontophrynus* também mostrou um aspecto geral muito similar. Wassersug e Heyer (1988) apresentaram a descrição da cavidade oral de *Odontophrynus americanus* (a partir de espécimes de Itapuá, Paraguai) e *O. occidentalis*. As informações desse trabalho, juntamente com os dados apresentados, aqui permitem distinguir feneticamente a cavidade oral larval do gênero pelo seguinte conjunto de caracteres: (1) arena pré-nasal com duas discretas cristas a meio caminho entre o bico córneo e as narinas internas; (2) três ou quatro pares de papilas pós-nasais; (3) um par de papilas transversalmente

orientadas, imediatamente a frente da crista mediana; (4) papilas laterais à crista mediana grandes, formadas por duas a quatro projeções secundárias digitiformes; (5) conjunto de quatro a cinco pequenas papilas localizadas lateralmente e fora da BRA; (6) dois pares de papilas infralabiais, com o par posterolateral apresentando pustulações ou curtas projeções digitiformes; (7) quatro papilas linguais, podendo ser bifurcadas ou não; e (8) margem posterior medial do velum ventral com projeções digitiformes.

Odontophrynus carvalhoi e *O. cultripes* compartilharam alguns caracteres não encontrados nas demais espécies, como a presença de quatro pares de papilas pós-nasais (três pares em *O. americanus*, *O. americanus* do Paraguai e *O. occidentalis*) e as papilas laterais a crista possuindo quatro projeções secundárias (duas projeções em *O. americanus* do Paraguai, *O. occidentalis* e *O. maisuma*, três projeções em *O. americanus*) corroborando a inclusão dessas duas espécies em um mesmo grupo (grupo de *O. cultripes*). *Odontophrynus occidentalis* foi a única espécie que apresentou a crista mediana de formato triangular (formato semicircular nas demais espécies; em *O. maisuma* não se conseguiu determinar esse estado). Além disso, *O. americanus* apresentou menor número de pustulações na BRA e BFA que nas demais espécies.

Dentre os demais membros da família Odontophrynidae, existem informações sobre a cavidade oral de *Macrogenioglottus alipioi*, *Proceratophrys boiei*, *P. appendiculata* (Wassersug & Heyer 1988), *P. renalis* (Nascimento *et al.* 2010), *P. cristiceps* (Vieira *et al.* 2007) e *P. avelinoi* (De Sá & Langone 2002). O gênero *Odontophrynus* pode ser diferenciado de *M. alipioi* (em parênteses) pela presença de quatro papilas linguais de tamanho similares (tamanhos diferentes, com as duas laterais maiores que as duas mediais), três ou quatro pares de papilas pós-nasais (seis pares) e 24-34 papilas na BRA (cerca de 20 papilas). Quando comparada a *Proceratophrys*, a cavidade oral de *Odontophrynus* não apresentou divergências relevantes. Wassersug e Heyer (1988) postularam alguns possíveis caracteres diferenciais da cavidade oral de *Proceratophrys*, como a presença de ramificações nas papilas linguais e nas papilas laterais à crista (essa última como sendo “a huge hand-like structures with many elongate fingers”), essas diferenças,

entretanto, não foram corroboradas no presente estudo, uma vez que ambos os caracteres também foram encontrados em *Odontophrynus*. Ainda assim, dois caracteres aqui encontrados podem ser de alguma utilidade na separação morfológica desses dois gêneros: a crista na arena pré-nasal mais discreta em *Odontophrynus* que em *Proceratophrys* e a BRA e BFA de *Odontophrynus* relativamente menores e com menos pustulações que em *Proceratophrys*.

A similaridade morfológica do condrocrânio e cavidade oral das espécies de *Odontophrynus* dificulta o levantamento de caracteres variados que possam ser úteis para reconstruções filogenéticas interespecíficas do gênero. Limitações semelhantes também já foram relatadas por Savage e Cei (1965) quando estudaram a morfologia externa do adulto e girinos, esqueleto e proteínas do plasma de quatro espécies de *Odontophrynus* (*O. americanus*, *O. cultripes*, *O. carvalhoi* e *O. occidentalis*). Por outro lado, alguns caracteres aqui encontrados corroboraram, em parte, a existência de dois dos três atuais morfogrupos de espécies (em contraste com trabalhos moleculares recentes, em que esses dois grupos não seriam naturais; Amaro *et al.* 2009; Pyron & Wiens 2011; Teixeira Junior *et al.* 2012) enquanto outros variaram em níveis populacionais e até individuais. Faz-se necessário a descrição dos condrocrânios e cavidades orais das demais espécies de *Odontophrynus* para que se possa alcançar um melhor entendimento do grau de informação que os caracteres larvais internos desses táxons podem fornecer sobre suas relações interespecíficas e evolutivas.

Referências

- Alcalde, L. & Barg, M. (2006) Chondrocranium and cranial muscle morphology in *Lysapsus* and *Pseudis* tadpoles (Anura: Hylidae: Hylinae). *Acta Zoologica*, 87, 91–100.
- Alcalde, L. & Rosset, S.D. (2003) Descripción y comparación del condrocráneo en larvas de *Hyla raniceps* (Cope, 1862), *Scinax granulatus* (Peters, 1871) y *Scinax squalirostris* (A.Lutz, 1925) (Anura: Hylidae). *Cuadernos de Herpetología*, 17, 35–51.
- Alcalde, L., Candiotti, F.V., Kolenc, F., Borteiro, C. & Baldo, D. (2011) Cranial anatomy of tadpoles of five species of *Scinax* (Hylidae, Hylinae). *Zootaxa*, 2787, 19–36.
- Amaro, R.C., Pavan, D. & Rodrigues, M.T. (2009) On the generic identity of *Odontophrynus moratoi* Jim & Caramaschi, 1980 (Anura, Cycloramphidae). *Zootaxa*, 2071, 61–68.
- Beçak, M.L., Beçak, W. & Rabello, M.N. (1966) Cytological evidence of constant tetraploidy in the bisexual South American frog *Odontophrynus americanus*. *Chromosoma*, 19, 188–193.
- Borteiro, C., Kolenc, F., Pereyra, M.O., Rosset, S. & Baldo, D. (2010) A diploid surrounded by polyploids: tadpole description, natural history and cytogenetics of *Odontophrynus maisuma* Rosset from Uruguay (Anura: Cycloramphidae). *Zootaxa*, 2611, 1–15.
- Cannatella, D. (1999) Architecture. Cranial and axial musculoskeleton. In: McDiarmid, R.W. & Altig, R. (Eds.), *Tadpoles. The biology of anuran larvae*. University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 52–91.
- Caramaschi, U. & Napoli, M.F. (2012) Taxonomic revision of the *Odontophrynus cultripes* species group, with description of a new related species (Anura, Cycloramphidae). *Zootaxa*, 3155, 1–20.
- Caramaschi, U. (1996) Nova espécie de *Odontophrynus* Reinhardt & Lütken, 1862 do Brasil Central (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia*, 367, 1–8.
- D'Heursel, A. & Haddad, C.F.B. (2007) Anatomy of the Oral Cavity of Hylid Larvae from the Genera *Aplastodiscus*, *Bokermannohyla*, and *Hypsiboas* (Amphibia, Anura): Description and Systematic Implications. *Journal of Herpetology*, 41, 458–468.
- De Beer, G.R. (1937) *The development of the vertebrate skull*. Oxford University Press, Oxford.

De Sá, R.O. & Langone, J.A. (2002) The Tadpole of *Proceratophrys avelinoi* (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Herpetology*, 3, 490–494.

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

Fabrezi, M. & Vera, R. (1997) Caracterización morfológica de larvas de anuros del noroeste argentino. *Cuadernos de Herpetología*, 11, 37–49.

Frost, D.R. (2013) *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 5.6 (9 January, 2013), American Museum of Natural History, New York, USA. Available from: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php> (accessed 11 January 2013).

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

Gosner, K.L. (1960) A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16, 18–190.

Haas, A. (2003) Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 19, 23–89.

Heyer, W.R. (1975) A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions in Zoology*, 199, 1–55.

Larson, P.M. & De Sá, R.O. (1998) Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (Leptodactylidae: Leptodactylinae): Its utility in phylogenetic reconstruction. *Journal of Morphology*, 238, 287–305.

Larson, P.M. (2005) Ontogeny, phylogeny, and morphology in anuran larvae: morphometric analysis of cranial development and evolution in *Rana* tadpoles (Anura: Ranidae). *Journal of Morphology*, 264, 34–52.

Lataste, F. (1879) Etude sur le Discoglosse. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 33, 275–341.

Lynch, J.D. (1971) Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication*, 53, 1–238.

Maglia, A.M., Pugener, L.A. & Trueb, L. (2001) Comparative development of anurans: using phylogeny to understand ontogeny. *American Zoologist*, 41, 538–551.

Nascimento F.A.C., Lisboa, B.S., Skuk, G.O. & de Sá, R.O. (2010) Description of the tadpole of *Proceratophrys renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Anura: Cycloramphidae). *South American Journal of Herpetology*, 5, 241–248.

Orton, G.L. (1953) The systematics of vertebrae larvae. *Systematics Zoology*, 2, 63–75.

Pugener, L. A., Maglia, A.M. & Trueb, L. (2003). Revisiting the contribution of larval characters to an analysis of phylogenetic relationships of basal anurans. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139, 129–155.

Pyron, R.A. & Wiens, J.J. (2011) A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61, 543–583.

Reinhardt, J. & Lütken, C. (1862 “1861”) Bidrag til Kundskab om Brasiliens Padder og Krybdyr. *Videnskabelige Meddelelser fra den naturistoriske Forening i Kjobenhavn*, 143–242, pls. 3–6.

Roelants, K., Gower, D.J., Wilkinson, M., Loader, S.P., Biju, S.D., Guillaume, K., Moriau, L. & Bossuyt, F. (2007) Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 104, 887–892.

Rosset, S.D. (2008) New Species of *Odontophrynus* Reinhardt and Lütken 1862 (Anura: Neobatrachia) from Brazil and Uruguay. *Journal of Herpetology*, 42, 134–144.

Savage, J.M. & Cei, J.M. (1965) A review of the leptodactylid frog genus *Odontophrynus*. *Herpetologica*, 21, 178–195.

Sokol, O.M. (1975) The phylogeny of anuran larvae: a new look. *Copeia*, 1975, 1–24.

Sokol, O.M. (1981) The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. *Journal of Morphology*, 169, 161–183.

Starrett, P.H. (1973) Evolutionary patterns in larval morphology. In: Vial, J.L. (Ed.), *Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems*. University of Missouri Press, Columbia, pp. 251–271.

Teixeira Junior, M.T., Amaro, R.C., Recoder, R.S., Vechio, F.D. & Rodrigues, M.T. (2012) A new dwarf species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura, Cycloramphidae) from the highlands of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Zootaxa*, 3551, 25–42.

Vera Candiotti, M.F. (2008) Larval anatomy of Andean tadpoles of *Telmatobius* (Anura: Ceratophryidae) from northwestern Argentina. *Zootaxa*, 1938, 40–60.

Vieira, W.L.S., Vieira, K.S. & Santana, G.G. (2007) Description of the tadpole of *Proceratophrys cristiceps* (Anura: Cycloramphidae, Odontophrynini). *Zootaxa*, 1397, 17–24.

Wassersug, R.J. & Heyer, W.R. (1988) A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 457, 1–9.

Wassersug, R.J. (1976) Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 48, 1–23.

Wassersug, R.J. (1980) Internal oral features of larvae from eight anuran families. Functional, systematics, evolutionary and ecological considerations. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 65, 1–146.

3 ANATOMIA COMPARADA DO CONDROCRÂNIO E CAVIDADE ORAL DE GIRINOS DE *Proceratophrys* (ANURA, ODONTOPHRYNIDAE)²

Resumo

O gênero neotropical *Proceratophrys* é formado por anuros que vivem em ambientes florestados e áreas abertas no Brasil, Argentina e Paraguai. A maioria dessas espécies é acomodada em três grupos morfológicos com base em caracteres externos dos adultos. Os anfíbios são conhecidos por apresentar um ciclo de vida complexo, caracterizado pela presença de uma forma larval em seu desenvolvimento. Caracteres provenientes dessas larvas vêm sendo utilizados como uma ferramenta alternativa e/ou complementar no entendimento das relações evolutivas dos anuros. O presente estudo teve como objetivos descrever os condrocrânios de *Proceratophrys cristiceps*, *P. cururu*, *P. moratoi*, *P. schirchi*, *P. boiei* e *P. renalis* e descrever a cavidade oral das quatro primeiras espécies. Trinta e quatro girinos foram diafanizados e analisados no microscópio de luz para a descrição dos condrocrânios. Para o estudo da cavidade oral, seis girinos foram dissecados e caracterizados utilizando microscópio eletrônico de varredura. Tanto a estrutura do condrocrânio quanto da cavidade oral apresentaram variabilidade informativa sistematicamente, sendo que alguns dos agrupamentos fenéticos do gênero não foram sustentados (ex., grupo de *P. cristiceps*) com estes dados. Alguns caracteres mostraram-se úteis na diagnose de algumas espécies e outros, como a interrupção medial da zona glandular dorsal, podem ser prováveis sinapomorfias do gênero. A inclusão das outras espécies de *Proceratophrys* em um enfoque filogenético torna-se mandatório para verificar a validade dos grupos morfológicos já propostos.

Palavras-chave: forma larval, anatomia cranial, anatomia oral, *Proceratophrys cristiceps*, *P. cururu*, *P. moratoi*, *P. schirchi*, *P. boiei* e *P. renalis*.

² Manuscrito a ser submetido ao periódico Journal of Morphology (instruções aos autores em <http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1002/%28ISSN%291097-4687/homepage/ForAuthors.html>)

Abstract

Comparative anatomy of the chondrocranium and oral cavity of *Proceratophrys* tadpoles (Anura, Odontophrynidae)

The Neotropical genus *Proceratophrys* is composed of frogs living in forested and open areas in Brazil, Argentina e Paraguay. Most of them are accomodated into three morphological groups based on external characters of the adults. Amphibians are known to have a complex life cycle, characterized by the presence of a larval form in its development. Characters from these larvae have been used as an alternative or complementary tool in understanding the evolutionary relationships of anurans. This study aimed to describe and compare the chondracrania of *Proceratoprys cristiceps*, *P. cururu*, *P. moratoj*, *P. schirchi*, *P. boiei* and *P. renalis* and describe the oral cavities of the first four species. Thirty-four tadpoles were cleared and double-stained for chondrocranium description and six tadpoles were dissected in order to expose the buccal roof and floor to study the oral cavity. Some of the phenetic groups were not recognized (e. g., *P. cristiceps* species group) using these data. Some characters have proved useful in the diagnosis of some species and others such as the interruption of the medial dorsal glandular zone, may be probable synapomorphies of the genus. The inclusion of other species and a phylogenetic framework become mandatory to verify the validity of morphological groups already proposed.

Key words: larval forms, cranial anatomy, oral anatomy, *Proceratoprys cristiceps*, *P. cururu*, *P. moratoj*, *P. schirchi*, *P. boiei* e *P. renalis*.

3.1 Introdução

O gênero neotropical *Proceratophrys* é formado atualmente por 29 espécies de anuros que vivem no chão de ambientes florestados e áreas abertas, habitando o Brasil, nordeste da Argentina e Paraguai (Ávila et al., 2011; Martins e Giaretta, 2011; Napoli et al., 2011; Ávila et al., 2012; Cruz et al., 2012; Teixeira Junior et al., 2012; Frost, 2013). A maioria dessas espécies é tradicionalmente acomodada em três grupos propostos com base nos caracteres externos dos adultos como a presença/ausência de apêndices cutâneos palpebrais e de intumescências cutâneas pós-oculares: grupos de *P. boiei* (Isecksohn et al., 1995; Prado e Pombal, 2008), *P. bigibbosa* (Kwet e Faivovich, 2001) e *P. cristiceps* (Giaretta et al., 2000). Além disso, três espécies, *P. schirchi*, *P. minuta* e *P. redacta*, não estão alocados a nenhum grupo (Prado e Pombal, 2008; Napoli et al., 2011; Teixeira Junior et al., 2012). Apesar da inexistência de um estudo filogenético incluindo mais que 50% das espécies do gênero, trabalhos moleculares preliminares têm apontado que tais grupos morfológicos não seriam naturais (Amaro et al., 2009; Pyron e Wiens, 2011; Teixeira Junior et al., 2012).

Os anfíbios são conhecidos por apresentarem um ciclo de vida complexo, caracterizado pela presença de uma forma larval em seu desenvolvimento. No caso dos anuros, essas larvas (girinos), são as que possuem as formas mais desviantes de sua contraparte adulta, possuindo morfologia e fisiologia únicas (Duellman e Trueb, 1994), ocupando cenários ecológicos distintos e sujeitos a pressões seletivas diferenciadas (McDiarmid e Altig, 1999; Wells, 2007).

Caracteres larvais vêm sendo utilizados como uma ferramenta alternativa e/ou complementar no entendimento das relações evolutivas dos anuros, tradicionalmente baseada em características dos adultos (Noble, 1926; Orton, 1953, 1957; Starrett, 1973; Sokol, 1975). O condrocânio de girinos apresenta um grau de variação considerado (Fabrezi e Vera, 1997; Haas, 1995, Maglia et al., 2001; Haas, 2003; Púgener et al., 2003), podendo servir, desse modo, como fonte de caracteres auxiliares para diagnoses taxonômicas (De Sá e Hill, 1998; Swart e De Sá, 1999; Alcalde e Rosset, 2003; Larson, 2008; Alcalde et al., 2011), proposição de hipóteses

filogenéticas (Larson e De Sá, 1998; Haas, 2003; Púgener et al., 2003) e estudos ontogenéticos (Larson, 2002, 2004, 2005; Trueb et al., 2011). Além disso, uma vez que grande parte da anatomia cranial está envolvida na alimentação (Cannatella, 1999), o conhecimento dessa estrutura pode fornecer indícios sobre a ecologia alimentar larval (Haas e Richards, 1998; Vera Candioti, 2007). Similarmente, a cavidade oral de girinos pode ter relevância adaptativa, é estável durante a maior parte da fase larval (Wassersug, 1976a), podendo fornecer caracteres para uso sistemático (Wassersug, 1980; Wassersug e Heyer, 1988; D'Heursel e De Sá, 1999; D'Heursel e Haddad, 2007; Vera Candioti, 2006; 2008; Ruggeri e Weber, 2012).

Das espécies conhecidas de *Proceratophrys*, cerca de 50% possui girinos conhecidos (Izecksohn et al., 1979; Peixoto e Cruz, 1980; Peixoto et al., 1981; Peixoto et al., 1984; Weygoldt e Peixoto, 1985; Giaretta e Sazima, 1993; Rossa-Feres e Jim, 1996; Eterovick e Sazima, 1998; Giaretta et al., 2000; De Sá e Langone, 2002; Vieira et al., 2007; Fatorelli et al., 2010; Nascimento et al., 2010; Napoli et al., 2011), entretanto não há descrições de condrocânios para nenhuma espécie e apenas cinco espécies possuem descrições da cavidade oral: *P. appendiculata* (Wassersug e Heyer, 1988), *P. avelinoi* (De Sá e Langone, 2002), *P. boiei* (Wassersug e Heyer, 1988), *P. cristiceps* (Vieira et al., 2007) e *P. renalis* (Nascimento et al., 2010). Desse modo, os objetivos do presente estudo são: (1) descrever o condrocânio de seis espécies de *Proceratophrys*: *P. cristiceps*, *P. cururu*, *P. moratoi* (grupo *cristiceps*), *P. boiei*, *P. renalis* (grupo *boiei*) e *P. schirchi* (não pertencente a nenhum grupo); (2) descrever a morfologia da cavidade oral de *P. cururu*, *P. moratoi* e *P. schirchi*; (3) descrever a morfologia da cavidade oral de um girino de *P. cristiceps* da Bahia e compará-la com a descrição do girino proveniente de Paraíba para verificar a existência de possíveis variações intraespecíficas e (4) verificar a variação dessas estruturas a luz do conhecimento atual sobre as relações entre as espécies do gênero.

3.2 Material e métodos

Os girinos utilizados foram provenientes de diversas coleções (apêndice A), estavam conservadas em formalina a 10% tamponada (gradação comercial) e foram estagiadas seguindo a tabela de Gosner (1960).

3.2.1 Condrocrânio

A descrição dos condrocrânios foi baseada em uma série de 34 girinos (três de *Proceratophrys cristiceps*, três de *P. cururu*, cinco de *P. moratoi*, oito de *P. boiei*, 10 de *P. renalis*, e cinco de *P. schirchi*). Para o estudo, os espécimes foram submetidos ao processo de diafanização segundo o protocolo adaptado de Dingerkus e Uhler (1977; anexo A). Ilustrações dos condrocrânios e aparatos branquiais foram feitas com o auxílio de um estereomicroscópio Leica MZ6 com câmara clara acoplada. Microfotografias digitais foram tiradas em um estereomicroscópio Leica S8 APO com uma câmera fotográfica Leica LAS EZ acoplada. Medidas morfológicas (em mm) seguiram Alcalde e Rosset (2003) e Alcalde et al. (2011) e foram feitas a partir dessas fotografias utilizando o software ImageJ 1.45s. Adicionalmente foi incluída a medida do comprimento do *processus pseudopterygoideus* (capítulo 2). Terminologia dos caracteres condrocraniais seguiram Canatella (1999) e Larson e De Sá (1998). A descrição apresentada é representativa para as seis espécies, eventuais variações inter ou intraespecíficas e ontogenéticas são citadas se necessário. Para as ilustrações, procurou-se, quando possível, utilizar indivíduos com estágios de desenvolvimento próximos, de acordo com a disponibilidade do material.

3.2.2 Cavidade oral

Para o estudo da cavidade oral foram utilizados seis girinos (um de *Proceratophrys cristiceps*, estágio 36; dois de *P. cururu*, estágios 34 e 36; um de *P. moratoi*, estágio 35 e dois de *P. schirchi*, estágio 26). Todos foram dissecados seguindo o procedimento de Wassersug (1976b) visando à exposição do teto e piso bucais. Em seguida, as larvas foram submetidas ao procedimento químico, segundo

a metodologia de De Sá e Langone (2002; anexo B), para análise no microscópio eletrônico de varredura (MEV) Hitachi S-2300 (em 15 e 20kV). Terminologia dos caracteres bucais internos seguiram Wassersug (1976b, 1980). A descrição apresentada é representativa para as quatro espécies e eventuais variações interespecíficas são citadas se necessário.

3.3 Resultados

3.3.1 Condrocrânio

O condrocrânio de *Proceratophrys* tem formato ovóide em vista dorsal, possuindo comprimento ligeiramente maior que a largura (largura/comprimento = 0,84) e aspecto comprimido em vista lateral (altura/largura = 0,39), apresentando maior altura no nível das *cornua trabeculae* e maior largura na região do palatoquadrado posterior ao *processus muscularis quadrati*. *Proceratophrys cristiceps* e *P. moratoi* apresentaram os condrocrânios mais alongados (largura/comprimento = 0,80) contrastando no outro extremo com *P. renalis* (largura/comprimento = 0,92) (Figs. 16 e 17). Medidas morfológicas são apresentadas na tabela 2.

Neurocrânio – O bico córneo superior é sustentado por uma cartilagem suprarrostral formada por quatro elementos, dois corpos centrais e duas alas laterais (Fig. 18). Os dois corpos são fundidos ventromedialmente por um segmento de cartilagem (mais curto e estreito em *P. schirchi* e *P. cururu*), formando uma estrutura contínua em vista dorsal e tendo um aspecto de V em vista frontal. Em *P. cururu*, os dois corpos são mais delgados e, além desse segmento ventromedial, também estão unidos dorsomedialmente, delimitando uma abertura ovóide central em vista frontal. Cada corpo está unido dorsolateralmente com a ala por meio de um outro segmento de cartilagem ventral ao ponto de articulação com as *cornua trabeculae*. Cada ala tem formato plano, retangular, com a margem ventral irregular, se curvando posteriormente a partir do ponto de junção com o corpo. Em *P. schirchi* a ala também se encontra unida ventralmente ao corpo por uma curta ponte de

cartilagem, já em *P. cristiceps*, a margem interna da ala chega a encostar-se à margem lateral do corpo, mas não chegam a se fundir. Um longo *processus posterior dorsalis* emerge em cada margem da ala e se projeta dorsolateralmente. Adicionalmente um curto *processus anterior dorsalis* se estende lateralmente logo após a junção corpo-ala, servindo de ponto de articulação das *cornua trabeculae* com a suprarrostral.

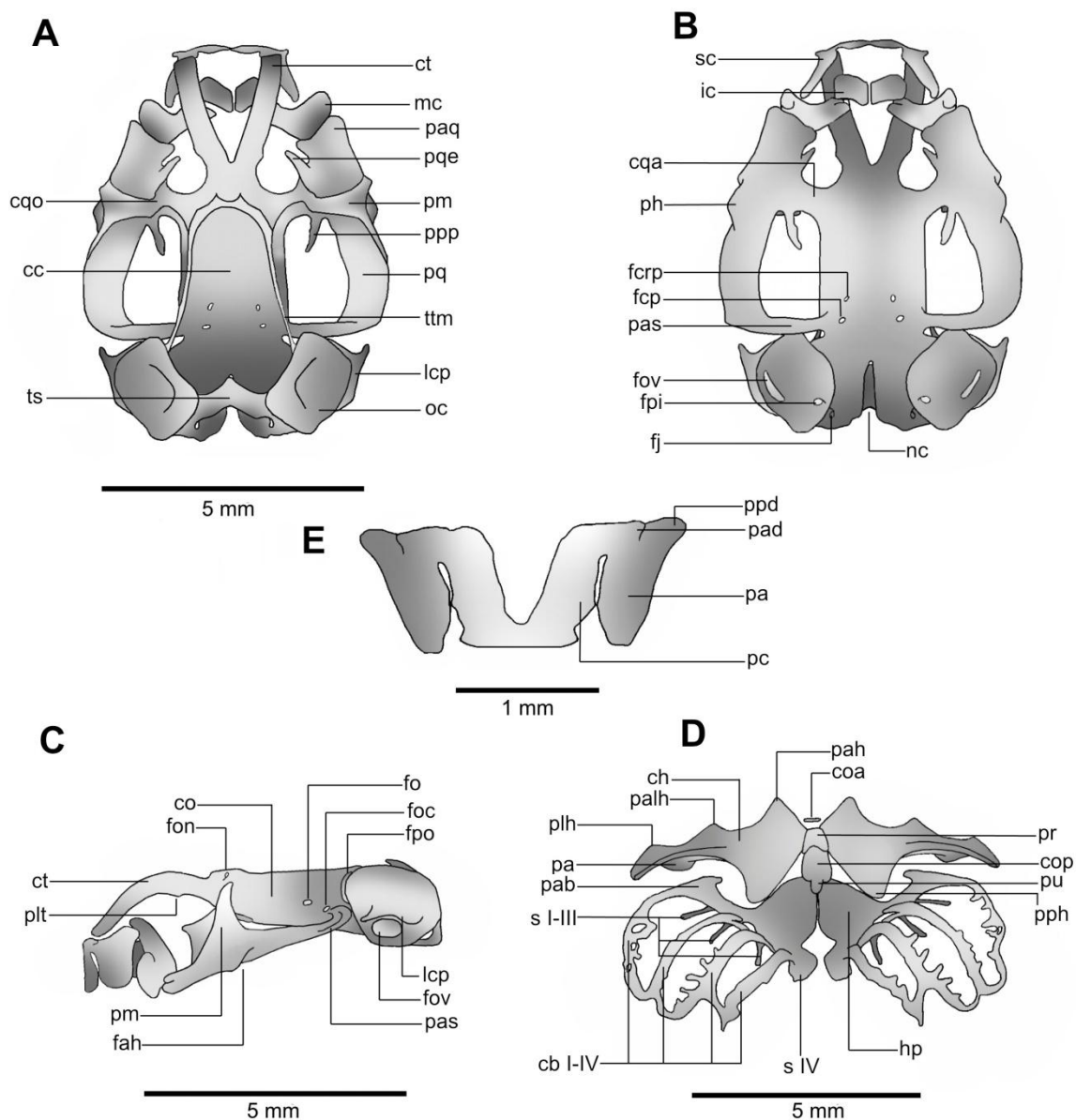


Figura 16 – Condrocrânio de *Proceratophrys cristiceps* (estágio 37; MUFAL 9823) em vistas (A) dorsal, (B) ventral e (C) lateral, (D) aparato hiobranquial e (E) cartilagem suprarrostral. Cb I-IV = ceratobranquial I a IV, ch = ceratohial, co = cartilagem orbital, coa = cópula anterior, cop = cópula posterior, cqa = *comissura quadratocranialis anterior*, cco = *comissura quadratoorbitalis*, ct = *cornua trabeculae*, fah = *facies articularis hyalis*, fcp = *foramen caroticum primarium*, fcrp = *foramen craniumpalatinum*, fj = *foramen jugulare*, fo = *foramen opticum*, foc = *foramen oculomotorium*, fon = *foramen orbitonasalis*, fov = *fenestra ovalis*, fpi = *foramen perilymphaticum inferior*, fpo = *foramen prooticum*, hp = *placas hipobranquiais*, ic = cartilagem infrarrostral, lcp = crista parótica larval. (continua na próxima página).

As *cornua trabeculae* são duas barras de cartilagem que se estende anteriormente a partir do *planum trabeculare anticum*, divergindo distalmente em forma de V em vista dorsal. Em *P. moratoi* essas duas barras são visivelmente bem mais afastadas entre si que nas demais espécies. Sua metade anterior se flexiona em direção ventral para se articular sindesmoticamente com a ala da suprarrostral. Em vista dorsal as *cornua* tem aproximadamente 30,8% do comprimento total do condrocânio, sendo mais curta em *P. moratoi* (27,7% do comprimento do condrocânio) e mais longa em *P. cristiceps* (33,8% do comprimento do condrocânio), possuindo largura praticamente uniforme em toda sua extensão. *Proceratophrys cururu* possui as *cornua trabeculae* com maior largura entre as espécies (10,2% da largura do condrocânio contra média de 8% nas demais espécies) dando ao condrocânio um aspecto mais compacto em vista dorsal. Próximo à origem de cada *cornua*, ventrolateralmente, um *processus lateralis trabeculae* emerge como um abaulamento (bem discreto em *P. moratoi* e *P. renalis*), servindo de ponto de fixação do *ligamentum quadratoethmoidale*.

Posteriormente, as *cornua trabeculae* se convergem medialmente no *planum trabeculare anticum*, que por sua vez é contínuo com o *planum ethmoidale*, formando a parede anterior da caixa craniana (*cavum crani*). Em *P. cururu* o *planum ethmoidale* é mais largo e comprido que nas demais espécies. Em todos os indivíduos se observa uma lâmina *orbitonasalis* dorsalmente ao *planum ethmoidale*. O *septo nasi* ainda não é visualizado.

Figura 16 (continuação) – nc = canal da notocorda, oc = cápsula ótica, pa = *par alaris*, pab = *processus anterior branchialis*, pad = *processus anterior dorsalis*, pah = *processus anterior hyalis*, palh = *processus anterolateralis hyalis*, paq = *pars articularid quadrati*, pas = *processus ascendens*, pc = *par corporis*, ph = *processus hyalis*, plh = *processus lateralis hyalis*, plt = *processus lateralis trabeculae*, pm = *processus muscularis*, ppd = *processus posterior dorsalis*, pph = *processus posterior hyalis*, ppp = *processus pseudopyterigoideus*, pq = palatoquadrado, pqe = *processus quadratoethmoidale*, pr = *pars reuniens*, pu = *processus urobranchialis*, s I-II = espículas I a III, sc = cartilagem suprarrostral, s IV = espícula IV, ttm = *taenia tecti marginalis*.

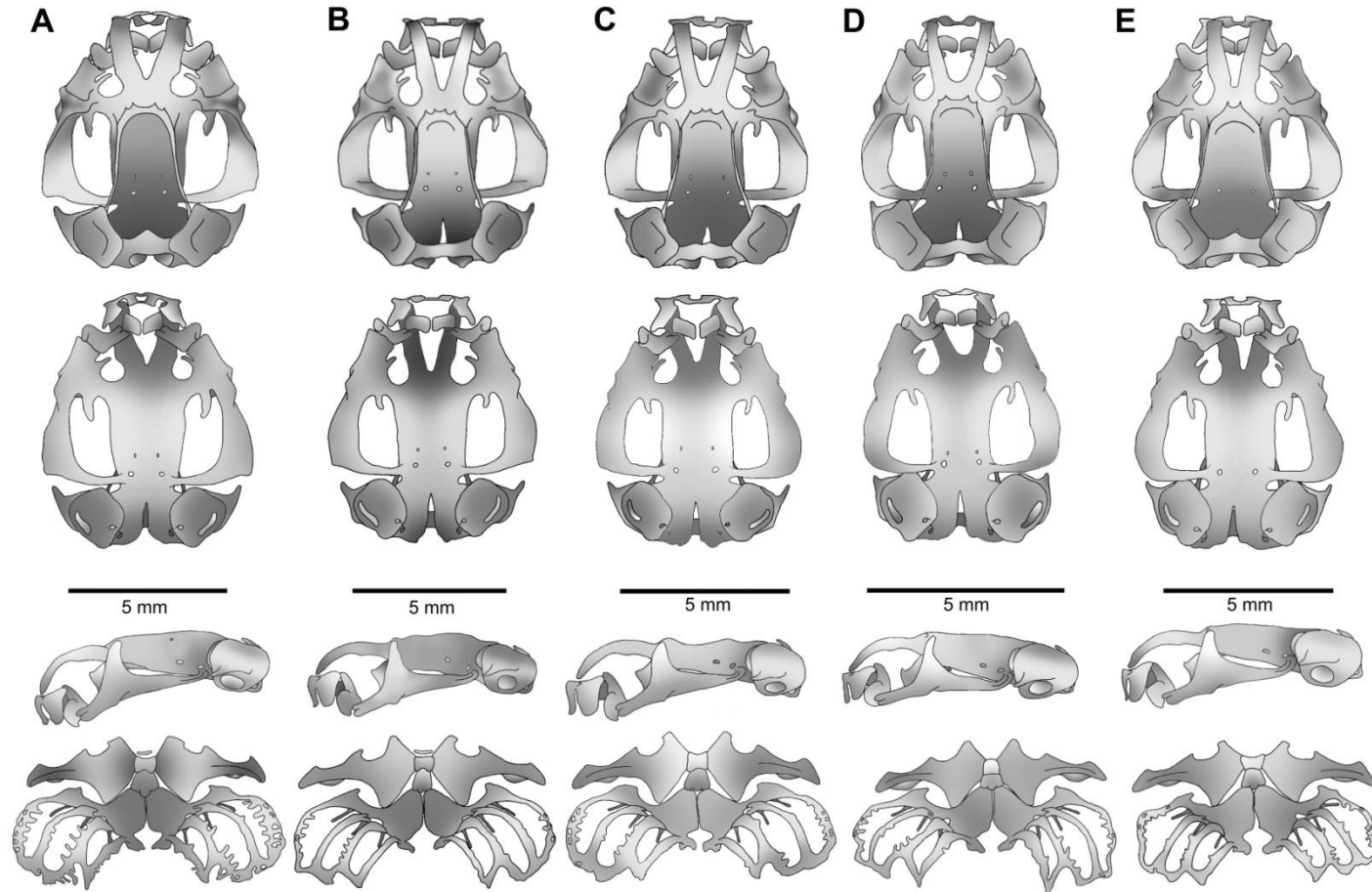


Figura 17 – Vista dorsal, ventral e lateral do condrocrânio e aparato hiobranquial de (A) *Proceratophrys cururu* (estágio 29; MUFAL 10589); (B) *P. boiei* (estágio 31; MUFAL 7743); (C) *P. renalis* (estágio 29; MUFAL 7503); (D) *P. moratoi* (estágio 26; L 15) e (E) *P. schirchi* (estágio 37; MCNAM 6174).

O piso craniano é formado pelo *planum intertrabeculare*, formado por extensões laterais da *trabeculae crani* e anteriormente pelo *planum trabeculare anticum* que, em todos os indivíduos analisados, já oclui toda a *fenestra basicranialis*. Dois pares de forames circulares podem ser vistos no piso craniano, um anterior, geralmente menor, *foramen craniopalatina* e um posterior *foramen carotica primaria*. Às vezes o *foramen craniopalatina* pode ser difícil de identificar devido a pouca condrificação do *planum intertrabeculare* ou ao seu não completo fechamento em espécimes mais jovens (ex., *P. schirchi*).

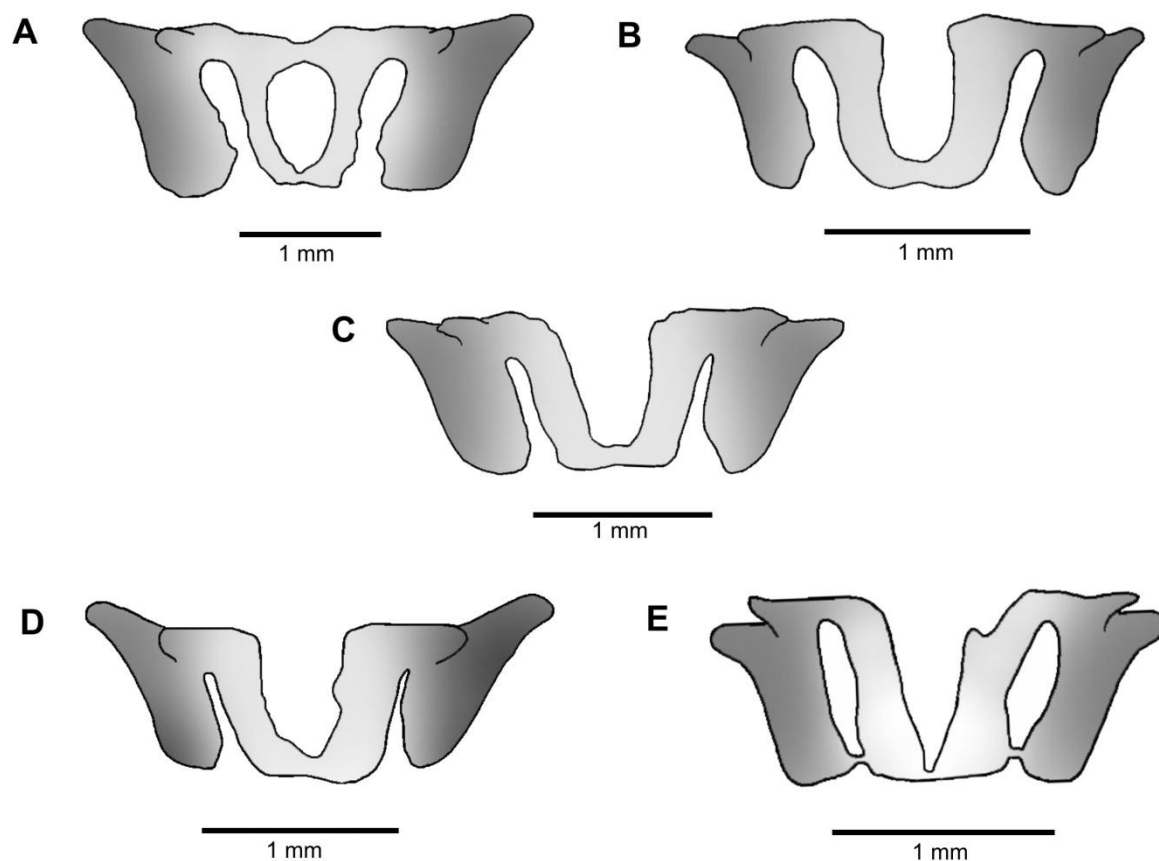


Figura 18 – Cartilagens suprarrostral de (A) *Proceratophrys cururu* (estágio 37; MUFAL 10587); (B) *P. boiei* (estágio 36; MUFAL 10591); (C) *P. renalis* (estágio 32; MUFAL 7503); (D) *P. moratoi* (estágio 37; L 15) e (E) *P. schirchi* (estágio 36; MCNAM 9824).

Tabela 2 – Medidas morfológicas (em mm) dos condrocânios de *Proceratophrys cristiceps*, *P. cururu*, *P. moratoi*, *P. renalis*, *P. boiei* e *P. schirchi*. Abreviações: CT = comprimento total; CCT = comprimento das *cornua trabeculae*; CLCT = comprimento da porção livre das *cornua trabeculae*; LLCT = largura da porção livre das *cornua trabeculae*; CCO = comprimento da cápsula ótica; LCO = largura da cápsula ótica; ACO = altura da cápsula ótica; CPE = comprimento do *planum ethmoidale*; LPE = largura do *planum ethmoidale*; LC = largura máxima do condrocânio; AC = altura máxima do condrocânio; CPA = comprimento do *processus articularis*; LPA = largura do *processus articularis*; CPP = comprimento do *processus pseudopterygoideus* (média \pm desvio padrão).

Medidas	<i>P. cristiceps</i>	<i>P. cururu</i>		<i>P. moratoi</i>			<i>P. renalis</i>		
	Estágio 35-37 (N=3)	Estágio 27-29 (N=2)	Estágio 37 (N=1)	Estágio 26 (N=1)	Estágio 28-29 (N=2)	Estágio 36-37 (N=2)	Estágio 29-31 (N=3)	Estágio 32-33 (N=3)	Estágio 34-36 (N=4)
CT	8,4 \pm 1,4	8,5 \pm 0,4	9,2	6,5	6,7 \pm 0,6	7,1 \pm 0,2	6,6 \pm 0,4	6,8 \pm 1,0	6,1 \pm 0,2
CCT	2,8 \pm 0,4	2,5 \pm 0,3	2,7	1,8	2,0 \pm 0,2	1,8 \pm 0,2	2,1 \pm 0,2	2,2 \pm 0,6	1,9 \pm 0,1
CLCT	2,4 \pm 0,4	2,1 \pm 0,3	2,3	1,5	1,8 \pm 0,2	1,6 \pm 0,2	1,8 \pm 0,1	1,8 \pm 0,5	1,6 \pm 0,2
LLCT	0,5 \pm 0,1	0,7 \pm 0,1	0,7	0,4	0,4 \pm 0,0	0,5 \pm 0,0	0,5 \pm 0,1	0,4 \pm 0,0	0,4 \pm 0,0
CCO	2,3 \pm 0,4	2,0 \pm 0,1	2,1	1,9	2,1 \pm 0,2	2,0 \pm 0,0	1,8 \pm 0,1	1,9 \pm 0,1	1,9 \pm 0,1
LCO	2,1 \pm 0,4	1,9 \pm 0,1	2,1	1,7	1,8 \pm 0,3	1,8 \pm 0,1	1,6 \pm 0,1	1,7 \pm 0,2	1,6 \pm 0,1
ACO	1,7 \pm 0,1	1,7 \pm 0,1	2,0	1,9	1,8 \pm 0,1	1,9 \pm 0,2	1,6 \pm 0,1	1,6 \pm 0,2	1,5 \pm 0,1
CPE	0,6 \pm 0,1	0,8 \pm 0,0	0,9	0,5	0,5 \pm 0,1	0,6 \pm 0,1	0,5 \pm 0,0	0,6 \pm 0,1	0,6 \pm 0,1
LPE	1,5 \pm 0,3	1,7 \pm 0,5	1,6	1,5	1,3 \pm 0,0	1,6 \pm 0,2	1,3 \pm 0,0	1,4 \pm 0,1	1,3 \pm 0,1
LC	6,7 \pm 0,9	7,0 \pm 0,6	7,5	5,1	5,3 \pm 0,4	5,9 \pm 0,1	5,7 \pm 0,3	5,7 \pm 0,8	5,2 \pm 0,3
AC	2,7 \pm 0,1	2,6 \pm 0,3	3,2	2,1	2,0 \pm 0,2	2,2 \pm 0,2	2,2 \pm 0,0	2,3 \pm 0,5	2,0 \pm 0,1
CPA	0,9 \pm 0,0	0,8 \pm 0,1	0,9	0,7	0,8 \pm 0,2	0,8 \pm 0,0	0,7 \pm 0,0	0,7 \pm 0,1	0,7 \pm 0,1
LPA	1,3 \pm 0,1	1,1 \pm 0,1	1,0	1,0	0,9 \pm 0,1	0,9 \pm 0,0	0,9 \pm 0,1	0,9 \pm 0,2	0,8 \pm 0,1
CPP	0,7 \pm 0,2	0,7 \pm 0,1	0,7	0,5	0,5 \pm 0,0	0,4 \pm 0,0	0,4 \pm 0,1	0,4 \pm 0,0	0,4 \pm 0,0

Tabela 2 (continuação).

Medidas	<i>P. boiei</i>		<i>P. schirchi</i>	
	Estágio 31 (N=1)	Estágio 36-37 (N=7)	Estágio 26 (N=2)	Estágio 36-38 (N=3)
CT	7,4	7,6±0,6	6,0±0,9	6,8±0,4
CCT	2,4	2,3±0,3	1,8±0,2	2,1±0,1
CLCT	2,0	2,0±0,2	1,3±0,0	1,8±0,1
LLCT	0,5	0,5±0,1	0,4±0,0	0,5±0,0
CCO	2,0	2,1±0,2	1,7±0,2	1,9±0,1
LCO	1,7	1,9±0,2	1,5±0,2	1,7±0,1
ACO	1,6	1,7±0,1	1,4±0,1	1,7±0,0
CPE	0,6	0,7±0,2	0,4±0,1	0,6±0,1
LPE	1,5	1,4±0,3	1,2±0,1	1,5±0,1
LC	6,2	6,4±0,7	4,9±0,9	5,7±0,1
AC	2,2	2,4±0,2	1,7±0,2	2,2±0,1
CPA	0,7	0,8±0,1	0,7±0,1	0,7±0,1
LPA	0,9	1,0±0,1	0,7±0,2	0,9±0,0
CPP	0,4	0,4±0,1	0,4±0,1	0,5±0,0

As paredes laterais da caixa craniana constituem as cartilagens orbitais, que se estendem da parte posterior das cartilagens trabeculares até a porção anterior do *planum basale* (parte posterior do condrocânio penetrado pela notocorda). São constituídas por três regiões: a primeira, mais anterior, é a chamada raiz *preoptica* e se estende de sua inserção nas trabéculas até a margem anterior do forame ótico; a segunda, bem mais estreita, é a *pila metotica*, situa-se entre os forames ótico e oculomotor e a terceira, a *pila antotica*, separa o forame oculomotor do forame proótico. Geralmente quatro forames são visíveis: o forame ótico, mais anterior de todos; o forame oculomotor, localizado posteroventralmente ao anterior e de tamanho pouco menor; ambos podem ter um formato que varia de circular a ovóide;

o forame proótico, que separa a cápsula ótica da cartilagem orbital, é o maior de todos e tem o formato de lua crescente, delimitado dorsalmente pela *taenia tecti marginalis*; e, adicionalmente, um minúsculo forame troclear, só visualizado em *P. cururu* (dependendo do grau de condificação da cartilagem orbital), dorsalmente aos forames ótico e oculomotor.

Uma fenestra frontoparietal, em forma de sino, pode ser vista dorsalmente. Ela é delimitada anteriormente pelo *planum ethmoidale*, lateralmente pela *taenia tecti marginalis* e posteriormente pelo *tectum synoticum*. Em *P. cururu*, *P. cristiceps* e *P. schirchi* consegue-se observar o início do surgimento da *taenia tecti medialis* como uma pequena projeção de cartilagem na porção média do *tectum synoticum*. Não foi observada a presença da *taenia tecti transversalis* nos estágios analisados.

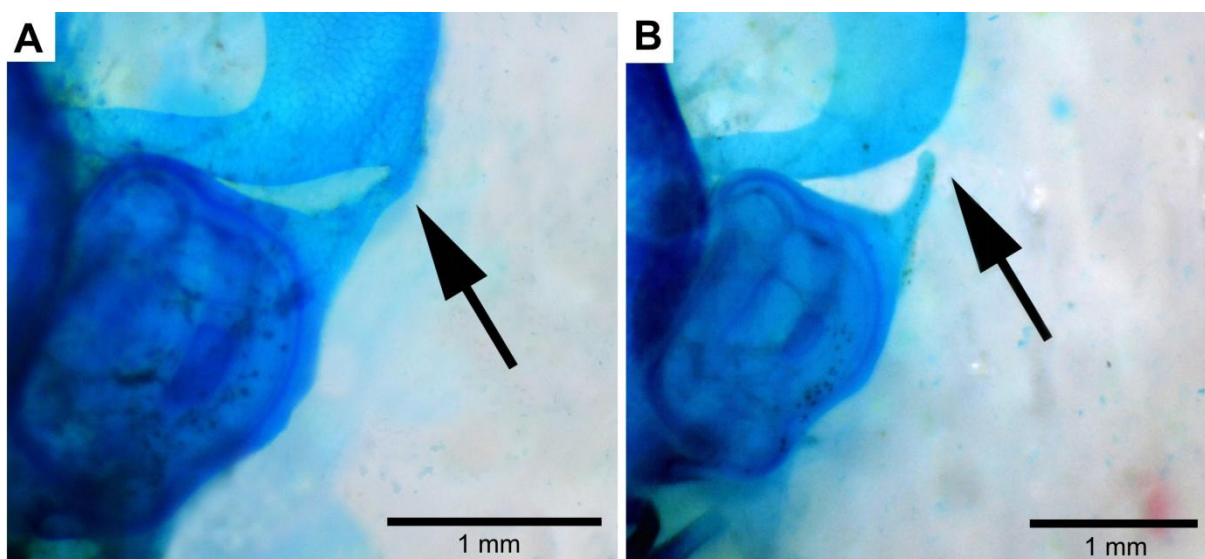


Figura 19 – Detalhe do condrocrânio de dois indivíduos de *Proceratophrys schirchi* (lote MCNAM 6174) evidenciando (A) a formação de um *processus opticus* larval (estágio 38) e (B) o seu não aparecimento (estágio 37).

As cápsulas óticas são subquadrangulares (largura/comprimento = 1,1; altura/largura = 0,9), correspondendo cerca de 27,6% do comprimento total do condrocânio. São confluentes ventromedialmente com o *planum basale*, dorsomedialmente com o *tectum synoticum* e contactam anteriormente com a terminação posterior da *taenia tecti marginalis*. Uma crista larval parótica se sobressai horizontalmente na parede lateral de cada cápsula ótica. Cada crista é formada anteriormente por um *processus anterolateralis* subtriangular e bem distinto (maior em *P. cururu*) e posteriormente por um menor e nem sempre distinto *processus posterolateralis*. Em um indivíduo de *P. schirchi* (MCNAM 6174; estágio 38) o *processus anterolateralis* é alongado, chegando a se fundir com a curvatura posterolateral do palatoquadrado, formando, com isso, uma *processus opticus* larval (Fig. 19). Uma *fenestra ovalis* bem diferenciada e coberta por membrana (equivalendo a 9% do comprimento total do condrocânio) pode ser vista ventrolateralmente logo abaixo da crista parótica.

Um par de *arcus occipitalis* se estende posteromedialmente às cápsulas óticas a partir do *planum basali*, dando origem aos cêndilos occipitais e formando a margem medial e ventral do *foramen jugulare* (podendo ser visto dorsalmente somente em *P. cristiceps*). Um *foramen perilymphaticum inferior* (de tamanho pouco menor que o *jugulare*) pode ser visualizado na região ventromedial de cada cápsula ótica, ao lado do *foramen jugulare*. Uma invaginação por onde penetra a notocorda, equivalendo a 17% do comprimento total do condrocânio, divide o *planum basale* ao longo de sua linha média.

Componentes viscerais – Arco mandibular: o palatoquadrado é relativamente largo. Em *P. cristiceps* e *P. moratoi* essa largura é praticamente uniforme em toda sua extensão enquanto que nas demais espécies há uma leve expansão em direção posterior, maior em *P. cururu*. Sua margem posterolateral se curva levemente para cima até o ponto de contato com a cartilagem orbital via *processus ascendens*. Sua curvatura posterior forma um ângulo levemente obtuso, resultando, a exceção de *P. cururu*, em um aspecto côncavo na sua margem interna. O *arcus subocularis* possui o contorno posterolateral aproximadamente circular em *P. cristiceps*, *P. schirchi*, *P. moratoi* enquanto que nas demais espécies é subtriangular.

Em *Proceratophrys*, o palatoquadrado está ligado ao neurocrânio por duas estruturas: a *comissura quadradocranialis anterior* e o *processus ascendens*. Anteriormente, a *comissura quadradocranialis anterior* conecta o palatoquadrado ao neurocrânio. Ela constitui uma barra plana de cartilagem que se inicia na região do palatoquadrado imediatamente posterior ao *pars articularis quadrati* e se estende dorsalmente até o neurocrânio, próximo ao *planum trabeculare anticum*. Um *processus quadratoethmoidalis* de formato triangular se estende dorsomedialmente na base da margem anterior da comissura e serve como ponto de inserção do *ligamentum quadratoethmoidale*. Além disso, um *processus pseudopterygoideus*, levemente curvado medialmente, emerge da porção posterior da *comissura quadradocranialis anterior* para dentro da *fenestra subocularis*. Em *P. cururu*, *P. cristiceps* e *P. schirchi* esse processo é mais conspícuo, equivalendo a cerca de 8% do comprimento total (cerca de 6% nas demais espécies), além de ser visivelmente bem mais largo em *P. cururu*. Na parte posterior, o palatoquadrado se conecta com o neurocrânio pelo *processus ascendens*, uma haste cilíndrica de cartilagem que se curva dorsomedialmente para se conectar na região da *pila antotica* da cartilagem orbital. Essa conexão ocorre ventral ao *foramen oculomotor* (condição tipo “baixa”, *sensu* Sokol, 1981), sendo que em alguns indivíduos essa relação pode ser de visualização difícil. Em *P. cristiceps*, *P. schirchi* e *P. moratoi* esse processo chega a ocluir a margem anteroventral das cápsulas óticas.

Anteriormente o palatoquadrado ainda possui dois processos: a *pars articularis quadrati* e o *processus muscularis quadrati*. A *pars articularis quadrati* corresponde à extremidade anterior do palatoquadrado, é formado por uma larga barra de cartilagem cuja margem serve como superfície de articulação com a cartilagem de Meckel. A *pars articularis* é mais robusta em *P. cururu* que nas demais espécies (largura equivalendo a 19% da largura total do condrocrânio contra cerca de 16% nas outras espécies). O *processus muscularis quadrati*, localizado posterior a *pars articularis*, é um processo largo, subtriangular, que se estende dorsalmente, a partir da margem lateral do palatoquadrado, e então se curva medialmente para se unir ao *processus antorbitalis* do *planum ethmoidale* via *comissura quadratoorbitalis* (curto feixe de cartilagem). Imediatamente abaixo do *processus muscularis* se

visualiza uma região articular, a *facies articularis hyalis*, que se une sindesmoticamente ao ceratohial e cuja parte anterior apresenta uma dilatação triangular e bem distinta, o *processus hyoquadrati*.

A maxila inferior é formada pelas cartilagens de Meckel juntamente com as cartilagens infrarrostrais. A cartilagem de Meckel tem formato de V em vista dorsal. Sua região posterolateral se articula com a *pars articularis quadrati* através de um *processus retroarticularis*. Em vista lateral, a cartilagem de Meckel se expande verticalmente para se articular com as cartilagens infrarrostrais através de dois processos: *dorsomedialis* e *ventromedialis*. As cartilagens infrarrostrais sustentam o bico córneo inferior. São duas barras retangulares de cartilagem que se articulam medialmente por uma sínfise, formando um V em vista anterior. Estão situadas medial e ventralmente às cartilagens de Meckel e ventral às *cornua trabeculae*. Sua margem posterolateral se articula entre os *processus dorsomedialis* e *ventromedialis* da cartilagem de Meckel.

Aparato hiobranquial: os ceratohiais formam a base do piso da cavidade oral, são medialmente planos, grandes e orientados perpendicularmente ao eixo principal do condrocânio. Lateral e dorsalmente há uma expansão condilar vertical, o *processus articularis*, que se articula com a *facies articularis hyalis* do palatoquadrado. Anteriormente, cada margem dos *ceratohiais* possui três processos: *processus anterior hyalis*, *processus anterolateralis hyalis* e *processus lateralis hyalis*, o primeiro sempre é maior e de formato triangular em *P. cristiceps*, *P. moratoi*, quadrangular em *P. cururu* e *P. schirchi* e podendo ocorrer em ambos os formatos em *P. boiei* e *P. renalis*. O segundo tem formato triangular e às vezes pode ser inclinado levemente em direção medial. Já o *processus lateralis hyalis* (*sensu* Alcalde e Barg, 2006) é menor que os demais e pode ser visualizado lateralmente ao *processus articularis*. Posteriormente, os ceratohiais também possuem um bem desenvolvido *processus posterior hyalis*. Cada ceratohial é ligado medialmente a uma *pars reuniens* retangular e de condrificação débil. Anteriormente a *pars reuniens*, uma cópula anterior pode ser vista em alguns indivíduos como um discreto filete de cartilagem. Posteriormente, a *pars reuniens* é conectada a uma cópula posterior em forma de sino e de onde emerge um curto mas distinto *processus*

urobranchialis. A cópula posterior se conecta posteriormente as placas hipobranquiais, que são lâminas de cartilagem de forma triangular que atuam como suporte para as *cestas branquiais*. São articuladas entre si medialmente e suas bordas posteriores divergem formando um V aberto invertido. Além disso, em todos os *Proceratophrys* as bordas anteriores das placas apresentam uma união sincondrótica com o *processus posterior hyalis*.

As cestas branquiais são formadas por quatro ceratobranquiais unidos distalmente por uma *comissura terminalis*. O ceratobranquial I é contínuo proximalmente com as placas hipobranquiais e comporta anteriormente um *processus anterior branquialis* triangular e medialmente inclinado. Os ceratobranquiais II, III e IV são unidos às placas hipobranquiais por sicondrose. Algumas pequenas fenestrações, variáveis de espécime a espécime, são vistas ao longo do ceratobranquial I e da *comissura terminalis*. Os ceratobranquiais II e III ainda apresentam, em sua margem proximal, pequenos processos, maior no ceratobranquial II, que se opõem sem chegar a se fundir, resultando em um *processus branquialis* “aberto”. Pequenas espículas se projetam dorsalmente dos ceratobranquiais I, II e III a partir de seu ponto de ligação com as placas hipobranquiais. Além disso, uma pequena placa de cartilagem pode ser vista na margem proximal do ceratobranquial IV (maior em *P. cristiceps*), fundida aos hipobranquiais, podendo ser considerada uma quarta espícula.

Ossificações – Em *P. cristiceps* não se observou nenhuma formação óssea nos estágios analisados. Em *P. cururu*, o frontoparietal já está em plena formação no estágio 37. Em *P. renalis*, *P. boiei*, *P. moratoi* e *P. schirchi* os primeiros ossos a aparecerem são o frontoparietal e o parasfenóide, por volta dos estágios 26-27, e no estágio 34-35 já se consegue observar o início do exoccipital.

3.3.2 Cavidade oral

Teto bucal – O teto bucal (Figs. 20A e C; 21A, D e E; 22A e C; 23A, C e D) tem formato ovóide, sendo mais comprido que largo. A arena pré-nasal tem formato circular em *Proceratophrys cristiceps* e *P. cururu* e parece ser um pouco mais alongada em *P. moratoi* e *P. schirchi*. Em *P. cururu* e *P. schirchi* essa área possui

uma discreta crista transversal, situada a meio caminho entre o bico córneo e as narinas, com algumas papilas em sua extremidade na primeira espécie; adicionalmente, duas a cinco pustulações também são vistas geralmente posterior à crista. Em *P. cururu* e *P. moratoi* parece haver um par de papilas pré-nasais que surge nas paredes laterais no meio da arena pré-nasal, mas que, devido à altura do corte de dissecação, não se pode ter mais detalhes. Em *P. cururu* também pode ser visto o que seria um segundo par de papilas pré-nasais, formado por três a quatro projeções secundárias, situado muito próximo e anterolateralmente às narinas e com cerca da metade de seu comprimento; estrutura semelhante pode ser vista também em *P. schirchi*. As narinas internas são vistas em formato de meia lua, com exceção de *P. cururu*, que aparece bem mais estreita, dando um aspecto de fenda. Estão dispostas formando um ângulo de 45° em relação ao plano transversal em *P. cururu*, *P. cristiceps* e *P. schirchi* e paralelo a esse plano em *P. moratoi*. A parede anterior da narina é curta, pouco espessa e com margem serrilhada ou com pequenas pustulações; a parede posterior é maior, lisa e formando uma pequena aba que se projeta ventralmente, formando uma válvula nasal; em *P. cristiceps*, *P. moratoi* e *P. schirchi* consegue-se ainda ver medianamente uma projeção da válvula nasal (Fig. 20C). Arena pós-nasal curta, equivalendo a no máximo a metade do comprimento da arena pré-nasal. À exceção de *P. cururu*, três ou quatro pustulações são vistas no centro da área. Quatro ou cinco pares de papilas pós-nasais aparecem a meio caminho entre as narinas internas e a crista mediana, essas são alinhadas em forma triangular em *P. schirchi* e transversalmente nas outras espécies, se projetam medialmente e possui suas bordas anteriores serrilhadas. Em *P. cururu* e *P. cristiceps*, os dois pares mais mediais são maiores que os laterais, enquanto que em *P. schirchi* essa relação é inversa e em *P. moratoi* são de tamanhos similares. Em *P. cristiceps*, *P. cururu* e *P. schirchi* surgem algumas papilas alinhadas transversalmente e medialmente na arena pós-nasal imediatamente anterior à crista mediana, essas são em número de duas em *P. cristiceps* e quatro ou cinco em *P. cururu*. Em *P. schirchi* parece haver no mínimo três papilas, mas estas estão quase que completamente encobertas pela crista mediana, ficando difícil a visualização. A crista mediana se projeta sobre a arena pós-nasal e é diferenciada nas quatro

espécies. Em *P. cururu* é pequena e duas formas foram encontradas, a primeira tem aspecto ligeiramente triangular com margem anterior com quatro projeções evidentes e a segunda tem formato retangular com comprimento maior que a largura e margem anterior terminando com três projeções (Figs. 21D e E); em *P. cristiceps* a crista tem formato trapezoidal com a margem anterior irregular; em *P. schirchi* também foram encontradas duas configurações da crista, na primeira o formato é trapezoidal com margem anterior irregular em que se destacam duas projeções maiores, a segunda tem formato de uma lingueta triangular com as margem levemente irregular (Fig. 23C e D). Finalmente em *P. moratoi* a crista mediana é larga e em forma de aba semicircular com a margem anterior levemente serrilhada. Papilas laterais à crista mediana elaboradas, localizadas anterolateralmente à crista e sobre as papilas pós-nasais, sua base é larga e com cinco a seis projeções secundárias que se estendem medialmente a partir das paredes laterais do teto. Arena do teto bucal (BRA) tem formato circular, com exceção de *P. cururu* que é triangular; é delimitada anteriormente pela crista mediana e lateral e posteriormente por 20-25 papilas geralmente inclinadas em direção ao centro da BRA e em menor número posteriormente. Inúmeras pustulações espalhadas uniformemente estão presentes na BRA, em maior número em *P. schirchi*. Pequenas e raras papilas podem ser visualizadas nos lados da parede lateral do teto bucal, lateralmente e fora da BRA. O velum dorsal é relativamente longo e interrompido na linha mediana, com 13-16 papilas presentes em sua margem posteromedial. A zona glandular é interrompida medialmente, sendo mais discreta em *P. moratoi* e mais evidente nas demais espécies; ocupa mais da metade posterior da superfície velar em *P. cururu* e *P. cristiceps* e cerca da metade em *P. schirchi*. As fossetas secretoras dessa zona são densamente distribuídas. Algumas pustulações podem ser vistas medianamente no velum em *P. cururu* e *P. schirchi*.

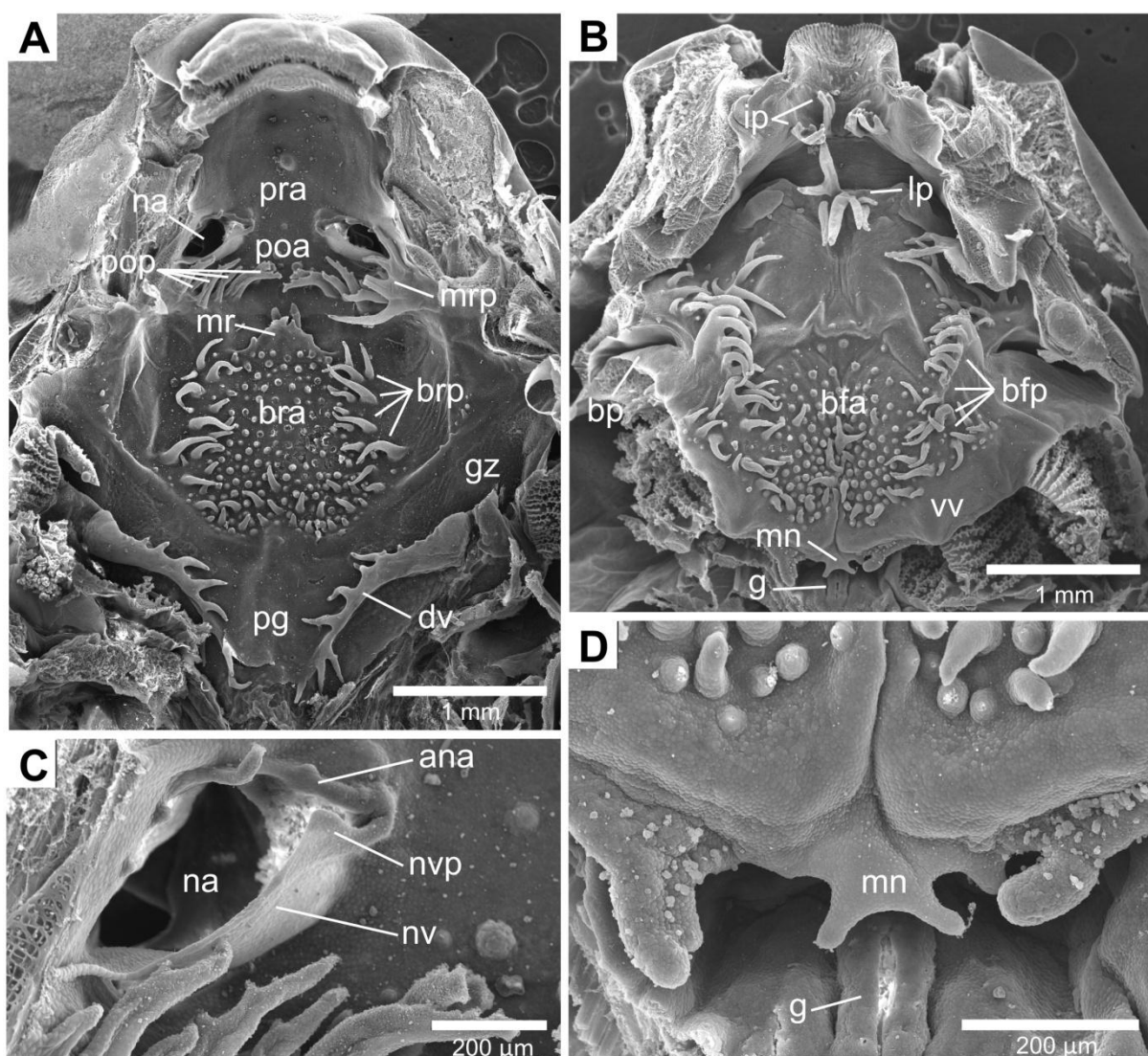


Figura 20 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A) e piso bucais (B), detalhes da narina direita (C) e região posterior do piso bucal (D) de *Proceratophrys cristiceps* (estágio 36; MUFAL 9821). Ana = parede anterior da narina, bfa = arena do piso bucal, bfp = papilas do piso bucal, bp = fenda bucal, bra = arena do teto bucal, brp = papilas do teto bucal, dv = velum dorsal, g = glote, gz = zona glandular, ip = papilas infralabiais, lp = papilas linguais, mn = entalhe medial, mr = crista mediana, mrp = papilas da crista mediana, na = narinas, nv = válvula nasal, nvp = projeção da válvula nasal, pg = abertura posteromedial, poa = arena pós-nasal, pop = papilas pós-nasais, pra = arena pré-nasal, prp = papilas pré-nasais, vv = velum ventral.

Piso bucal – O piso bucal (Figs. 20B e D; 21B e C; 22B e D; 23B) tem formato triangular, com comprimento ligeiramente maior que a largura, com exceção de *P. moratoi*, que é mais largo e com comprimento e largura equivalentes. Dois pares de papilas infralabiais estão presentes, sendo o primeiro par anteromedial, paralelo ao plano mediano e formado por três a quatro pequenas projeções em *P. cristiceps*, *P. moratoi* e *P. schirchi*; e o segundo par localizado posterolateralmente ao primeiro, emergindo das paredes laterais do piso e formado por cinco a seis projeções secundárias digitiformes, sua base é larga em *P. schirchi* e mais estreita em *P. moratoi*. Em *P. cururu*, esses dois pares de papilas se diferenciam das demais espécies pelo seu grande tamanho, chegando a ser duas vezes maior e com as projeções do segundo par alcançando as papilas linguais posteriormente. Seis papilas linguais são encontradas em *P. moratoi* e quatro nas demais espécies, estas estão alinhadas transversalmente e podem ser visualizadas sobre o primórdio lingual na região anteromedial do piso bucal. A maioria dessas papilas possuem as terminações bifurcadas e em *P. schirchi* suas margens são levemente serrilhadas. A arena do piso bucal (BFA) é grande e com forma triangular em *P. schirchi* e menor e em forma de U nas demais espécies, são rodeadas lateral e posteriormente por 35-45 papilas em *P. cururu* e *P. cristiceps* e por 18-24 papilas em *P. moratoi* e *P. schirchi*. Inúmeras pustulações, que aumentam em número anteroposteriormente, estão espalhadas uniformemente na BFA, em *P. cururu* elas estão em menor número enquanto que em *P. schirchi* estão em número maior. Entre essas pustulações, encontram-se 9-18 papilas dispersas aleatoriamente. Cerca de quatro a cinco papilas e igual número de pustulações ainda são vistas posterolateralmente e fora da BFA. As bolsas bucais possuem formato de fenda (comprimento nove vezes maior que a largura) e são quase que transversalmente orientadas. Em *P. cururu* há cerca de sete a 10 papilas pré-bolsais grandes, juntamente com três a quatro papilas menores, enquanto que nas demais espécies são visualizadas apenas duas a três papilas pré-bolsais de tamanho médio. A superfície velar equivale a 1/10 do piso bucal e tem sua margem posterior medial apresentando duas a três projeções digitiformes em *P. cristiceps* e cinco a sete nas demais espécies. Em *P. cristiceps* uma fissura mediana pode ser vista dividindo a superfície velar em direita e

esquerda (Fig. 20D). Um entalhe medial pode ser visto em *P. cristiceps* e *P. moratoi*; fossetas secretoras são vistas apenas na borda do velum e nas projeções em *P. cururu*, *P. moratoi* e *P. schirchi*.

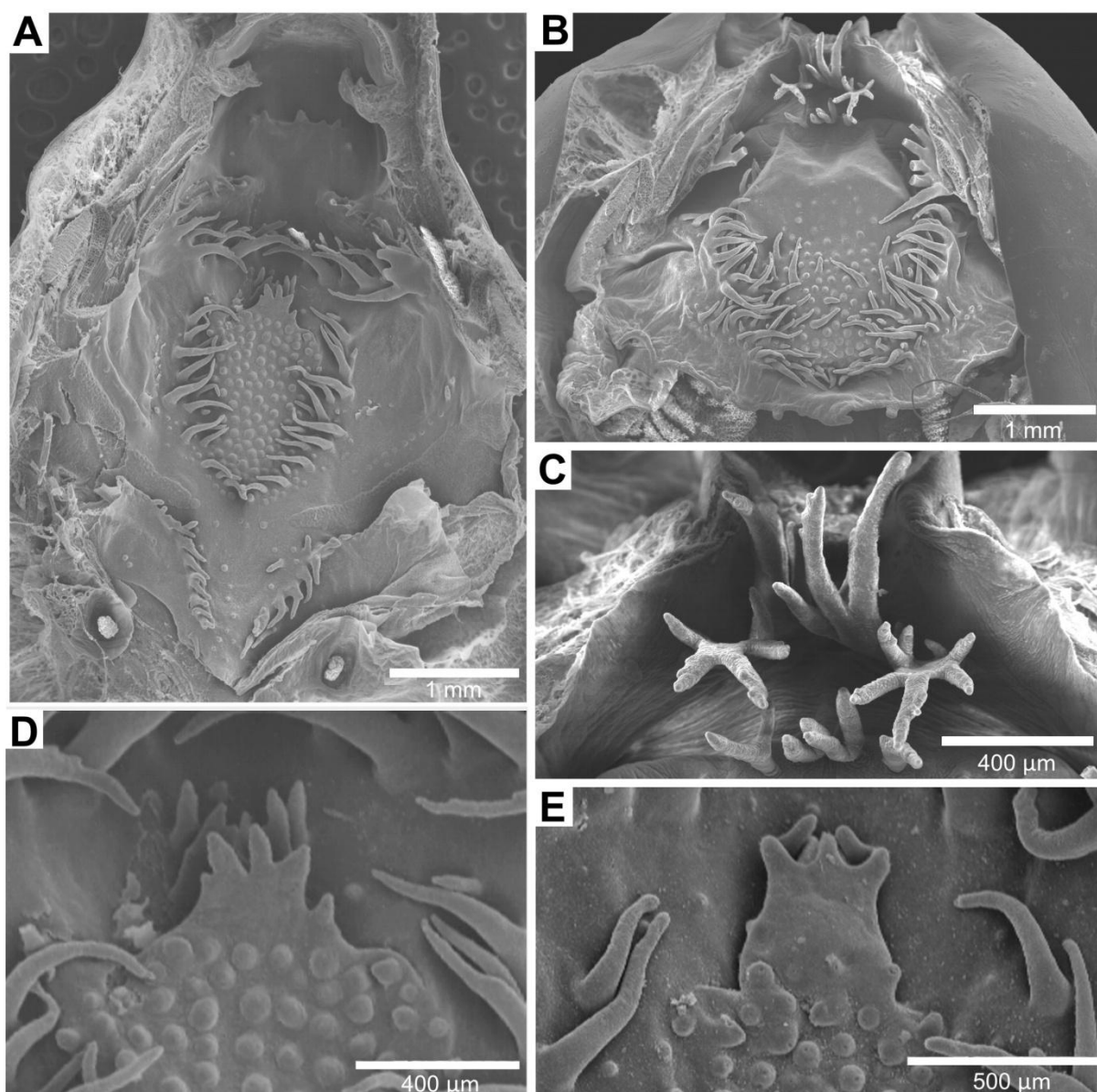


Figura 21 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A) e piso bucais (B), detalhe das papilas infralabiais (C) e crista mediana (D) de *Proceratophrys cururu* (estágio 34; MUFAL 10589) e variação do formato da crista mediana (E) em outro indivíduo da mesma espécie (estágio 36; MUFAL 10589).

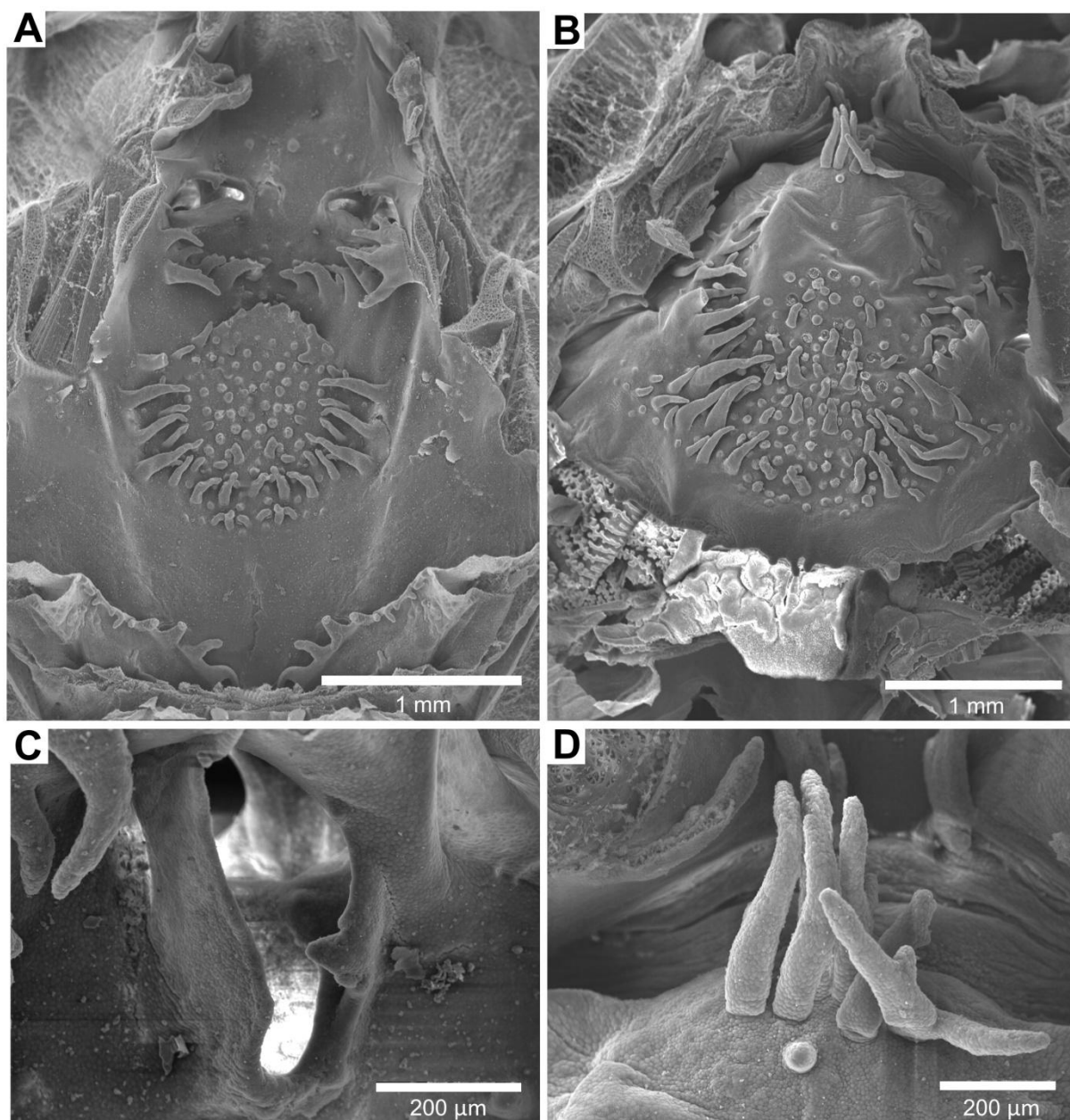


Figura 22 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A) e piso bucais (B), detalhe da narina direita (C) e papilas linguais (D) de *Proceratophrys moratoi* (estágio 35; L 15).

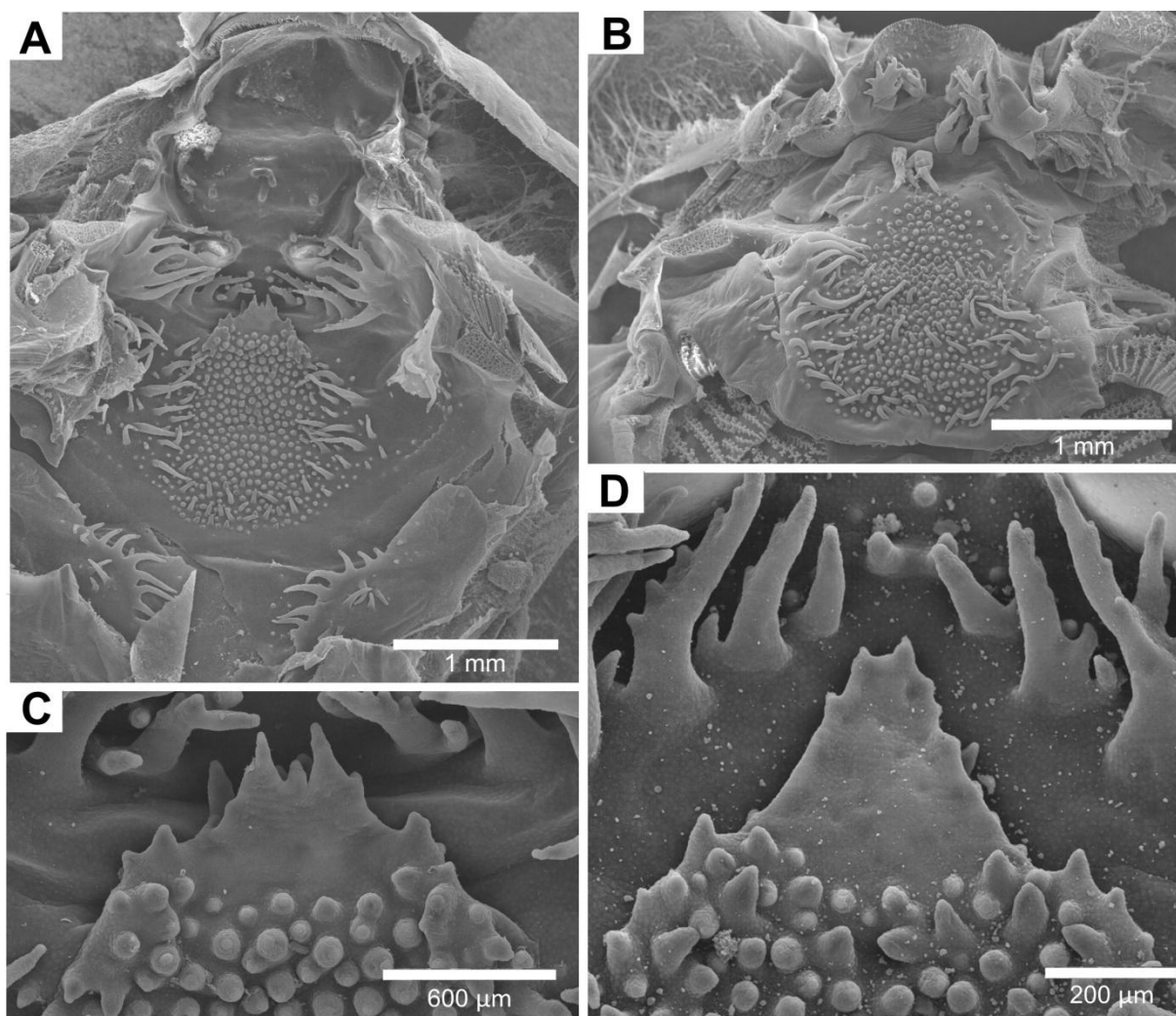


Figura 23 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto (A) e piso bucais (B), detalhe da crista mediana (C) de *Proceratophrys schirchi* (estágio 26; MUFAL 9824) e variação do formato da crista mediana (D) em outro indivíduo da mesma espécie (estágio 26; MUFAL 9824).

3.4 Discussão

3.4.1 Condrocrânio

Até o momento nenhuma espécie de *Proceratophrys* teve seu condrocrânio descrito. O condrocrânio das seis espécies aqui tratadas apresentou uma morfologia geral similar, possibilitando reuni-las pelo seguinte conjunto de caracteres: (1) cartilagem suprarrostral tetrapartida, com dois corpos unidos ventralmente e cada

corpo ligado dorsolateralmente a uma ala; (2) presença do *processus lateralis trabeculae*; (3) presença de *processus pseudopyterigoideus*; (4) união “tipo baixa” do *processus ascendens* à cartilagem orbital; (5) presença de uma *comissura quadratoorbitalis*; (6) presença de *processus lateralis hialis*; (7) *processus branquialis* “aberto”; e (8) quarta espícula modificada na forma de uma pequena placa de cartilagem. Padrões conservativos parecem ser comuns quando se analisa a variação condrocranial em anuros em nível específico (e.g. D'Heursel e De Sá, 1999; Formas e Brievias, 2004; Vera Candioti, 2008; Larson, 2008). Haas (2003) obteve estados de caracteres praticamente idênticos em espécies dos gêneros *Phyllomedusa* e *Pseudis*, só encontrando variação significativa acima desse nível hierárquico. Contudo, esses e outros trabalhos (Lavilla e De Sá, 2001; Aguilar e Venegas, 2007) têm identificado caracteres sinapomórficos úteis no entendimento das relações filogenéticas e no diagnóstico taxonômico de gêneros e espécies de anuros.

Em *Proceratophrys*, algumas variações de caracteres corroboraram os grupos de espécies já propostos. *Proceratophrys renalis* e *P. boiei* (grupo *boiei*) apresentaram condrocânios virtualmente idênticos, diferenciando-se das outras espécies pelo curto e pouco condrificado *processus pseudopterigoideus* (equivalendo a 6% do comprimento do condrocânio). Dificuldades de distinção dessas duas espécies também foram encontradas na morfologia externa dos girinos (Nascimento et al., 2010). Até recentemente, esses dois táxons eram considerados uma única espécie (*P. boiei*), Prado e Pombal (2008) então revalidaram *P. renalis* da sinonímia para as populações do nordeste do Brasil a partir de diferenças craniais observadas nos adultos e deixaram o epíteto *boiei* para as populações do sudeste. Tais diferenças também foram corroboradas cariotipicamente (Ananias et al., 2007) e bioacusticamente (Santana et al., 2011). Vera Candioti (2008) encontrou padrão conservativo semelhante em girinos de *Telmatobius* a despeito das diferenças dos adultos e hipotetizou que tal fato se deveria a eventos recentes de especiação. Estudos futuros poderão dizer se fenômeno semelhante está ocorrendo em *P. renalis* e *P.boiei*.

Espécies de *Proceratophrys* do grupo *cristiceps* (*P. cristiceps* e *P. moratoi*) apresentaram o condrocrânio mais longo, o palatoquadrado com largura uniforme (palatoquadrado expandido posteriormente nas demais espécies) e compartilharam um maior tamanho do *processus pseudopterigoideus* (8% do comprimento do condrocrânio). Adicionalmente, estas duas espécies e *P. schirchi* (sem grupo) compartilharam um *processus pseudopyterigoideus* maior que nas demais espécies (8% contra 6% do comprimento total). Entretanto, *P. cururu*, também pertencente ao grupo *cristiceps*, se diferenciou de todas as outras espécies (1) pela variação no padrão tetrapartido da cartilagem suprarrostral, com os dois corpos mais delgados e unidos, ventral e dorsomedialmente, (2) pelas *cornua trabeculae* mais curtas e largas, (3) pela terminação posterolateral do palatoquadrado mais larga e (4) por possuir um *processus anterolaterais* da crista parótica mais conspícuo. Todas essas características resultam em um condrocrânio mais compacto e robusto. Apesar de não haver informações sobre a dieta de girinos de *P. cururu*, sabe-se que muitas variações de condrocrânios podem ser determinadas por adaptações alimentares (De Sá, 1994). Características como o encurtamento das *cornua trabeculae*, cartilagens infrarrostrais e ceratohiais mais robustas e ceratobranquiais curtos são indicativos de dieta macrófaga (Larson e De Sá, 1998; Vera Candiotti, 2007). Ademais, Eterovick e Barros (2003) encontraram evidências de plasticidade comportamental no uso do microhabitat em girinos de *P. cururu*, o que pode sugerir uma similar flexibilidade na dieta dessa espécie.

Proceratophrys moratoi, também pertencente ao grupo *cristiceps*, foi recentemente alocada em *Proceratophrys* baseado em evidências moleculares (Amaro et al., 2009). Essa espécie foi descrita originalmente como membro de *Odontophrynus* (Jim e Caramaschi, 1980) a partir de caracteres osteológicos dos adultos, porém os autores já chamariam a atenção para o fato de que alguns caracteres de morfologia externa seriam associados à *Proceratophrys*, o que também foi sugerido pela morfologia externa da larva (Rossa-Feres e Jim, 1996). Condrocrânios de *Odontophrynus* são conhecidos para *O. americanus*, *O. maisuma*, *O. carvalhoi*, *O. cultripes*, *O. achalensis* e *O. lavillai* (Fabrezi e Vera, 1997; Haas, 2003; capítulo 2). O condrocrânio de *P. moratoi* apresentou como característica

diferencial dos demais *Proceratophrys* e de *Odontophrynus* um maior grau de afastamento entre si das *cornua trabeculae*. Além disso, em *P. moratoi* não se observou a presença de um *tectum parientale*, caráter que parece ser compartilhado por *Odontophrynus* e que reforça a alocação da espécie em *Proceratophrys*. Outro caráter que separa os dois gêneros é a diferença de tamanho, *Proceratophrys* parece ter um condrocânio em média menor que em *Odontophrynus* (7,0 mm, estágios 26-38, contra 10 mm, estágios 28-38).

Proceratophrys schirchi é uma espécie que, devido a caracteres morfológicos do adulto, não é considerada pertencente a nenhum grupo (Prado e Pombal, 2008, Teixeira Junior et al., 2012). O condrocânio dessa espécie pode ser diferenciado das demais por possuir a cartilagem suprarrostral com o corpo e ala unidos ventralmente por uma delgada ponte de cartilagem. Segundo Sokol (1981) e Fabrezi e Vera (1997), a cartilagem suprarrostral possui uma origem ontogenética tetrapartida e as fusões características ventral corpo-corpo e dorsal corpo-ala ocorrem no decorrer do desenvolvimento. Fusões extras dessa estrutura, como em *P. schirchi* e *P. cururu*, podem ser consideradas como caracteres derivados. *Proceratophrys schirchi* também se distinguiu das outras espécies pelo fato de um dos indivíduos analisados (MCNAM 6174; estágio 38) apresentar o *processus anterolateralis* da crista parótica alongado, com sua extremidade chegando a se fundir com a região posterolateral do palatoquadrado, caracterizando um *processus opticus* larval. Essa estrutura também foi encontrada em indivíduos de uma das duas populações estudadas de *Odontophrynus carvalhoi* (capítulo 2) e especulou-se se essa variação poderia representar uma variação intraespecífica ou um táxon não descrito. O fato desse processo só ter sido encontrado em um indivíduo de *P. schirchi* favorece a primeira hipótese. O *processus opticus* larval ocorrem em muitos taxa de anuros (e.g., Lavilla e De Sá, 1999; Alcalde e Rosset, 2003; Alcalde e Barg, 2006; Barrasso et al., 2012) e seu significado filogenético e funcional ainda é desconhecido (Haas, 1995).

Sokol (1981) classificou a altura de conexão do *processus ascendens* à cartilagem orbital tomando como referência a posição do *foramem oculomotorium*. Assim, na conexão tipo “alta” o *processus ascendens* se une a cartilagem orbital em

uma posição acima do referido forame, na conexão “intermediária” a união ocorre ao nível do forame e no tipo “baixa”, a conexão acontece abaixo do forame. Ainda segundo o autor, há tipos intermediários entre esses três caracteres e a condição “baixa” seria a mais derivada, tal como ocorre em *Proceratophrys*. Haas (2003) argumentou que esse caráter parece ser contínuo, hipótese que pôde ser corroborada em *Proceratophrys*, uma vez que se pode identificar espécies claramente com o padrão tipo “baixo”, como em *P. cururu* e *P. boiei*, até padrões que chegam a se aproximar um pouco do tipo “intermediário” como em *P. cristiceps* e *P. renalis*.

Finalmente, alguns outros caracteres de condrocrânio que se mostram variáveis intraespecificamente em muitas taxa, entre eles a presença do *processus posterolateral* da crista parótica e a presença da cópula anterior (cartilagem basiial) localizada anterior a *pars reuniens* (Larson et al., 2003; Haas, 1995; Larson, 2008) também se apresentaram variáveis em *Proceratophrys*, devendo, por isso, ser utilizadas com cautela em estudos filogenéticos.

3.4.2 Cavidade oral

De Sá e Langone (2002) estabeleceram algumas características comuns à cavidade oral de *Proceratophrys* para as espécies até então conhecidas (*P. appendiculata*, *P. avelinoi* e *P. boiei*). Baseado nos achados do presente estudo e em trabalhos anteriores (Vieira et al., 2007; Nascimento et al., 2010; Tabela 3) ao menos duas características (a presença de uma quantidade extensa de pustulações na BFA e na BRA e a presença de quatro papilas linguais grandes) definidas por De Sá e Langone (2002) não seriam mais aplicáveis ao gênero. Com isso, a cavidade oral do gênero pode ser reconhecida agora pela seguinte combinação de caracteres: (1) a presença de papilas grandes e atenuadas no teto e piso bucal (2) dois a seis pares de papilas pós-nasais; (3) duas a cinco papilas imediatamente anteriores à crista mediana; (4) papilas laterais a crista larga, com duas a oito projeções secundárias; (5) velum dorsal relativamente longo e interrompido medialmente; (6) zona glandular dorsal interrompida medialmente e (7) três a seis papilas linguais podendo ser bifurcadas ou não.

Vieira et al. (2007) descreveram a cavidade oral de *P. cristiceps* a partir de uma população do município de São João do Cariri, estado da Paraíba, nordeste do Brasil. Algumas características reportadas por esses autores diferiram da descrita aqui para essa espécie proveniente de uma população do município do Morro do Chapéu, Bahia (em parênteses): presença de quatro papilas pós-nasais, sendo o par anteromedial curto e o par posterolateral longo (sete a oito papilas pós-nasais, sendo as mais mediais pouco maiores que as mais laterais), papilas laterais à crista com duas longas projeções e quatro a cinco papilas curtas na margem anterior de uma dessas projeções (papilas com quatro longas projeções secundárias lisas, em forma de mão), BRA rodeada por cerca de 10 papilas (20-25 papilas), presença de três papilas linguais (quatro papilas linguais), ausência de entalhe mediano (presença). Diferenças interpopulacionais em características da cavidade oral também foram reportadas, por exemplo, para *Hypsiboas andinus*, *H. caingua* e *H. faber* (Kolenc et al., 2008) o que foi considerado pelos autores como provável variação intraespecífica. Os caracteres diagnósticos de *P. cristiceps* foram recentemente redefinidos, sua distribuição geográfica foi revista e espécimes até então consideradas como pertencentes a *P. cristiceps* foram erigidas como novas espécies (Cruz et al., 2012). As informações disponíveis no momento ainda não permitem afirmar se essas diferenças na cavidade oral correspondem a variações intraespecíficas ou se seriam táxons distintos.

Alguns caracteres da cavidade oral variaram interespecificamente e, como ocorreu com os condrocânios, sua distributividade nem sempre se mostrou congruente com os agrupamentos morfológicos das espécies já estabelecidos por similaridade dos caracteres externos dos adultos. As papilas pós-nasais apresentaram tamanhos e arranjos diversificados, em *P. renalis* (Nascimento et al., 2010), *P. cururu* e *P. cristiceps* essas papilas ocorrem em número de seis a 12 alinhadas transversalmente, sendo as papilas mais mediais pouco maiores que as laterais; em *P. schirchi* e *P. cristiceps* de São João do Cariri (Vieira et al., 2007) essa relação é inversa; já em em *P. appendiculata* (Wassersug e Heyer, 1988) e *P. moratoi* todas tem tamanhos similares e em *P. avelinoi* as papilas pós-nasais formam um triângulo com o ápice dirigido anteriormente.

Segundo Wassersug e Heyer (1988) variações da crista mediana são de difícil significado funcional e filogenético. Em seu levantamento, eles concluíram que detalhes da crista são frequentemente muito similares entre espécies de um mesmo gênero. A variabilidade de formato da crista encontrado em *Proceratophrys* não corroborou essa assertiva e está de acordo com resultados equivalentes encontrados em outros gêneros de Hyloidea como *Physalaemus* (Ruggeri e Weber, 2012; Provete et al., 2011). O formato de crista mais comum encontrado foi o trapezoidal (*P. appendiculata*, *P. avelinoi*, *P. boiei*, *P. renalis*, *P. cristiceps*; presente estudo; Wassersug e Heyer, 1988; De Sá e Langone, 2002; Nascimento et al., 2010), uma crista larga semicircular foi compartilhada por *P. cristiceps* de São João do Cariri (Vieira et al., 2007) e *P. moratoi*. Em *P. cururu* e *P. schirchi* foram observadas variações individuais no formato da crista, na primeira espécie foram encontradas o formato triangular e retangular enquanto que em *P. schirchi* se observou o formato trapezoidal e triangular.

Em *Proceratophrys*, o número de papilas linguais variou de quatro (mais comum) a seis papilas em *P. renalis* e *P. moratoi* (presente estudo; Nascimento et al., 2010). Em *P. cristiceps* de São João do Cariri foram encontrados três papilas linguais (Vieira et al., 2007). O número de papilas linguais é considerado de importância sistemática devido à baixa variabilidade geral observada, inclusive quantidades ímpares são consistentes dentro de espécies (Wassersug e Heyer, 1988). *Proceratophrys cururu*, por sua vez, se diferenciou por apresentar os dois pares de papilas infralabiais com o dobro do tamanho das demais espécies e a BRA de formato triangular (circular nas demais). Papilas grandes e longas são geralmente encontradas em espécies de correnteza que se alimentam no fundo da água (Wassersug, 1980), sabe-se que girinos de *P. cururu* são encontrados em riachos e possuem características bentônicas (Eterovick e Sazima, 1998; Eterovick e Fernandes, 2001).

A cavidade oral de *Proceratophrys* possui o aspecto geral muito semelhante aos outros dois gêneros da família Odontophrynidae. Entretanto algumas diferenças podem ser notadas. Em relação à *Odontophrynus* (capítulo 2; Wassersug e Heyer, 1988), *Proceratophrys* pode ser diferenciado (caracteres de *Odontophrynus* em

parênteses), pela crista mediana ser em geral mais curta (mais larga), papilas laterais à crista formada por cinco a seis projeções digitiformes (duas a cinco projeções) e superfície velar equivalendo a cerca de 1/10 do piso bucal (cerca de 1/5 ou 1/6). Quanto à *Macrogenioglottus* (Wassersug e Heyer, 1988), *Proceratophrys* se destaca por possuir as papilas linguais de tamanhos similares (papilas linguais de tamanhos diferentes em *Macrogenioglottus*). Além disso, *Proceratophrys* foi o único gênero que apresentou a zona glandular dorsal interrompida medialmente (nos outros dois gêneros essa zona é contínua medialmente), o que poderia fazer desse caráter um candidato a sinapomorfia do gênero.

Tanto a estrutura do condrocrânio quanto da cavidade oral das larvas de *Proceratophrys* analisadas aqui apresentaram um grau de variabilidade interespecífica importante, sendo fundamental o conhecimento dessas estruturas nas demais espécies do gênero e a determinação dos estados destes caracteres em futuros estudos filogenéticos. Alguns dos agrupamentos fenéticos propostos para o gênero não foram reconhecidos, corroborando em parte com hipóteses filogenéticas baseada em dados moleculares (Amaro et al., 2009, Pyron e Wiens, 2011; Teixeira Junior et al., 2012). Alguns caracteres mostraram-se úteis na diagnose de algumas espécies e outros, como a interrupção medial da zona glandular dorsal, podem ser prováveis sinapomorfias do gênero.

Tabela 3 – Comparação de alguns caracteres da cavidade oral entre espécies de *Proceratophrys*.

Espécie	Formato do teto bucal	Presença de crista na arena pré-nasal	Nº de papilas pós-nasais	Nº de papilas anterior à crista mediana	Formato da crista mediana	Nº de projeções das papilas laterais à crista	Formato da BRA	Nº de papilas infralabiais	Nº de papilas linguais	Formato da BFA	Entalhe medial
<i>P. appendiculata</i> ^a	diamante	sim	11	2*	trapezoidal	4-5*	coração	4	4	forma de W	não
<i>P. avelino</i> ^b	circular	sim	9-10*	2*	trapezoidal	?	circular	4	4	forma de U	não
<i>P. boiei</i> ^a	circular*	?	?	?	trapezoidal	4-5*	forma de U	4	4	ovóide	não
<i>P. cristiceps</i> ^c	triangular	sim	4	?	semicircular	6-8*	forma de U*	4	3	triangular	não*
<i>P. cristiceps</i> ^e	ovóide	não	7-8	2	trapezoidal	5-6	circular	4	4	forma de U	sim
<i>P. cururu</i> ^e	ovóide	sim	12	4-5	triangular/ retangular	5-6	triangular	4	4	forma de U	não
<i>P. morato</i> ^e	ovóide	não	8	?	semicircular	5-6	circular	4	6	forma de U	sim
<i>P. renalis</i> ^d	circular	sim	6	2-3	trapezoidal*	4*	circular	2	6	forma de U	sim
<i>P. schirchi</i> ^e	ovóide	sim	10	3	trapezoidal/triangular	5-6	circular	4	4	triangular	não

^a = Wassersug e Heyer (1988)

^b = De Sá e Langone (2002)

^c = Vieira et al. (2007)

^d = Nascimento et al. (2010)

^e = presente estudo

* = caracteres inferidos a partir das ilustrações, mas não citado no texto pelos autores

Referências

- Aguilar C, Siu-Ting K, Venegas PJ. 2007. The rheophilous tadpole of *Telmatobius atahualpai* Wiens, 1993 (Anura: Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology* 2:165–174.
- Alcalde L, Barg M. 2006. Chondrocranium and cranial muscle morphology in *Lysapsus* and *Pseudis* tadpoles (Anura: Hylidae: Hylinae). *Acta Zool-Stockholm* 87:91–100.
- Alcalde L, Candiotti FV, Kolenc F, Borteiro C, Baldo D. 2011. Cranial anatomy of tadpoles of five species of *Scinax* (Hylidae, Hylinae). *Zootaxa* 2787:19–36.
- Alcalde L, Rosset, SD. 2003. Descripción y comparación del condrocraáneo en larvas de *Hyla raniceps* (Cope, 1862), *Scinax granulatus* (Peters, 1871) y *Scinax squalirostris* (A. Lutz, 1925) (Anura: Hylidae). *Cuad Herpetol* 17:33–49.
- Amaro RC, Pavan D, Rodrigues MT. 2009. On the generic identity of *Odontophrynus moratoi* Jim & Caramaschi, 1980 (Anura, Cycloramphidae). *Zootaxa* 2071:61–68.
- Ananias F, Modesto ADS, Mendes SC, Napoli MF. 2007. Unusual primitive heteromorphic ZZ/ZW sex chromosomes in *Proceratophrys boiei* (Anura, Cycloramphidae, Alsodinae), with description of C-band interpopulational polymorphism. *Hereditas* 144:206–212.
- Ávila RW, Kawashita-Ribeiro RA, Morais DH. 2011. A new species of *Proceratophrys* (Anura: Cycloramphidae) from western Brazil. *Zootaxa* 2890:20–28.
- Ávila RW, Pansonato A, Strüssmann C. 2012. A new species of *Proceratophrys* (Anura: Cycloramphidae) from Midwestern Brazil. *J Herpetol* 46: 466–472.
- Barrasso DA, Alcalde L, Martinazzo LB, Basso NG. 2012. External Morphology, Chondrocranium, Cranial Muscles, and Buccopharyngeal Features of Tadpoles of *Pleurodema thaul* (Anura: Leiuperidae): a Comparison with *P. bufoninum*. *Herpetologica* 68: 48–59.
- Canatella D. 1999. Architecture. Cranial and axial musculoskeleton. In: McDiarmid RW, Altig R, editors. *Tadpoles. The biology of anuran larvae*. Chicago: University of Chicago Press. p 52–91.
- Cruz CAG, Nunes I, Juncá FA. 2012. Redescription of *Proceratophrys cristiceps* (Müller, 1883) (Amphibia, Anura, Odontophrynidae), with Description of Two New Species without Eyelid Appendages from Northeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology* 7:110–122.

- D'Heursel A, De Sá R. 1999. Comparing the tadpoles of *Hyla geographica* and *Hyla semilineata*. J Herpetol 33:353–361.
- D'Heursel A, Haddad CFB. 2007. Anatomy of the oral cavity of hylid larvae from the genera *Aplastodiscus*, *Bokermannohyla*, and *Hypsiboas* (Amphibia, Anura): description and systematic implications. J Herpetol 41:458–468.
- De Sá RO, Hill S. 1998. Chondrocranial anatomy and skeletogenesis in *Dendrobates auratus* (Anura: Dendrobatidae). J Herpetol 32:205–210.
- De Sá RO. 1994. Chondrocranial structure and adaptations in anuran larvae. J Morphol 220:341.
- De Sá, RO, Langone J. 2002. The tadpole of *Proceratophrys avelinoi* (Mercadal de Barrio and Barrio, (Anura: Leptodactylidae). J Herpetol 36: 490–494.
- Dingerkus G, Uhler LD. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technol 52:229–232.
- Duellman WE, Trueb L. 1994. Biology of Amphibians, 2nd ed. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press. 670 pp.
- Eterovick PC, Barros IS. 2003. Niche occupancy in south-eastern Brazilian tadpole communities in montane meadow streams. J Trop Ecol 19:439–448.
- Eterovick PC, Fernandes GW. 2001. Tadpole distribution within montane meadow streams at Serra do Cipó, southeastern Brazil: ecological or phylogenetic constraints? J Trop Ecol 17:683–693.
- Eterovick PC, Sazima I. 1998. New species of *Proceratophrys* (Anura: Leptodactylidae) from southeastern Brazil. Copeia 1998:159–164.
- Fabrezi M, Vera R. 1997. Caracterización morfológica de larvas de anuros del nordeste Argentino. Cuad Herpetol 11:37–49.
- Fatorelli P, Costa PN, Laia RC, Almeida-Santos M, Van Sluys M, Rocha CFD. 2010. Description, microhabitat and temporal distribution of the tadpole of *Proceratophrys tupinamba* Prado and Pombal, 2008. Zootaxa 2684:57–62.
- Formas JR, Brieva LM. 2004. The tadpoles of *Alsodes vanzolinii* and *A. verrucosus* (Anura: Leptodactylidae) with descriptions of their internal oral and chondrocranial morphology. Amphibia-Reptilia 25:151–164.
- Frost DR. 2013. Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 5.6 (20 January, 2013). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>. New York, USA: American Museum of Natural History.

- Giaretta AA, Bernarde PS, Kokubum MNC. 2000. A New Species of *Proceratophrys* (Anura: Leptodactylidae) from the Amazon Rain Forest. *J Herpetol* 34:173–178.
- Giaretta AA, Sazima I. 1993. Nova espécie de *Proceratophrys* Mir. Rib. do Sul de Minas Gerais, Brasil (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Rev Bras Biol* 53:13–19.
- Gosner KL. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183–190.
- Haas A, Richards SJ. 1998. Correlations of cranial morphology, ecology, and evolution in Australian suctorial tadpoles of the genera *Litoria* and *Nyctimystes* (Amphibia: Anura: Hylidae: Pelodyadinae). *J Morphol* 238:109–141.
- Haas A. 1995. Cranial features of dendrobatid larvae (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *J Morphol* 224:241–264.
- Haas A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics* 19:23–89.
- Isecksohn E, Cruz CAG, Peixoto OL 1979. Notas sobre o girino de *Proceratophrys boiei* (Wied) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Revta Bras Biol* 39:233–236.
- Izecksohn E, Carvalho-e-Silva SP, Deiss I. 2005. O osteocrânio de *Proceratophrys boiei* (Wied-Neuwied), *P. appendiculata* (Günther), *P. melanopogon* (Miranda-Ribeiro) e *P. laticeps* Izecksohn & Peixoto (Anura, Leptodactylidae). *Revta Bras Zool* 22:225–229.
- Kolenc F, Borteiro C, Alcalde L, Baldo D, Cardozo D, Faivovich J. 2008. Comparative larval morphology of eight species of *Hypsiboas* Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from Argentina and Uruguay, with a review of the larvae of this genus. *Zootaxa* 1927:1–66.
- Kwet A, Faivovich J. 2001. *Proceratophrys bigibbosa* species group (Anura, Leptodactylidae), with description of a new species. *Copeia* 2001:203–215.
- Larson PM, de Sá RO, Arrieta D. 2003. Chondrocranial, hyobranchial and internal oral morphology in larvae of the basal bufonid genus *Melanophryniscus* (Amphibia: Anura). *Acta Zool* 84:145–154.
- Larson PM, de Sá RO. 1998. Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (Leptodactylidae: Leptodactylinae): its utility in phylogenetic reconstruction. *J Morphol* 238:287–305.
- Larson PM. 2002. Chondrocranial development in larval *Rana sylvatica* (Anura: Ranidae): a morphometric analysis of cranial allometry and ontogenetic shape change. *J Morphol* 252:131–144.

- Larson PM. 2004. Chondrocranial morphology and ontogenetic allometry in larval *Bufo americanus* (Anura, Bufonidae). *Zoomorphology* 123:95–106.
- Larson PM. 2005. Ontogeny, phylogeny, and morphology in anuran larvae: a morphometric analysis of cranial development and evolution in *Rana* larvae (Anura: Ranidae). *J Morphol* 264:34–52.
- Larson PM. 2008. The chondrocrania of North American *Rana* larvae (Anura: Ranidae): a morphological comparison. *Acta Zool-Stockholm* 89:279–288.
- Lavilla EO, De Sá RO. 2001. Chondrocranium and visceral skeleton of *Atelopus tricolor* and *Atelophryniscus chrysophorus* (Anura: Bufonidae) tadpoles. *Amphibia-Reptilia* 22:167–177.
- Lavilla EO, De Sá RO. 1999. Estructura del condrocraqueo y esqueleto visceral de larvas de *Pseudis minuta* (Anura: Pseudidae). *Alytes*, 16:139–147.
- Maglia AM, Pugener LA, Trueb L. 2001. Comparative development of anurans: Using phylogeny to understand ontogeny. *Amer Zool* 41:538–551.
- Martins LB, Giaretta AA. 2011. A new species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro (Amphibia: Anura: Cycloramphidae) from central Brazil. *Zootaxa* 2880:41–50.
- McDiarmid RW, Altig R. 1999. Introduction: the tadpole arena. In: McDiarmid RW, Altig R, editors. *Tadpoles. The biology of anuran larvae*. Chicago: University of Chicago Press. p 1–6.
- Napoli MF, Cruz CAG, Abreu RO, Del-Grande ML. 2011. A new species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro (Amphibia: Anura: Cycloramphidae) from the Chapada Diamantina, State of Bahia, northeastern Brazil. *Zootaxa* 3133: 37–49.
- Nascimento FAC, Lisboa BS, Skuk GO, De Sá RO. 2010. Description of the tadpole of *Proceratophrys renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Anura: Cycloramphidae). *South American Journal of Herpetology* 5:241–248.
- Noble GK. 1926. The importance of larval characters in the classification of South African Salientia. *American Museum Novitates*, 237:1–10.
- Orton G. 1953. The systematics of vertebrate larvae. *Syst Zool* 2:63–75.
- Orton G. 1957. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. *Syst Zool* 6:79–86.
- Peixoto OL, Cruz CAG, Izecksohn E, Carvalho-e-Silva SP. 1984. Notas sobre o girino de *Proceratophrys precrenulata* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Arquivos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro* 7:83–86.

- Peixoto OL, Cruz, CAG. 1980. Observações sobre a larva de *Proceratophrys appendiculata* (Günther, 1873) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Revta Bras Biol* 40:491–493.
- Peixoto OL, Izecksohn E, Cruz CAG. 1981. Notas sobre o girino de *Proceratophrys laticeps* Izecksohn & Peixoto (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Revta Bras Biol* 41:553–555.
- Prado GM, Pombal JP. 2008. Espécies de *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 com apêndices palpebrais (Anura; Cycloramphidae). *Arquivos de Zoologia* 39: 1–85.
- Provete DB, Garey MV, Dias NYN, Rossa-Feres DC. 2011. The tadpole of *Physalaemus moreirae* (Anura: Leiuperidae). *Herpetologica* 67: 258–270.
- Púgener LA, Maglia AM, Trueb L. 2003. Revisiting the contribution of larval characters to an analysis of phylogenetic relationships of basal anurans. *Zool J Linn Soc* 139:129–155.
- Pyron R A, Wiens JJ. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia with over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Mol Phylogenet Evol* 61: 543–583.
- Rossa-Feres DC, Jim J.1996. Tadpole of *Odontophrynus moratoi* (Anura: Leptodactylidae). *J Herpetol* 30:536–539.
- Ruggeri J., Weber LN. 2012. A survey of the internal oral features and external morphology of *Physalaemus* larvae (Anura, Leptodactylidae). *Zootaxa* 3200:1–26.
- Santana DJ, Rodrigues R, Albuquerque RL, Laranjeiras, DO, Protázio AS, França FGR, Mesquita DO. 2011. The advertisement call of *Proceratophrys renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Amphibia: Anura: Cycloramphidae). *Zootaxa* 2809:67–68.
- Sokol OM. 1981. The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. *J Morphol* 169:161–183.
- Sokol OM.1975. The phylogeny of anuran larvae: a new look. *Copeia* 1975:1–23.
- Starrett PH. 1973. Evolutionary patterns in larval morphology. In: Vial JL, editor. *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. Univ. Columbia: Missouri Press. p. 251–271.
- Swart CC, De Sá RO. 1999. The chondrocranium of the Mexican burrowing toad, *Rhinophrynus dorsalis*. *J Herpetol* 33:23–28.
- Teixeira Junior MT, Amaro RC, Recoder RS, Vechio FD, Rodrigues MT. 2012. A new dwarf species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura, Cycloramphidae) from the highlands of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Zootaxa*, 3551:25–42.

- Trueb L, Diaz R, Blackburn DC. 2011. Osteology and chondrocranial morphology of *Gastrophryne carolinensis* (Anura: Microhylidae), with a review of the osteological diversity of New World microhylids. *Phyllomedusa*,10: 99–135.
- Vera Candiotti M. F. 2008. Larval Anatomy of Andean tadpoles of *Telmatobius* (Anura: Ceratophryidae) from Northwestern Argentina. *Zootaxa* 1938: 40–60.
- Vera Candiotti MF. 2006. Morfología larval de *Chiasmocleis panamensis*, con comentarios sobre la variabilidad morfológica interna en renacuajos de Microhylidae (Anura). *Alytes* 24:91–108.
- Vera Candiotti MF. 2007. Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: Systematic relevance and correlation with feeding habits. *Zootaxa* 1600:1–175.
- Vieira WLS, Vieira KS, Santana GG. 2007. Description of the tadpole of *Proceratophrys cristiceps* (Anura: Cycloramphidae, Odontophrynini). *Zootaxa* 1397:17–24.
- Wassersug R. 1980. Internal oral features of larvae from eight anuran families: functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. *Univ Kans Mus Nat Hist Misc Publ* 68:1–146.
- Wassersug RJ, Heyer WR. 1988. A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithson. Contrib. Zool.* 457: 1–9.
- Wassersug RJ, Rosenberg K. 1979. Surface anatomy of branchial food traps of tadpoles: a comparative study. *J Morphol* 159:393–425.
- Wassersug RJ. 1976a Internal oral features in *Hyla regilla* (Anura: Hylidae) larvae: an ontogenetic study. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 49:1–24.
- Wassersug RJ. 1976b. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 48:1–23.
- Wells KD. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: University of Chicago Press. 1400 p.
- Weygoldt P, Peixoto OL. 1985. A new species of horned toad (*Proceratophrys*) from Espírito Santo, Brazil (Amphibia, Salientia, Leptodactylidae). *Senck boil* 66:1–8.

4 CONDROCRÂNIO E CAVIDADE ORAL DO GIRINO DE *Macrogenioglottus alipioi* (ANURA, ODONTOPHRYNIDAE) COM CONSIDERAÇÕES SOBRE A FILOGENIA DA FAMÍLIA BASEADA EM CARACTERES LARVAIS INTERNOS³

Resumo

O gênero monotípico *Macrogenioglottus* foi descrito para incluir a espécie *M. alipioi*, baseado principalmente em características de morfologia externa e esqueleto axial. Durante décadas, o gênero foi foco de discussões quanto ao seu posicionamento sistemático. Porém, tanto dados morfológicos de adultos como dados moleculares sugerem que *Macrogenioglottus* forma um clado junto com *Odontophrynus* e *Proceratophrys*. Estes sapos estão atualmente alocados na família Odontophrynidae e são tão similares morfologicamente que *Macrogenioglottus* já foi considerado sinônimo de *Odontophrynus*. A utilização de caracteres de girinos em estudos sistemáticos tem se revelado promissora. Desta forma, o objetivo do trabalho foi descrever o condrocrânio de *M. alipioi*, redescrever a cavidade oral para verificar a existência de possíveis variações intraespecíficas e utilizar esses caracteres para testar o monofiletismo da família Odontophrynidae e de seus gêneros. As larvas de *M. alipioi* foram coletadas em Maceió, Alagoas. Para descrição do condrocrânio, 12 girinos foram diafanizados e para a análise da cavidade oral, um girino foi dissecado para análise no microscópio eletrônico de varredura. Para a análise cladística, foram levantados 47 caracteres (25 de condrocrânio e 22 de cavidade oral) de *M. alipioi* e mais 11 espécies da família, sendo que 39 foram informativos. A análise de Máxima Parcimônia foi conduzida utilizando buscas heurísticas e os suportes dos ramos foram inferidos utilizando o índice de bremer e valores de *bootstrap*. O condrocrânio de *M. alipioi* mostrou algumas características diferenciais das demais espécies da família como um comprimento médio maior, a cartilagem suprarrostral com os dois corpos separados, o *processus hyoquadrate* formado por duas projeções e a quarta espícula separada das placas hipobranquiais. Já a cavidade oral se diferenciou dos demais membros da família principalmente pelo número de projeções das papilas laterais à crista e pelo número médio de papilas na arena do teto bucal. Vinte e uma árvores igualmente parcimoniosas sustentaram o monofiletismo da família e do gênero *Proceratophrys* com dois e três sinapomorfias, respectivamente. Entretanto, não houve resolução entre *Odontophrynus* e *Macrogenioglottus*. Torna-se necessário ampliar os táxons terminais assim como o número de caracteres para a

³ Manuscrito a ser submetido ao periódico Amphibia-Reptilia
(instruções aos autores em http://www.brill.com/files/brill.nl/specific/authors_instructions/AMRE.pdf)

reconstrução de uma hipótese mais resolvida. Entretanto, a hipótese gerada corroborou as hipóteses filogenéticas propostas majoritariamente a partir de caracteres moleculares, demonstrando a utilidade dos caracteres larvais internos para reconstruções filogenéticas.

Palavras-chave: forma larval, anatomia cranial, anatomia oral, *Macrogenioglottus*, *Odontophrynus*, *Proceratoprys*, análise filogenética.

Abstract

Chondrocranium and larval oral cavity of *Macrogenioglottus alipioi* (Anura, Odontophrynidae) with considerations of the family phylogeny based on larval internal characters.

The monotypic genus *Macrogenioglottus* was described to include *M. alipioi* species primarily based on characteristics of external morphology and axial skeleton. For decades, the genus was focus of discussions about its systematic position. However, both morphological data from adults as well as molecular data suggest that *Macrogenioglottus* form a clade with *Odontophrynus* and *Proceratophrys*. These frogs are currently allocated in the Family Odontophrynidae and they are so similar morphologically that *Macrogenioglottus* was once considered synonymous of *Odontophrynus*. The utilization of tadpole characters in systematic studies have shown promising. Thus, the goals of this study were to redescribe the *M. alipioi* chondrocranium, to describe its oral cavity to assess for possible intraspecific variation and to use these characters to test the monophyly of the family Odontophrynidae and its genera. Larvae of *M. alipioi* were collected in Maceió, Alagoas. For chondrocranium description, 12 tadpoles were cleared and double-stained and for the study of the oral cavity, one tadpole was dissected for analysis in a scanning electron microscope. For the cladistic analysis, 47 characters (25 from chondrocranium and 22 from oral cavity) were used from *M. alipioi* and 11 species of the family, whereas 39 were informative. Maximum Parsimony analysis was conducted using heuristic searches and branches support were inferred using the bremer index and bootstrap value. The *M. alipioi* chondrocranium showed some differential characteristics of the other species of the Family such as a total length greater, suprarrostral cartilage with two separate bodies, the processus hyoquadrati formed by two projections and a forth spicule separated from hypobranchial plate. The oral cavity differs from other members of the Family mainly by the number of projections of the lateral ridge papillae and the average number of papillae on the buccal roof arena. Twenty-one equally parsimonious trees recovered both the monophyly of the family as well as the genus *Proceratophrys* with two and three synapomorphies respectively. However, there was no resolution between *Odontophrynus* and *Macrogenioglottus*. It is necessary to increase the number of terminal taxa, as well as the number of characters to reconstruct a better resolved phylogenetic hypothesis. However, the hypothesis generated corroborated the phylogenetic hypotheses proposed mainly from molecular characters, demonstrating the usefulness of the internal larval characters for phylogenetic reconstructions.

Key-words: larval forms, cranial anatomy, oral anatomy, *Macrogenioglottus*, *Odontophrynus*, *Proceratophrys*, phylogenetic analysis.

4.1 Introdução

O gênero monotípico *Macrogenioglottus* foi descrito por Carvalho (1946) para incluir a espécie *M. alipioi*, baseado em um conjunto de características diferenciais de morfologia externa, constituição da língua, vértebra sacral e uróstilo. Atualmente a espécie possui uma distribuição geográfica restrita ao leste do Brasil, desde o sul do estado de São Paulo até o norte do estado de Alagoas (Tiburcio et al., 2008; Bourgeois, 2010). O gênero foi considerado por Carvalho (1946) como similar a *Odontophrynus* e incorporado por ele na então família Ceratophrynidae (atualmente família Ceratophryidae; *sensu* Pyron e Wiens, 2011). Durante décadas, *Macrogenioglottus* foi foco de discussões quanto ao seu posicionamento sistemático. Reig (1972) estudou o esqueleto, a musculatura e o aparato hiolaringeal dessa espécie e concluiu que ela seria mais similar aos bufonídeos que aos ceratofrídeos. Porém, o autor entendeu que havia diferenças suficientes para incluí-la em uma família própria: Macrogenioglottidae, sendo a semelhança com *Odontophrynus* atribuída à convergência. Lynch (1971), por outro lado, considerou *Macrogenioglottus* como sinônimo júnior de *Odontophrynus*, classificando-o, junto com *Proceratophrys*, na tribo Odontophrynini, subfamília Telmatobiinae da família Leptodactylidae. Essa decisão, porém, não foi acatada por Heyer (1975), que concluiu que, apesar de alguns caracteres serem compartilhados exclusivamente por *Macrogenioglottus* e *Odontophrynus*, essa relação poderia ser obscurecida se os dois táxons fossem sinonimizados. Silva et al. (2003) estudou o cariótipo da espécie e considerou mais próximo ao membros da família Leptodactylidae (*sensu* Lynch, 1971) do que da Bufonidae. Mais tarde, Frost et al. (2006), apesar de não ter examinado nenhum exemplar de *Macrogenioglottus*, reconheceram a similaridade da espécie com *Odontophrynus* e *Proceratophrys*, sendo alocados na família Cycloramphidae junto com mais 11 espécies. Recentemente, Pyron e Wiens (2011) encontraram um forte suporte molecular para o monofiletismo desses três gêneros, decidindo elevá-los ao status de família (Odontophrynidae). Esse e outros trabalhos de filogenia molecular, apesar de não incluírem todas as espécies alocadas em *Odontophrynus*, apontaram *Macrogenioglottus* como seu táxon irmão.

Caracteres larvais de anuros vêm sendo utilizados para classificação em vários níveis (Altig e McDiarmid, 1999 e referências aí citadas), sendo que aqueles provenientes do condrocrânio e da cavidade oral têm se mostrado úteis como ferramenta complementar tanto para diagnoses taxonômicas (e.g., De Sá e Hill, 1998; Provete et al., 2011; Ruggeri e Weber, 2012), quanto para a compreensão das relações evolutivas dos anuros (e.g., Wassersug e Heyer, 1988; Haas, 1997, 2003; Larson e De Sá, 1998; Púgener et al., 2003; D'Heursel e Haddad, 2007).

Desta forma, o objetivo do presente trabalho é (1) descrever o condrocrânio de *M. alipioi*, (2) redescrever a cavidade oral de sua larva a partir de uma localidade distinta da de Wassersug e Heyer (1988) para verificar a existência de possíveis variações intraespecíficas e (3) utilizar esses caracteres larvais, juntamente com os de mais 11 espécies de *Odontophrynus* e *Proceratophrys*, para reconstruir uma hipótese filogenética visando testar o monofiletismo da família Odontophrynidae e de seus gêneros.

4.2 Material e métodos

Os girinos de *Macrogenioglottus alipioi* foram coletados na Mata do Catolé, um remanescente de Floresta Atlântica localizado em Maceió, estado de Alagoas, Brasil (9°35'S, 35°49'O; DATUM WGS 84), em setembro de 2010, junho e julho de 2011 e agosto de 2012 (licença de coleta – IBAMA/RAN n° 24791-1 e 29044-1). A identificação da espécie foi feita por comparação direta com a amostra utilizada por Lisboa et al. (2011) na redescrição do girino. As larvas foram fixadas e conservadas em formalina 10% (gradação comercial), estagiadas de acordo com a tabela de Gosner (1960) e depositadas na Coleção Herpetológica do Museu de História Natural da Universidade Federal de Alagoas, Brasil (MUFAL 8432, 9059, 9344 e 10811; apêndice A).

4.2.1 Condrocrânio

Para descrição do condrocrânio, 12 girinos entre os estágios 27 e 38 foram submetidos ao processo de diafanização segundo o protocolo adaptado de Dingerkus e Uhler (1977; anexo A). Ilustrações foram realizadas com o auxílio de um estereomicroscópio Leica MZ6 com uma câmara clara acoplada e microfotografias digitais foram tiradas com uma câmera Leica LAS EZ acoplada a um estereomicroscópio Leica S8 APO. Medidas morfológicas seguiram Alcalde e Rosset (2003) e Alcalde et al. (2011) e foram feitas com o auxílio do programa ImageJ 1.45s. Adicionalmente foi incluída a medida do comprimento do *processus pseudopterygoideus* (capítulo 2). A terminologia seguiu Cannatella (1999) e Larson e De Sá (1998).

4.2.2 Cavidade oral

Para a análise da cavidade oral, um girino no estágio 36 foi dissecado segundo a metodologia de Wassersug (1976) visando expor o teto e piso bucais. Posteriormente a larva foi submetida ao procedimento químico descrito por De Sá e Langone (2002; anexo B) para ser analisada no microscópio eletrônico de varredura (MEV) Hitachi S-2300 (em 15 e 20kV). A terminologia seguiu Wassersug (1976, 1980).

4.2.3 Análise filogenética

Para reconstrução filogenética foram utilizados 25 caracteres de condrocrânio (sendo 14 seguindo ou adaptado de Larson e De Sá, 1998 e Miranda, 2009) e 22 caracteres de cavidade oral (sendo 12 seguindo ou adaptado de Prado, 2006 e Miranda, 2009) de *M. alipioi* e mais 11 espécies da família Odontophrynidae: *Odontophrynus americanus*, *O. maisuma*, *O. carvalhoi*, *O. cultripes*, (Wassersug e Heyer, 1988; capítulo 2), *Proceratophrys renalis*, *P. boiei*, *P. cristiceps*, *P. cururu*, *P. moratoi* e *P. schirchi* (Nascimento et al., 2010; capítulo 3). Os caracteres que apresentaram variações individuais foram tratados como polimorfias e foram incluídos dessa forma nas análises. Três espécies foram escolhidas como grupos

externos levando-se em consideração as hipóteses de Frost et al. (2006) e Pyron e Wiens (2011) e a disponibilidade de condrocânios e cavidades orais descritos na literatura: *Limnomedusa macroglossa* (Alcalde e Blotto, 2006), *Hylodes ornatus* (Bilate et al., 2012) e *Leptodactylus notoaktites* (De Sá et al., 2007). A lista e a matriz de caracteres são apresentadas nos apêndices B e C, respectivamente. Todos os 47 caracteres tiveram pesos iguais e não foram ordenados. A análise de Máxima Parcimônia foi conduzida utilizando buscas heurísticas com o método de bissecção e reconexão de ramos (*branch swapping, tree bisection reconnection, TBR*), retendo 100 árvores por réplica. O número de árvores retidas em cada busca heurística foi ilimitado e todas as árvores igualmente parcimoniosas foram guardadas juntamente com seus comprimentos, índices de consistência (*sensu* Kluge e Farris, 1969) e de retenção (*sensu* Farris, 1989). O consenso estrito, eliminando todos os casos de contradição, foi utilizado para sumarizar os resultados dos cladogramas igualmente parcimoniosos e o suporte dos ramos foi determinado através do *Bootstrap* (Felsenstein, 1985) (utilizando 1000 pseudoreplicações) e do índice de Bremer (Bremer, 1994). Todas as análises foram realizadas utilizando o programa PAUP* versão 4.0 b.10 (Swofford, 2002), a exceção do índice de Bremer, que foi feito no programa TNT 1.1 (Goloboff et al., 2003).

4.3 Resultados

4.3.1 Condrocânio

O condrocânio de *Macrogenioglottus alipioi* é grande (comprimento total médio de 12,8 mm), tem formato ovóide em vistas dorsal e ventral, possuindo o comprimento maior que a largura (largura/comprimento = 0,84) e aspecto comprimido em vista lateral (altura/largura = 0,41), apresentando maior altura no nível das *cornua trabeculae* e maior largura na região do palatoquadrado posterior ao *processus muscularis quadrati* (Fig. 24). Medidas morfológicas são apresentadas na Tabela 4.

Neurocrânio – O bico córneo superior é sustentado por uma cartilagem suprarrostral formada por quatro elementos, dois corpos centrais e duas alas laterais. Os dois corpos são segmentos retangulares de cartilagem separados medialmente e com aspecto levemente curvado em vista dorsal (Figs. 24E e 25). Em vista frontal, os dois corpos têm um aspecto de V. Cada corpo está unido dorso e ventrolateralmente a sua respectiva ala por meio de dois segmentos de cartilagem. Cada ala tem formato plano, retangular, com a margem ventrolateral semicircular, se curvando posteriormente a partir do ponto de junção com o corpo. Como resultado, a suprarrostral se mostra como duas estruturas separadas e compactas. Um longo *processus posterior dorsalis* emerge em cada margem da ala e se projeta dorsolateralmente. Adicionalmente, um curto *processus anterior dorsalis* de formato triangular se estende lateralmente logo após a junção corpo-ala, servindo de ponto de articulação das *cornua trabeculae* com a suprarrostral.

As *cornua trabeculae* são duas longas barras de cartilagem que se estendem anteriormente a partir do *planum trabeculare anticum*, divergindo distalmente em forma de V em vista dorsal. Sua metade anterior se flexiona em direção ventral para se articular sindesmoticamente com a ala da suprarrostral. Em vista dorsal as *cornua* têm aproximadamente 31,3% do comprimento total do condrocrânio, possuindo largura praticamente uniforme em toda sua extensão. Sua margem anterior possui as bordas internas circulares enquanto as externas são pontiagudas. Próximo à origem de cada *cornua*, ventrolateralmente, um *processus lateralis trabeculae* emerge como um abaulamento, servindo de ponto de fixação do *ligamentum quadratoethmoidale*.

Posteriormente, as *cornua trabeculae* se convergem medialmente no *planum trabeculare anticum*, que é longo em *M. alipioi*. Esse, por sua vez, é contínuo com o *planum ethmoidale*, formando a parede anterior da caixa craniana (*cavum crani*). No estágio 34, já se encontra formado, dorsalmente ao *planum ethmoidale*, uma lâmina *orbitonasalis*, um *foramen orbitonasalis* e um *septum nasi* em forma triangular que servirá de divisória entre as porções esquerda e direita do *tectum nasi* (que formará o teto das cápsulas nasais).

O piso craniano é formado pelo *planum intertrabeculare*, formado por extensões laterais da *trabeculae crani* e anteriormente pelo *planum trabeculare anticum*, que no estágio 34 já oclui completamente a *fenestra basicranialis*. Dois pares de forames circulares de tamanhos similares ficam visíveis no piso craniano, um anterior, *foramen craniopalatina* e outro posterior, *foramen carotica primaria*.

As paredes laterais da caixa craniana constituem as cartilagens orbitais, que se estendem da parte posterior das cartilagens trabeculares até a porção anterior do *planum basale* (parte posterior do condrocânio penetrado pela notocorda). É constituída por três regiões: a primeira, mais anterior, é a chamada raiz *preoptica* e se estende de sua inserção nas trabéculas até a margem anterior do forame ótico; a segunda, bem mais estreita, é a *pila metotica*, situa-se entre os forames ótico e oculomotor e a terceira, a *pila antotica*, separa o forame oculomotor do forame proótico. Em espécimes mais jovens essas cartilagens são baixas e pouco condrificadas. Geralmente há três forames que, em *M. alipioi*, são grandes e bem visíveis: o forame ótico, mais anterior de todos; o forame oculomotor, localizado posteroventralmente ao anterior e de tamanho pouco menor; ambos podem ter um formato que varia de circular a ovóide; e o forame proótico, que separa a cápsula ótica da cartilagem orbital, é o maior de todos e tem o formato de lua crescente, delimitado dorsalmente pela *taenia tecti marginalis*; o quarto forame, o troclear, não pôde ser identificado nos indivíduos analisados devido ao fato de a cartilagem orbital ser pouco condrificada, principalmente na sua metade superior.

Uma fenestra frontoparietal alongada, sendo mais larga posteriormente, pode ser vista dorsalmente. Ela é delimitada anteriormente pelo *planum ethmoidale*, lateralmente pela *taenia tecti marginalis* e posteriormente por um largo *tectum synoticum*. Consegue-se observar o início do surgimento da *taenia tecti medialis* como uma pequena projeção de cartilagem na porção média do *tectum synoticum*. Não foi observada a presença da *taenia tecti transversalis* nos estágios analisados.

As cápsulas óticas são subquadrangulares (largura/comprimento = 0,97; altura/largura = 0,97) e relativamente pequenas, correspondendo a cerca de 23% do comprimento total do condrocânio. São confluentes ventromedialmente com o *planum basale*, dorsomedialmente com o *tectum synoticum* e contactam

anteriormente com a terminação posterior da *taenia tecti marginalis*. Uma bem distinta crista larval parótica se sobressai horizontalmente na parede lateral de cada cápsula ótica. Cada crista é formada anteriormente por um grande e triangular *processus anterolateralis* e posteriormente por um menor e variavelmente distinto *processus posterolateralis*. Uma *fenestra ovalis* coberta por membrana (equivalendo a 8% do comprimento total do condrocrânio) pode ser vista ventrolateralmente logo abaixo da crista parótica.

Um par de *arcus occipitalis* se estende posteromedialmente às cápsulas óticas a partir do *planum basali*, dando origem aos côndilos occipitais e formando a margem medial e ventral do *foramen jugulare* (vistos lateral e ventralmente). Um *foramen perilymphaticum inferior* (de tamanho pouco menor) pode ser visualizado na região ventromedial de cada cápsula ótica, ao lado do *foramen jugulare*. Uma invaginação por onde penetra a notocorda, equivalendo a 16% do comprimento total do condrocrânio, divide o *planum basale* ao longo de sua linha média.

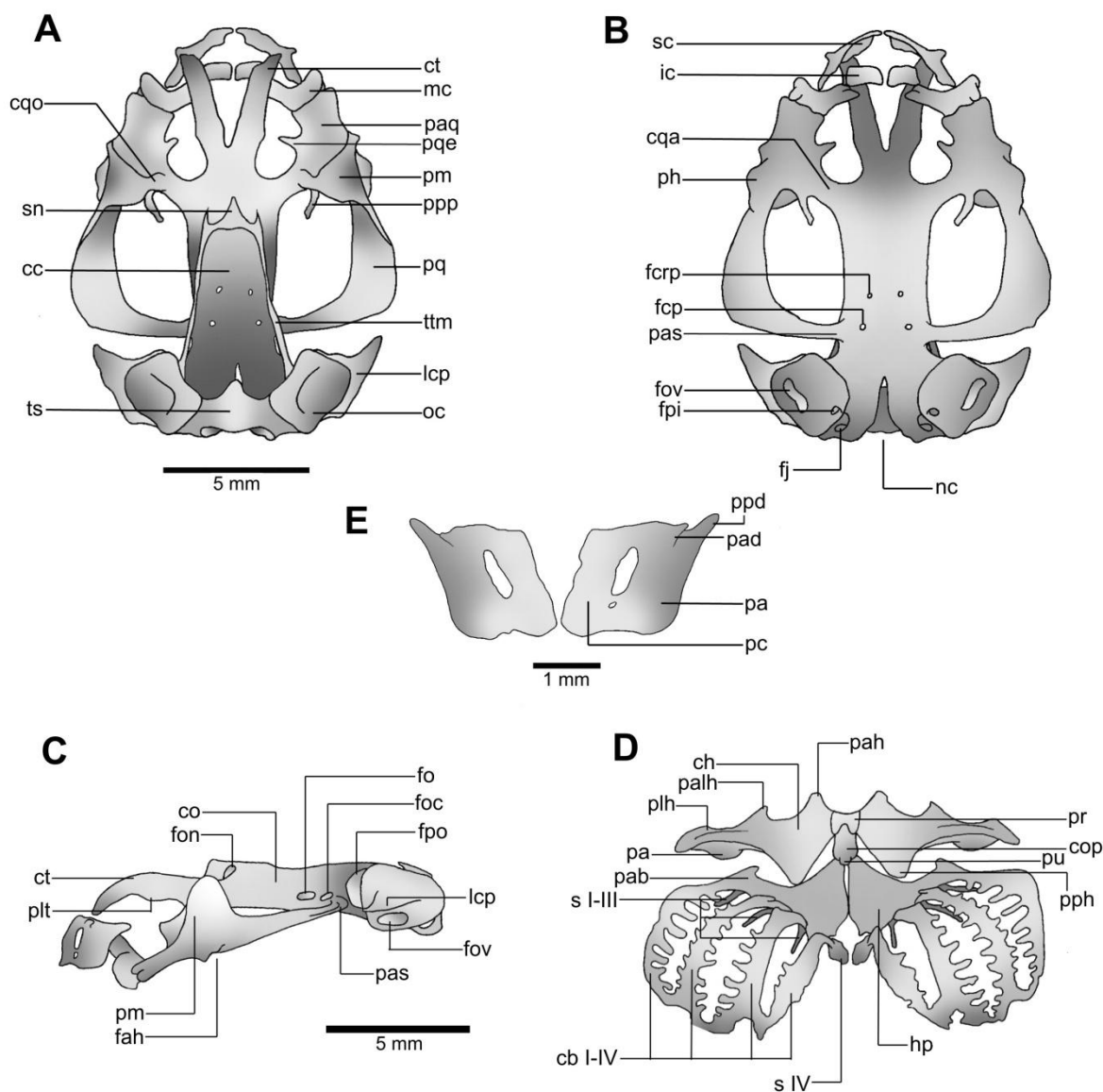


Figura 24 – Condrocrânio de *Macrogenioglottus alipioi* (estágio 34; MUFAL 10811) em vistas (A) dorsal, (B) ventral e (C) lateral, (D) aparato hiobranquial e (E) cartilagem suprarrostral. Cb I-IV = ceratobranquial I a IV, ch = ceratohial, co = cartilagem orbital, cop = cópula posterior, cqa = *comissura quadratocranialis anterior*, cqo = *comissura quadratoorbitalis*, ct = *cornua trabeculae*, fah = *facies articularis hyalis*, fcp = *foramen caroticum primarium*, fcrp = *foramen craniumpalatinum*, fj = *foramen jugulare*, fo = *foramen opticum*, foc = *foramen oculomotorium*, fon = *foramen orbitonasalis*, fov = *fenestra ovalis*, fpi = *foramen perilymphaticum inferior*, fpo = *foramen prooticum*, hp = placas hipobranquiais, ic = cartilagem infrarrostral, lcp = crista parótica larval, nc = canal da notocorda (continuação na próxima página).

Tabela 4 – Medidas morfológicas (em mm) do condrocânio de *Macrogenioglottus alipioi*. Abreviações: CT = comprimento total, CCT = comprimento das *cornua trabeculae*, CLCT = comprimento da porção livre das *cornua trabeculae*, LLCT = largura da porção livre das *cornua trabeculae*, CCO = comprimento da cápsula ótica, LCO = largura da cápsula ótica, ACO = altura da cápsula ótica, CPE = comprimento do *planum ethmoidale*, LPE = largura do *planum ethmoidale*, LC = largura máxima do condrocânio, AC = altura máxima do condrocânio, CPA = comprimento do *processus articularis*, LPA = largura do *processus articularis*, CPP = comprimento do *processus pseudopterygoideus* (média \pm desvio padrão).

Medidas	Estágio 27 (N=1)	Estágio 28 (N=2)	Estágio 31 (N=2)	Estágio 34 (N=5)	Estágio 35 (N=1)	Estágio 38 (N=1)
CT	11,3	11,6 \pm 0,4	12,1 \pm 2,3	13,4 \pm 1,3	12,3	14,5
CCT	3,7	3,8 \pm 0,1	3,7 \pm 0,8	4,2 \pm 0,5	3,8	4,3
CLCT	3,4	3,3 \pm 0,1	3,1 \pm 0,5	3,5 \pm 0,3	3,2	3,4
LLCT	0,7	0,7 \pm 0,0	0,7 \pm 0,2	0,8 \pm 0,1	0,7	0,8
CCO	2,9	2,7 \pm 0,3	2,8 \pm 0,4	2,9 \pm 0,5	3,1	3,5
LCO	2,5	2,7 \pm 0,2	2,6 \pm 0,3	2,9 \pm 0,3	2,7	3,2
ACO	2,2	2,5 \pm 0,5	2,6 \pm 0,4	2,8 \pm 0,4	2,5	3,6
CPE	1,2	1,4 \pm 0,3	1,8 \pm 0,3	1,4 \pm 0,3	1,8	1,8
LPE	1,6	1,6 \pm 0,1	1,6 \pm 0,2	1,7 \pm 0,1	1,7	1,7
LC	9,1	9,5 \pm 0,6	10,3 \pm 1,8	11,1 \pm 1,3	10,7	13,0
AC	3,7	3,7 \pm 0,0	4,0 \pm 0,8	4,6 \pm 0,7	4,0	5,7
CPA	1,3	1,4 \pm 0,3	1,5 \pm 0,4	1,7 \pm 0,3	1,4	1,5
LPA	1,6	1,8 \pm 0,2	1,8 \pm 0,5	2,0 \pm 0,2	1,8	2,0
CPP	0,9	1,0 \pm 0,0	1,0 \pm 0,2	1,0 \pm 0,1	1,1	1,2

Figura 24 (continuação) – oc = cápsula ótica, pa = *par alaris*, pab = *processus anterior branchialis*, pad = *processus anterior dorsalis*, pah = *processus anterior hyalis*, palh = *processus anterolateralis hyalis*, paq = *pars articularis quadrati*, pas = *processus ascendens*, pc = *par corporis*, ph = *processus hyalis*, plh = *processus lateralis hyalis*, plt = *processus lateralis trabeculae*, pm = *processus muscularis*, ppd = *processus posterior dorsalis*, pph = *processus posterior hyalis*, ppp = *processus pseudopyterigoideus*, pq = palatoquadrado, pqe = *processus quadratoethmoidale*, pr = *pars reuniens*, pu = *processus urobranchialis*, s I-II = espículas I a III, sc = cartilagem suprarrostral, s IV = espícula IV, ttm = *taenia tecti marginalis*.

Componentes viscerais – Arco mandibular: o palatoquadrado é relativamente estreito anteriormente, se expandindo em direção posterior, sua margem posterolateral se curva levemente para cima até o ponto de contato com a cartilagem orbital via *processus ascendens*. Sua curvatura posterior forma um ângulo levemente obtuso para se ligar a cartilagem orbital. O *arcus subocularis* possui o contorno posterolateral e posteromedial circulares.

O palatoquadrado está ligado ao neurocrânio por duas estruturas: a *comissura quadradocranialis anterior* e o *processus ascendens*. Anteriormente, a *comissura quadradocranialis anterior* conecta o palatoquadrado ao neurocrânio. Ela constitui uma barra de cartilagem que se inicia na região do palatoquadrado imediatamente posterior à *pars articularis quadrati* e se estende dorsalmente até o neurocrânio próximo ao *planum trabeculare anticum*. Um *processus quadratoethmoidalis* de formato triangular se estende dorsomedialmente na margem anterior da *comissura* e serve como ponto de inserção do *ligamentum quadratoethmoidale*. Além disso, um *processus pseudopterygoideus* afilado, com comprimento equivalente a 9% do comprimento total, emerge da porção posterior da *comissura quadradocranialis anterior* para dentro da *fenestra subocularis*, se curvando medialmente. Na parte posterior, o palatoquadrado se conecta com o neurocrânio pelo *processus ascendens*, uma haste cilíndrica de cartilagem que se curva dorsomedialmente para se conectar na região da *pila antotica* da cartilagem orbital. Essa conexão ocorre ventral ao forame oculomotor (condição tipo “baixa”, *sensu* Sokol, 1981). Anteriormente o palatoquadrado ainda possui dois processos: a *pars articularis quadrati* e o *processus muscularis quadrati*. A *pars articularis quadrati* corresponde à extremidade anterior do palatoquadrado, é formado por uma larga barra de cartilagem equivalendo a aproximadamente 17,8 % do comprimento total do condrocrânio, cuja margem serve como superfície de articulação com a cartilagem de Meckel. O *processus muscularis quadrati*, localizado posterior a *par articularis*, é um processo largo, de formato triangular, que se estende dorsalmente, a partir da margem lateral do palatoquadrado, e então se curva medialmente para se unir ao *processus antorbitalis* do *planum ethmoidale* via *comissura quadratoorbitalis* (curto feixe de cartilagem). Imediatamente abaixo do *processus muscularis* se visualiza

uma região articular, a *facies articularis hyalis*, que se une sindesmoticamente ao ceratohial e cuja parte anterior apresenta uma dilatação bem distinta, o *processus hyoquadratei*. Em *M. alipioi*, esse processo é formado por duas projeções triangulares, uma principal, maior, e outra menor, situada na base da margem posterior da projeção maior (Fig. 26).

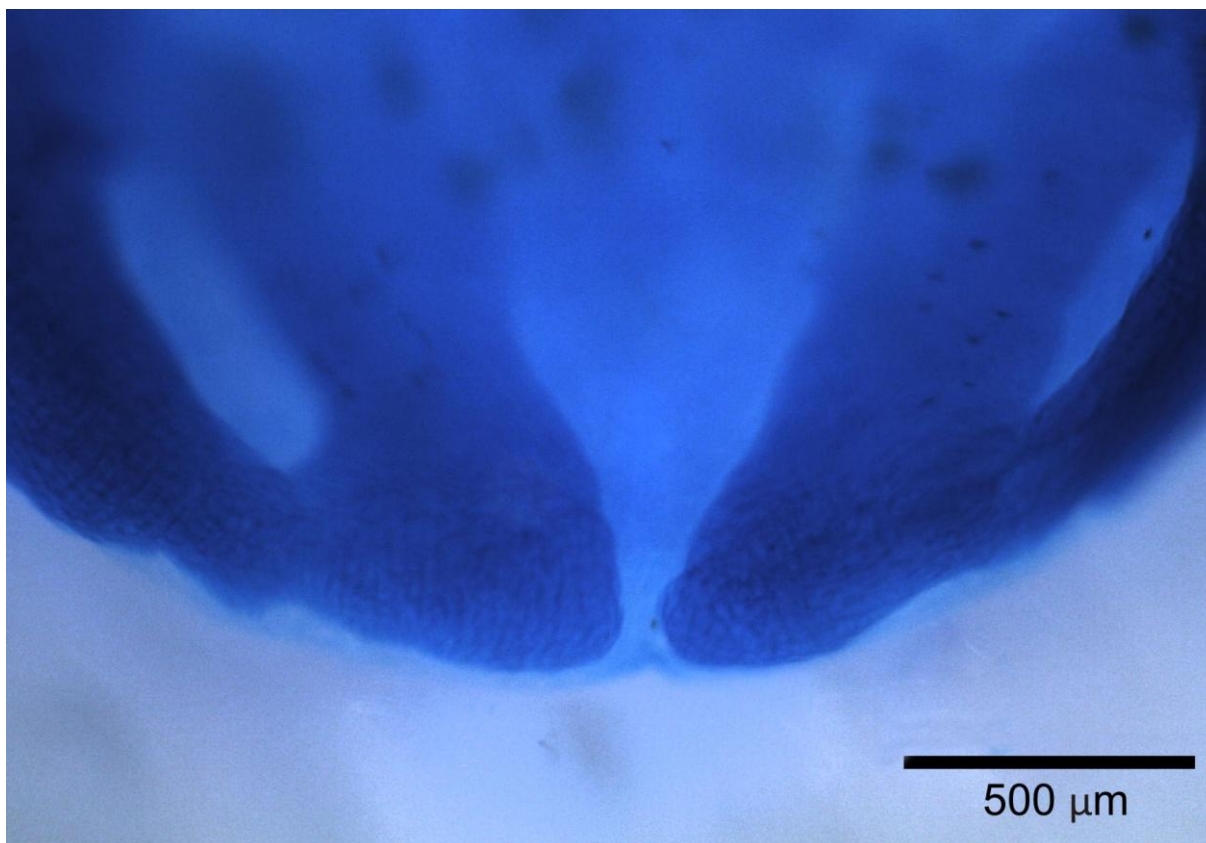


Figura 25 – Detalhe da cartilagem suprarrostral de *Macrogenioglottus alipioi* (estágio 34; MUFAL 10811) em vista dorsal, evidenciando a separação medial dos dois corpos.

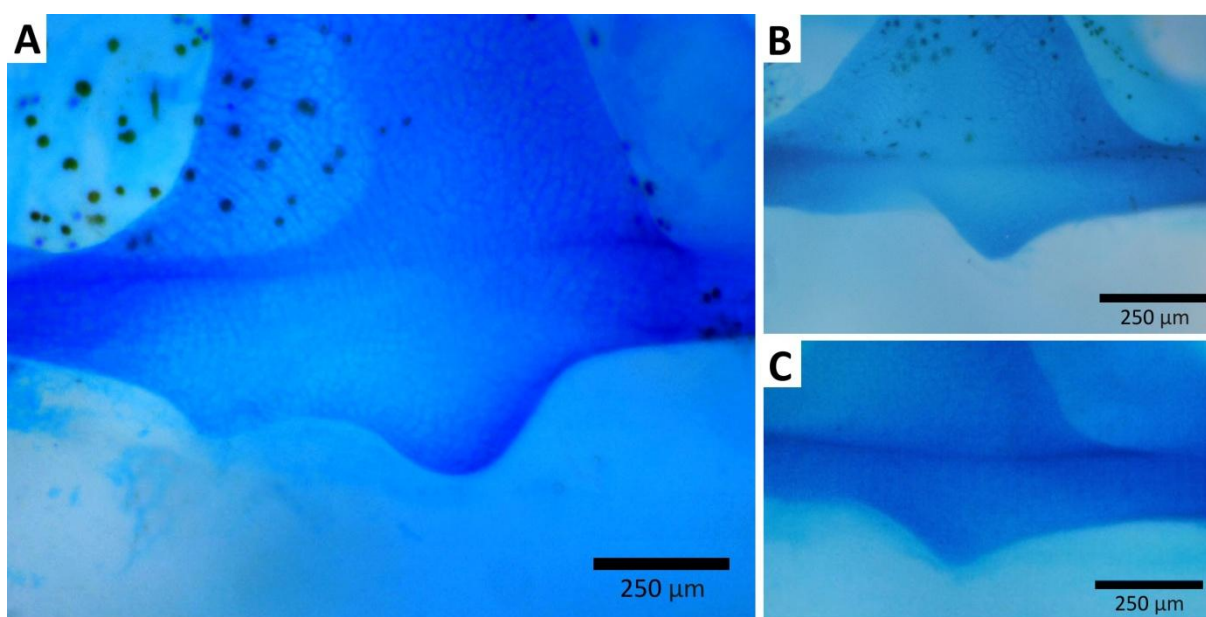


Figura 26 – Detalhe do *processus hioquadrati* de (A) *Macrogenioglottus alipioi* (estágio 34; MUFAL 10811), (B) *Odontophrynus carvalhoi* (estágio 34; MUFAL 10717) e (C) *Proceratophrys cristiceps* (estágio 37; MUFAL 9823) em vista lateral, evidenciando a projeção dupla na primeira espécie.

A maxila inferior é formada pelas cartilagens de Meckel juntamente com as cartilagens infrarrostrais. A cartilagem de Meckel tem formato de V em vista dorsal. Sua região posterolateral se articula com a *pars articularis quadrati* através de um distinto *processus retroarticularis*. Em vista lateral, a cartilagem de Meckel se expande verticalmente para se articular com as cartilagens infrarrostrais através de dois processos: *dorsomedialis* e *ventromedialis*. As cartilagens infrarrostrais sustentam o bico córneo inferior. São duas barras retangulares de cartilagem que se articulam medialmente por uma sínfise, formando um V aberto em vista anterior. Estão situadas medial e ventralmente às cartilagens de Meckel e ventral às *cornua trabeculae*. Sua margem posterolateral se articula entre os *processus dorsomedialis* e *ventromedialis* da cartilagem de Meckel.

Aparato hiobranquial: os ceratohiais formam a base do piso da cavidade oral, são planos medialmente, grandes e orientados perpendicularmente ao eixo principal do condrocrânio. Lateral e dorsalmente há uma expansão condilar vertical,

o *processus articularis*, que se articula com a *facies articularis hyalis* do palatoquadrado. Anteriormente, cada margem do ceratohial possui dois processos: *processus anterior hyalis* e *processus anterolateralis hyalis*, o primeiro é um pouco maior que o segundo e tem um formato triangular, sendo seu ápice plano, o segundo tem formato também triangular, mas com o ápice acuminado e se inclinando levemente em direção medial. Além desses, um terceiro processo, *processus lateralis hyalis* (*sensu* Alcalde e Barg 2006) é mais discreto que os demais e pode ser visualizado lateralmente ao *processus articularis*. Posteriormente, os ceratohiais também possuem um bem desenvolvido *processus posterior hyalis*. Cada ceratohial é ligado medialmente a uma *pars reuniens* retangular e pouco condrificada. Anteriormente, a *pars reuniens*, uma cópula anterior pode ser vista somente em alguns indivíduos como um discreto filete de cartilagem. Posteriormente, a *pars reuniens* é conectada a uma cópula posterior em forma de sino de onde emerge um curto *processus urobranchialis*. A cópula posterior se conecta posteriormente às placas hipobranquiais. Estas, por sua vez, são lâminas de cartilagem de forma triangular que atua como suporte para as cestas branquiais. São articuladas entre si medialmente e suas bordas posteriores divergem formando um U invertido. As bordas anteriores das placas apresentam uma união sincondrótica com o *processus posterior hyalis*.

As cestas branquiais são grandes e formadas por quatro ceratobranquiais que são unidos distalmente por uma *comissura terminalis*. O ceratobranquial I é contínuo proximalmente com as placas hipobranquiais e comporta anteriormente um pequeno e triangular *processus anterior branchialis* medialmente inclinado. Os ceratobranquiais II, III e IV são unidos às placas hipobranquiais por sicondrose. O ceratobranquiais I, II e III apresentam muitas projeções ao longo de sua estrutura. Os ceratobranquiais II e III ainda possuem, em sua margem proximal, pequenos processos, maior no ceratobranquial II, que se opõem mas não chegam a se fundir, resultando em um *processus branchialis* “aberto”. Pequenas espículas se projetam dorsalmente dos ceratobranquiais I, II e III a partir de seu ponto de ligação com as placas hipobranquiais. Além disso, uma pequena placa de cartilagem pode ser vista

na margem proximal do ceratobranquial IV e ligada somente a este, parecendo uma quarta espícula modificada.

Ossificações – O início da formação do parasfenóide pode ser visto no estágio 31 enquanto que no estágio 38 já se vê, além desse, o frontoparietal, o exoccipital e o início dos proóticos.

4.3.2 Caverna oral

Teto bucal – O teto bucal (Fig. 27) tem formato ovóide, com o comprimento quase o dobro da largura. A arena pré-nasal é subquadrangular. Uma crista de formato aproximado de U invertido aparece a meio caminho entre o bico córneo e as narinas; dois grupos de pustulações emergem no segmento transversal dessa crista e duas a três pustulações aparecem espaçadamente em seus dois segmentos longitudinais. Um par de papilas pré-nasais, localizado logo a frente das narinas e de comprimento pouco maior que essas, emerge da parede lateral do teto; possui o formato cônico com muitas pustulações emergindo de sua superfície. As narinas internas podem ser vistas como uma fenda, dispostas em paralelo ao plano transversal. No espécime analisado, a parede anterior da narina aparece quase toda coberta pela aba da parede posterior, só sendo possível visualizar seu início medial, essa parece ser curta e com pustulações em sua margem; a parede posterior é alongada, formando uma valva nasal, e a parte medial dessa aba se apresenta como uma discreta saliência triangular, a projeção da válvula nasal. A arena pós-nasal é complexa, equivalendo à cerca da metade do comprimento da arena pré-nasal. Nenhuma pustulação é vista nessa área. Quatro pares de papilas pós-nasais são vistas equidistantes entre as narinas internas e a crista mediana, essas são alinhadas transversalmente, se projetam medialmente e apresentam pustulações em sua superfície; há uma variação decrescente em direção medial no tamanho dessas papilas, sendo o par lateral o maior e o par medial o menor. A extremidade de um par de papilas pode ser vista medianamente na arena pós-nasal, imediatamente anterior à crista mediana. Uma crista mediana larga e em forma de aba semicircular se projeta sobre a arena pós-nasal, sua margem anterior possui inúmeras pustulações que dão a esta um aspecto irregular, algumas outras pustulações, que

se continuam na arena do teto bucal se projetam em sua face ventral. As papilas laterais à crista mediana são elaboradas, localizadas anterolateralmente à crista e sobre as papilas pós-nasais, sua base é larga e contém cinco a seis projeções secundárias digitiformes dando a essa estrutura uma forma de “mão”, que se estende medialmente a partir das paredes laterais do teto; a margem anterior dessas projeções possuem inúmeras pequenas pustulações. A arena do teto bucal (BRA) tem formato ovóide, é delimitada anteriormente pela crista mediana, lateralmente por 10 papilas grandes e inclinadas em direção ao centro da BRA e posteriormente por duas papilas menores. Inúmeras pustulações espalhadas uniformemente estão presentes na BRA, algumas poucas alcançando posteriormente a área do velum dorsal e a paredes laterais do teto. Um conjunto de duas ou três papilas pequenas pode ser visualizado em um dos lados da parede lateral do teto bucal, fora da BRA. O velum dorsal é relativamente estreito e interrompido na linha mediana, com papilas presentes em sua margem posteromedial. A zona glandular é bem evidente, cobrindo mais da metade das partes laterais do velum dorsal e cerca da metade de sua parte medial. As fossetas secretoras são densamente distribuídas, sendo as mediais maiores que as laterais.

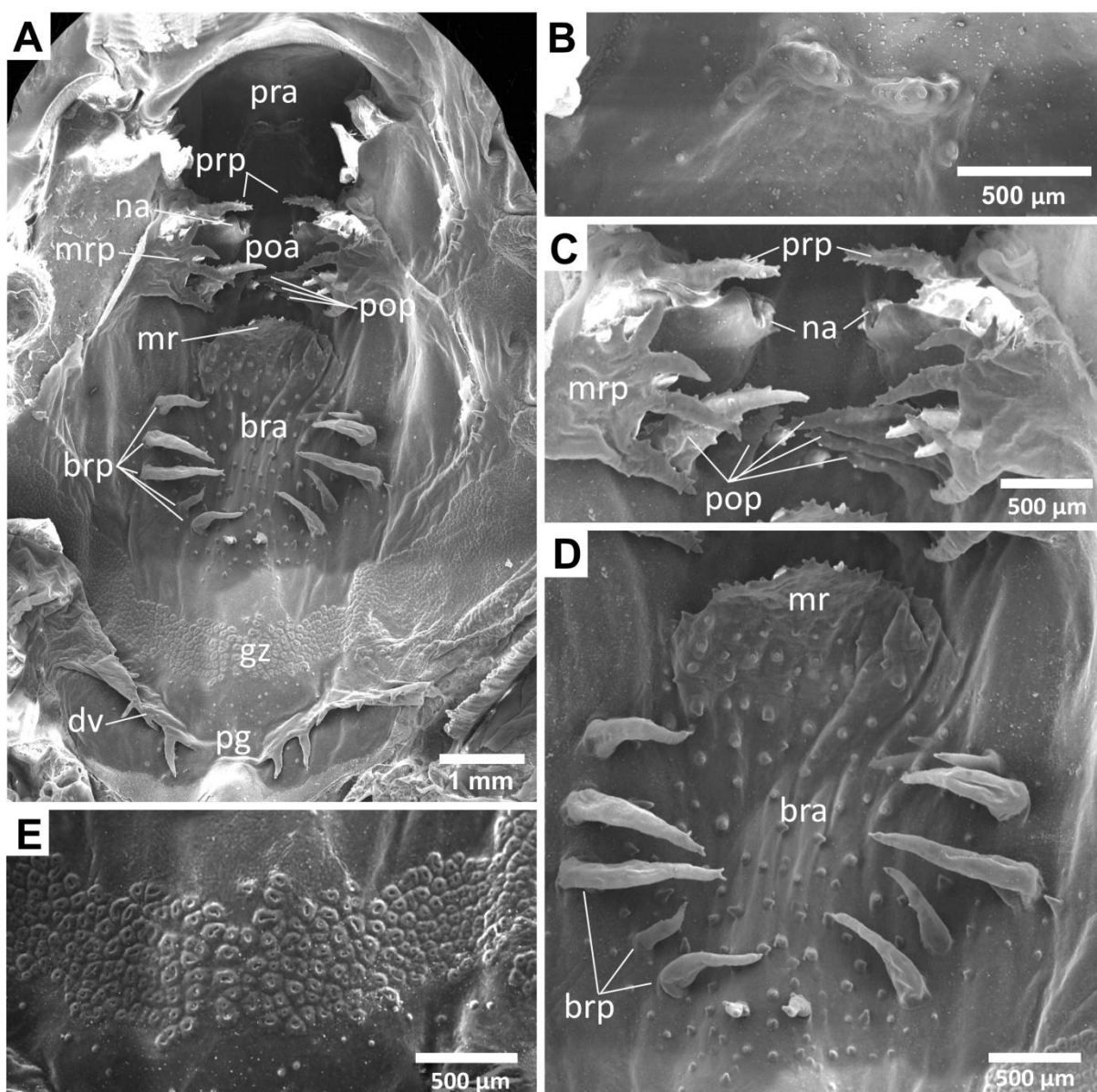


Figura 27 – Microfotografia eletrônica de varredura do teto bucal (A), detalhes da crista da arena pré-nasal (B), arena pós-nasal (C), arena do teto bucal (D) e zona glandular (E) de *Macrogenioglottus alipioi* (estágio 36; MUFAL 9059). Bra = arena do teto bucal, brp = papilas do teto bucal, dv = velum dorsal, gz = zona glandular, mr = crista mediana, mrp = papilas da crista mediana, na = narinas, pg = abertura posteromedial, poa = arena pós-nasal, pop = papilas pós-nasais, pra = arena pré-nasal, prp = papilas pré-nasais.

Piso bucal – O piso bucal (Fig. 28) tem formato triangular, com comprimento e largura equivalentes. Dois pares de papilas infralabiais de tamanhos similares estão presentes, sendo o primeiro par anteromedial e com algumas discretas pustulações em sua superfície; o segundo par está localizado posterolateralmente ao primeiro, é formado por três a quatro projeções secundárias digitiformes e também possuem pustulações superficiais. Quatro papilas linguais, com algumas pustulações em sua superfície, estão alinhadas de modo a formar um semicírculo e podem ser visualizadas sobre o primórdio lingual na região anteromedial do piso bucal. A arena do piso bucal (BFA) tem formato triangular, são rodeadas lateralmente por 24-29 papilas grandes. Na BFA encontra-se cinco a seis papilas maiores junto com igual número de papilas menores. Algumas pustulações estão espalhadas na BFA entre essas papilas, em maior número posteriormente. As bolsas bucais possuem formato de fenda (devido à qualidade do material não é possível afirmar se existem papilas pré-bolsais). A superfície velar equivale a 1/9 do piso bucal com sua margem posterior apresentando nove a 10 projeções digitiformes, em maior concentração na parte medial; um entalhe medial largo é visto medialmente no velum; fossetas secretoras são visualizadas somente na borda do velum e nas suas projeções.

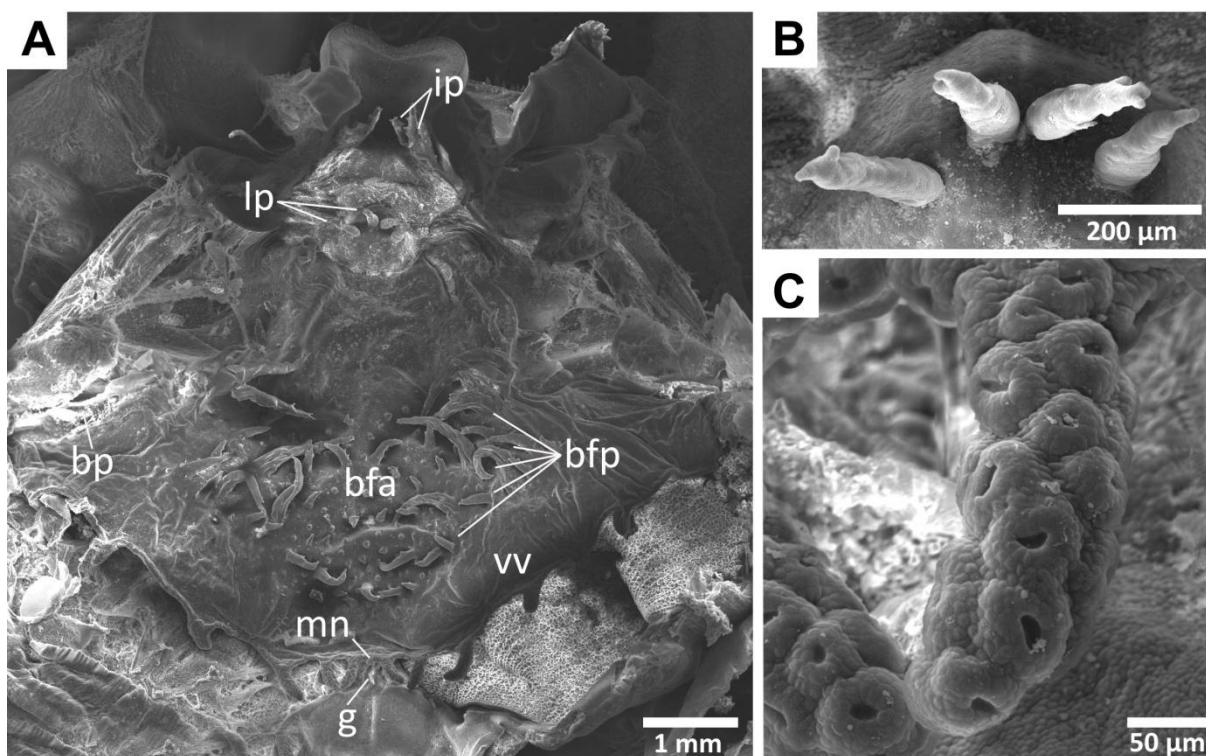


Figura 28 – Microfotografia eletrônica de varredura do piso bucal (A), detalhes das papilas linguais (B) e fossetas secretoras (C) em uma das projeções do velum de *Macrogenioglottus alipioi* (estágio 36; MUFAL 9059). Bfa = arena do piso bucal, bfp = papilas do piso bucal, bp = fenda bucal, g = glote, ip = papilas infralabiaes, lp = papilas linguais, mn = entalhe medial, vv = velum ventral.

4.3.3 Análise filogenética

Do total de 47 caracteres levantados, oito não foram informativos (caracteres 1, 2, 10, 13, 17, 23, 36 e 40). A análise de parcimônia resultou em 21 cladogramas igualmente parcimoniosos com 108 passos cada. O cladograma de consenso estrito apresentou, excluindo os caracteres não informativos, índice de consistência (CI) de 0,57 e índice de retenção (RI) de 0,56 (Figs. 29 e 30).

Duas sinapomorfias, uma de condrocânio e uma de cavidade oral, foram encontradas para a família Odontophrynidae (caráter:estado): largura das *cornua trabeculae* representando menos que 30% de seu comprimento (8:1) e presença de papilas pré-nasais (27:1). Apesar de monofilética, os índices que sustentaram a família apresentaram baixos suportes (*Bootsrap* de 62 e índice de Bremer igual a 4).

Não houve resolução entre os gêneros *Macrogenioglottus* e *Odontophrynus*. Entre as espécies de *Odontophrynus*, apenas o clado formado por *O. americanus* e *O. maisuma* foi sustentado por uma sinapomorfia (presença de duas ou três projeções das papilas laterais à crista, 32:1) com *bootstrap* de 63 e índice de Bremer igual a 1. O gênero *Proceratophrys* revelou ser monofilético (índice de Bremer = 5) suportado por três caracteres sinapomórficos: *foramen opticum* equivalendo a menos de 3% do comprimento do condrocrânio (14:1), grau de divergência das bordas posteriores das placas hipobranquiais igual ou maior que 90° (24:1) e zona glandular dorsal interrompida medialmente (37:1). Desses, só o caráter 24 não foi homoplástico. Dentro de *Proceratophrys*, observou-se um clado formado por *P. schirchi*, *P. cururu*, *P. cristiceps* e *P. moratoi* (índice de Bremer = 5) sustentado por um caráter ambíguo: presença de projeções secundárias no par anteromedial de papilas infralabiais (39:1). Dentro desse clado, por sua vez, *P. cristiceps* apareceu agrupado com *P. moratoi* (índice de Bremer = 7), porém nenhum caráter desse clado foi comum a todas as árvores mais parcimoniosas.

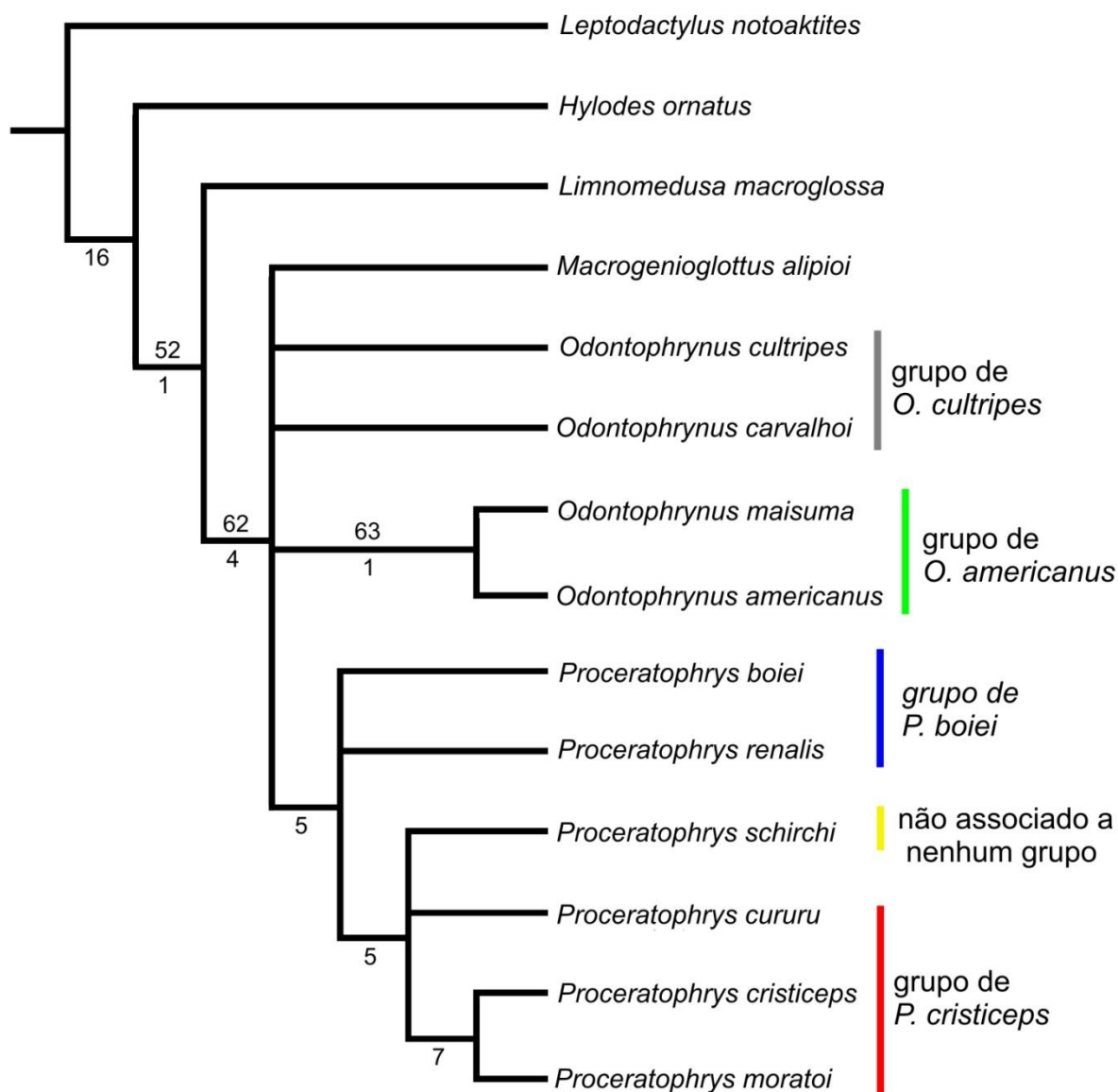


Figura 29 – Cladograma de consenso estrito resultante da análise de Máxima Parcimônia utilizando 47 caracteres de condrocânio e cavidade oral (CI = 0,57; RI = 0,56). Acima dos nós é mostrado os valores de *Bootstrap* (valores abaixo de 50% são omitidos) e abaixo, o índice de Bremer.

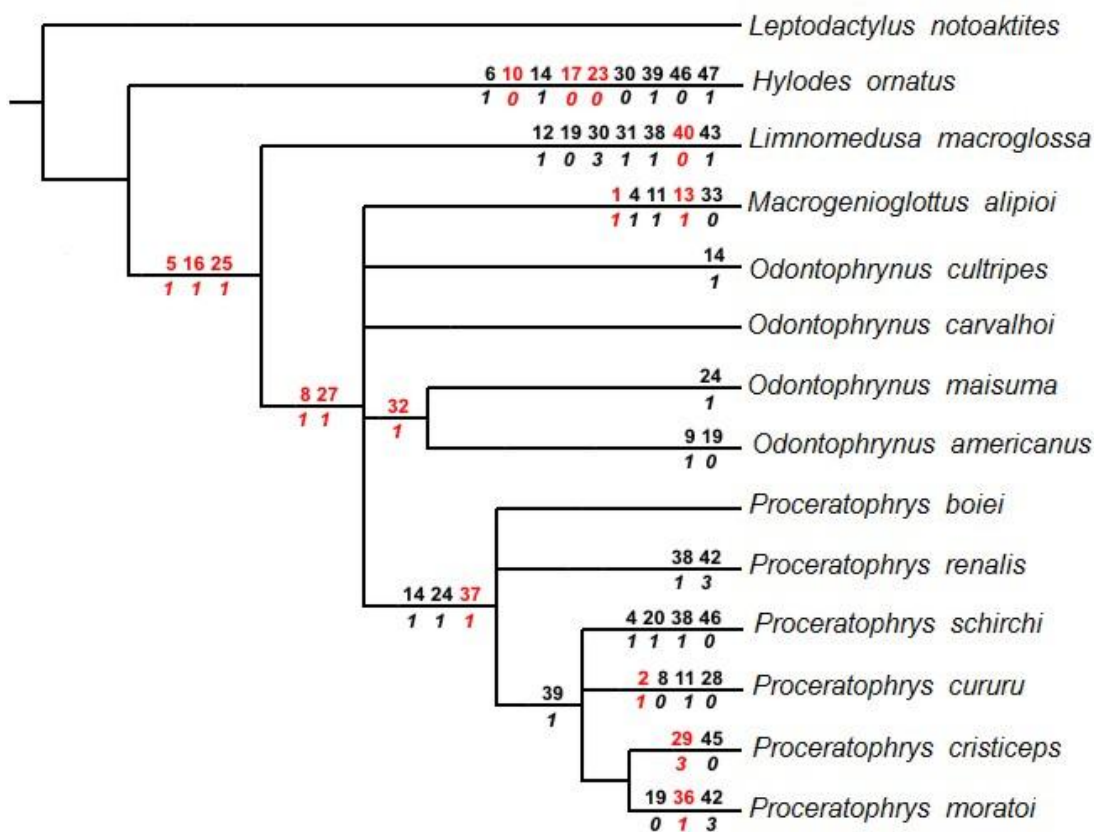


Figura 30 – Cladograma de consenso estrito resultante da análise de Máxima Parcimônia utilizando 47 caracteres de condrocânio e cavidade oral. Acima dos nós é mostrado o código do caráter e abaixo, seu respectivo estado. Em vermelho, sinapomorfias e autapomorfias e em preto, homoplasias.

4.4 Discussão

4.4.1 Condrocânio

Na descrição de *Macrogenioglottus*, Carvalho (1946) já havia sugerido que esse gênero seria mais próximo à *Odontophrynus*, afirmação que foi depois corroborada em estudos de osteologia, morfologia externa do girino, vocalização e cariótipo (Lynch, 1971; Heyer, 1975; Abravaya e Jackson, 1978; Silva et al., 2003). Recentemente, estudos filogenéticos utilizando dados moleculares reforçaram essa assertiva, indicando *Macrogenioglottus* como grupo irmão de *Odontophrynus* e o

clado formado por esses dois gêneros, por sua vez, seriam grupo irmão de *Proceratophrys* (Amaro et al., 2009; Pyron e Wiens, 2011; Teixeira Junior et al., 2012), formando a família Odontophrynidae (*sensu* Pyron e Wiens, 2011). Condrocrânios dessa família são conhecidos para seis espécies de *Odontophrynus* (Fabrezi e Vera, 1997; Haas, 2003; capítulo 2) e seis espécies de *Proceratophrys* (capítulo 3), número equivalente a apenas 30% das espécies conhecidas. Em geral, o condrocrânio de *Macrogenioglottus alipioi* apresentou-se muito similar aos de *Odontophrynus* e *Proceratophrys*, permitindo unir os três gêneros feneticamente pelo seguinte conjunto de caracteres larvais: (1) cartilagem suprarrostral com união dorsolateral entre corpo e ala; (2) presença do *processus lateralis trabeculae*; (3) presença de *processus pseudopyterigoideus*; (4) união “tipo baixa” do *processus ascendens* à cartilagem orbital; (5) presença de *uma comissura quadratoorbitalis*; (6) presença de *processus lateralis hialis*; (7) *processus branquialis* “aberto”; e (8) quarta espícula modificada na forma de uma pequena placa de cartilagem.

Apesar disso, o condrocrânio de *Macrogenioglottus alipioi* mostrou algumas características únicas. O comprimento médio do condrocrânio de *Macrogenioglottus* (13 mm, estágios 27-38) foi maior que *Odontophrynus* (10 mm, estágios 28-38) e quase o dobro que *Proceratophrys* (7 mm, estágios 26-37), refletindo o grande tamanho do girino (Lisboa et al., 2011). A cartilagem suprarrostral possuiu os dois corpos separados medianamente, formando duas peças compactas, enquanto que em *Odontophrynus* e *Proceratophrys* o padrão geral apresentado é o da união ventromedial dos dois corpos. Fabrezi e Vera (1997), não obstante, encontraram os dois corpos do suprarrostral de *O. americanus* separados, a mesma característica foi encontrada em um indivíduo de *O. cultripes* (capítulo 2), porém esses últimos autores sugeriram que isso se deveria a um provável desvio da ontogenia normal, uma vez que só foi encontrada em um único indivíduo de *O. cultripes*. Outra hipótese é que, devido ao aspecto irregular da área (que não ocorre em *M. alipioi*), possa ter ocorrido quebra do segmento de cartilagem que uniam os corpos durante o processo de preparação do material. Isso, entretanto, não se aplica a *Macrogenioglottus*, uma vez que esse caráter foi constante em todos os indivíduos analisados.

Macrogenioglottus apresentou o *processus pseudopterigoideus* mais delgado que os outros dois gêneros. Esse processo pode ocorrer em tamanhos diversos em várias taxa (Haas, 1995; 2003) e sua função parece ainda não ser bem conhecida. Outro caractere incomum visto em *Macrogenioglottus* foi o *processus hyoquadrati* formado por duas projeções. Essa estrutura fica localizada ventralmente no palatoquadrado, logo abaixo do *processus muscularis*, e serve de ponto de articulação com o *processus articularis* do ceratohial (Canatella, 1999), sendo geralmente formado por uma projeção única. Em *Macrogenioglottus*, a projeção secundária é menor e localizada posteriormente a principal, provavelmente reforçando o encaixe do *processus articularis* ao palatoquadrado, diferenciando do padrão de projeção única encontrado em *Odontophrynus* e *Proceratophrys* (Fig. 26).

Todos os três gêneros também apresentaram em comum a presença de uma quarta espícula modificada na forma de uma pequena e polimórfica placa de cartilagem, porém em *Macrogenioglottus* essa estrutura é separada das placas hipobranquiais sendo unida somente ao ceratobranquial IV enquanto que nos outros dois gêneros há uma ligação sicondrótica entre esse elemento e a placas hipobranquiais.

Estudos ecomorfológicos tem evidenciado que girinos com dieta microfágica possuem as cestas branquiais mais desenvolvidas, chegando a ocupar mais de 70% da área total do esqueleto hiobranquial, como ocorre em alguns microhilídeos (Satel e Wassersug, 1981; Vera Candioti, 2007), dando suporte ao denso aparato filtrador. Apesar do girino de *M. alipioi* não ter as especializações encontradas nessas larvas, seus grandes ceratobranquiais com muitas projeções podem indicar uma maior especialização alimentar que nas larvas de *Odontophrynus* e *Proceratophrys*.

4.4.2 Cavidade oral

A cavidade oral de *Macrogenioglottus alipioi* descrita aqui (estágio 36) difere em alguns aspectos da descrita originalmente por Wassersug e Heyer (1988) a partir de indivíduos do estado do Espírito Santo, Brasil (estágio 31; em parênteses): arena pré-nasal com uma crista em formato de U invertido com algumas pustulações em sua margem (arena pré-nasal com uma fileira transversal com oito pustulações), três

a quatro pares de papilas pós-nasais (seis pares), papilas laterais à crista formada por cinco a seis projeções digitiformes (formada por três projeções digitiformes), cerca de 12 papilas circundando a BRA (cerca de 20 papilas), quatro papilas linguais de tamanhos similares (quatro papilas linguais, sendo as laterais maiores que as mediais). Lisboa et al. (2011), ao redescreverem a morfologia externa do girino de *M. alipioi* a partir de indivíduos provenientes de Maceió, Alagoas (a mesma população utilizada aqui), também encontraram diferenças em relação a larva da espécie descrita por Abravaya e Jackson (1978) para o Espírito Santo. Esse fato aponta para a necessidade de se realizar uma revisão taxonômica do gênero, a partir de amostras populacionais que englobem toda sua área de distribuição conhecida (incluindo espécimes topotípicos), para que se possa entender melhor o significado dessas diferenças.

Com relação aos demais gêneros de Odontophrynidae, *Macrogenioglottus* apresentou a cavidade oral muito semelhante à *Odontophrynus* (Wassersug e Heyer, 1988; capítulo 2) se diferenciando por apresentar as papilas laterais à crista formada por cinco a seis projeções digitiformes (três a quatro projeções em *Odontophrynus*) e a BRA com cerca de 12 papilas (24-34 papilas em *Odontophrynus*). Já quanto à *Proceratophrys* (Wassersug e Heyer, 1988; De Sá e Langone, 2002; Vieira et al., 2007; Nascimento et al., 2010; capítulo 4), *Macrogenioglottus* também se distingui pelo menor número médio de papilas na BRA (12 contra 20-30 papilas), pelo velum dorsal relativamente mais estreito (mais longo em *Proceratophrys*) e por apresentar uma zona glandular contínua (interrompida medialmente em *Proceratophrys*).

4.4.3 Análise filogenética

Os caracteres de condrocânio e cavidade oral das 11 espécies aqui estudadas indicaram, ainda que com fraco suporte, o monofiletismo da família Odontophrynidae composta por *Macrogenioglottus*, *Odontophrynus* e *Proceratophrys*, corroborando as hipóteses sugeridas utilizando caracteres moleculares (Amaro et al., 2009; Pyron e Wiens, 2011; Teixeira Junior et al., 2012). Frost et al. (2006) e Grant et al. (2006), também baseado em dados moleculares,

igualmente recuperaram um clado formado por *Odontophrynus* e *Proceratophrys*. Apesar desses trabalhos não terem amostrado *Macrogenioglottus*, para Frost et al. (2006), isso não seria uma grande limitação devido a evidências anteriores que já apontara a similaridade morfológica de *Macrogenioglottus* com *Odontophrynus* (Lynch 1971; Heyer, 1975). Os dois caracteres que suportam o clado, largura das *cornua trabeculae* representando menos que 30% de seu comprimento (revertido em *P. cururu*, ver capítulo 3) e presença de papilas pré-nasais, provavelmente não são exclusivos da família, tendo surgido mais de uma vez nos anuros (e.g., Grosjean et al., 2007; Alcalde et al., 2006; Vera Candiotti, 2008).

Macrogenioglottus e *Odontophrynus*, inclusos em uma politomia, apresentaram-se como grupo irmão de *Proceratophrys*, também corroborando as hipóteses moleculares supracitadas. Lynch (1971) chegou a sinonimizar *Macrogeniolottus* a *Odontophrynus* baseado em similaridade geral (sobretudo osteológica), decisão que foi revertida posteriormente por Heyer (1975). A similaridade desses dois táxons também já foi evidenciada por dados de morfologia larval externa e canto de anúncio (Abravaya e Jackson, 1978) e cariótipo (Silva et al., 2003).

Dentro de *Odontophrynus*, o único clado sustentado por um caráter sinapomórfico (a presença de papilas laterais à crista formada por duas ou três projeções) inclui *O. americanus* e *O. maisuma*, corroborando desse modo o morfogrupo (grupo de *O. americanus*) já proposto por Savage e Cei (1965) baseado, sobretudo, na presença e tamanho das glândulas cutâneas. Não houve resolução para as outras duas espécies, *O. carvalhoi* e *O. cultripes*, inclusas no grupo de *O. cultripes*.

O gênero *Proceratophrys* apresentou-se como monofilético, possuindo três caracteres sinapomórficos, *foramen opticum* equivalendo a menos de 3% do comprimento do condrocrânio, grau de divergência das bordas posteriores das placas hipobranquiais igual ou maior que 90° e zona glandular dorsal interrompida medialmente. Só esse último caráter promoveu mudança de estado não ambígua. Essa região, localizada na extremidade posterior do teto bucal, produz uma secreção mucosa que serve para capturar as partículas alimentares e carregá-las para a área

faringeal (Kenny, 1969). Uma zona glandular interrompida medialmente também foi encontrada em outros táxons não relacionados, como *Rhynophrynus* sp., *Microhyla ornata*, *Leptobrachium yaoshanensis* (= *P. liui*), não existindo uma relação clara entre a forma e o tamanho dessa zona e a função, ecologia e filogenia (Wassersug, 1980).

Proceratophrys moratoi, espécie originalmente alocada em *Odontophrynus* (Jim e Caramaschi, 1980), foi transferida para *Proceratophrys* por Amaro et al. (2009), baseado em análises moleculares de três genes (16S, cyt b e Rag-1). O presente estudo corroborou essa realocação, uma vez que *P. moratoi* apresentou-se incluído em *Proceratophrys* tendo *P. cristiceps* como táxon irmão. Por outro lado, devido à baixa resolução e o pouco número de espécies de *Proceratophrys* amostrado, não foi permitido estabelecer uma relação entre a topologia da árvore com os dois atuais grupos de espécies nela representados (grupos de *P. boiei* e *P. cristiceps*).

A baixa resolução da árvore aqui apresentada, com índices relativamente altos de homoplasia, pode ser explicada, em parte, pelo baixo número de caracteres e principalmente pelos poucos táxons utilizados. Evidências experimentais têm mostrado que quanto maior a quantidade de táxons amostrados mais precisa se torna a estimativa filogenética (Zwickl e Hillis, 2002). Ainda assim, Haas (2003), ao inferir a filogenia de 81 espécies de anuros e quatro de caudados utilizando majoritariamente caracteres larvais, encontrou um alto índice de homoplasia com a grande maioria das resoluções ocorrendo acima do nível de gênero. Apesar do baixo número de caracteres utilizados e de táxons terminais incluídos, os caracteres de condrocânio e cavidade oral utilizados corroboraram as hipóteses filogenéticas propostas majoritariamente a partir de caracteres moleculares, demonstrando, desse modo, a utilidade dos caracteres larvais internos para reconstruções filogenéticas.

Referências

- Abravaya, J.P., Jackson, J.F. (1978): Reproduction in *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho (Anura, Leptodactylidae). *Contrib. Sci.* **298**: 1-9.
- Alcalde, L., Barg, M. (2006): Chondrocranium and cranial muscle morphology in *Lysapsus* and *Pseudis* tadpoles (Anura: Hylidae: Hylinae). *Acta Zool.* **87**: 91-100.
- Alcalde, L., Blotto, L.B. (2006): Chondrocranium, cranial muscles and buccopharyngeal morphology on tadpoles of the controversial leptodactylid frog *Limnomedusa macroglossa* (Anura: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia* **27**: 241-253.
- Alcalde, L., Candiotti, F.V., Kolenc, F., Borteiro, C., Baldo, D. (2011): Cranial anatomy of tadpoles of five species of *Scinax* (Hylidae, Hylinae). *Zootaxa* **2787**, 19-36.
- Alcalde, L., Natale, G.S., Cajade, R. (2006) The tadpole of *Physalaemus fernandezae* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetol. J.* **16**: 203-211.
- Alcalde, L., Rosset, S.D. (2003): Descripción y comparación del condrocraáneo en larvas de *Hyla raniceps* (Cope, 1862), *Scinax granulatus* (Peters, 1871) y *Scinax squalirostris* (A. Lutz, 1925) (Anura: Hylidae). *Cuad. Herpetol.* **17**: 33-50.
- Altig, R., McDiarmid, R.W. (1999): Diversity: Familial and Generic Characterizations. In: Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae, p. 295-337. McDiarmid, R., Altig, R., Eds, The University of Chicago Press.
- Amaro, R.C., Pavan, D., Rodrigues, M.T. (2009): On the generic identity of *Odontophrynus moratoi* Jim & Caramaschi, 1980 (Anura, Cycloramphidae). *Zootaxa* **2071**, 61-68.
- Bilate, M., Costa, P.N., Weber, L.N. (2012): The tadpole of the hylodid frog *Hylodes ornatus* (Bokermann, 1967), including chondrocranium description, and advertisement call. *Zootaxa* **3249**: 60-66.
- Bourgeois, P.A. (2010): Amphibia, Anura, Cycloramphidae, *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho, 1946: Distribution extension, state of Alagoas, northeastern Brazil. *Check List* **6**: 187-188.
- Bremer, K. (1994): Branch Support and Tree Stability. *Cladistics* **10**: 295-304.
- Cannatella, D.C. (1999): Architecture: Cranial and Axial Musculoskeleton. In: Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae, p. 52-91. McDiarmid, R., Altig, R., Eds, The University of Chicago Press.
- Carvalho, A.L. (1946): Um novo gênero de ceratofridídeo do sudeste baiano (Amphibia, Anura, Ceratophrydidae). *Bol. Mus. Nac. N.S. Zool* **73**: 1-17.

- D'Heursel, A., Haddad, C.F.B. (2007): Anatomy of the Oral Cavity of Hylid Larvae from the Genera *Aplastodiscus*, *Bokermannohyla*, and *Hypsiboas* (Amphibia, Anura): Description and Systematic Implications. *J. Herpetol.* **41**: 458-468.
- De Sá, R.O., Hill, S. (1998): Chondrocranial anatomy and skeletogenesis in *Dendrobates auratus* (Anura: Dendrobatidae). *J. Herpetol.* **32**: 205-210.
- De Sá, R.O., Langone, J.A. (2002): The Tadpole of *Proceratophrys avelinoi* (Anura: Leptodactylidae). *J. Herpetol.* **3**: 490-494.
- De Sá, R.O., Langone, J.A., Segalla, M.V. (2007): The tadpole of *Leptodactylus notoaktites* Heyer, 1978 (Anura, Leptodactylidae). *South American Journal of Herpetology* **2**: 69-75.
- Dingerkus, G., Uhler, L.D. (1977): Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol.* **52**: 229-232.
- Fabrezi, M., Vera, R. (1997): Caracterización morfológica de larvas de anuros del Noroeste Argentino. *Cuad. Herpetol.* **11**: 37-49.
- Farris, J. S. (1989): The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* **5**: 417-419
- Felsenstein, J. (1985): Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* **39**: 783-791.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., De Sá, R., 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. *B. Am. Mus. Nat. Hist.* **297**: 1-370.
- Goloboff, P., Farris, J., Nixon, K. (2003): T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology.
- Gosner, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* **16**: 183-190.
- 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: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **299**: 1-262.
- Grosjean, S., Glos, J., Teschke, M., Glaw F., Vences, M. (2007): Comparative larval morphology of Madagascan toadlets of the genus *Scaphiophryne*: phylogenetic and taxonomic inferences. *Zool. J. Linn. Soc.* **151**: 555-576.
- Haas, A. (1995): Cranial features of dendrobatid larvae (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *J. Morphol.* **224**: 241-264.

- Haas, A. (1997): The larval hyobranchial apparatus of discoglossoid frogs: Its structure and bearing on the systematics of the Anura (Amphibia: Anura). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **35**: 179-197.
- Haas, A. (2003): Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics* **19**: 23-89.
- Heyer, W.R. (1975): A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithson. Contrib. Zool.* **199**: 1-55.
- Kenny, J.S. (1969): Feeding mechanisms in anuran larvae. *J. Zool.* **157**: 225-246.
- Kluge, A.G., Farris, J.S. (1969): Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* **18**: 1-32.
- Larson, P.M., De Sá, R.O. (1998): Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (Leptodactylidae: Leptodactylinae): its utility in phylogenetic reconstruction. *J. Morphol.* **238**: 287-305.
- Lisboa, B.S., Nascimento, F.A.C., Skuk, G.O. (2011): Redescription of the tadpole of *Macrogenioglottus alipioi* (Anura: Cycloramphidae), a rare and endemic species of the Brazilian Atlantic Forest. *Zootaxa* **3046**: 67-68.
- Lynch, J.D. (1971): Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Misc. Publ. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist.* **53**: 1-238.
- Miranda, N.E.O. (2009): Microanatomia da cavidade bucal e condrocânio de girinos de *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae): descrição e implicações para a filogenia do gênero. Dissertação de mestrado. Brasília, Universidade de Brasília.
- Miranda-Ribeiro, A. (1920): Algumas considerações sobre o gênero *Ceratophrys* e suas espécies. *Rev. Mus. Paul.* **12**: 289-304.
- Nascimento F.A.C., Lisboa, B.S., Skuk, G.O., De Sá, R.O. (2010): Description of the tadpole of *Proceratophrys renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Anura: Cycloramphidae). *South American Journal of Herpetology* **5**: 241-248.
- Prado, V.H.M. (2006): Padrões históricos na estruturação de uma comunidade de girinos (Amphibia, Anura). Dissertação de mestrado. São José do Rio Preto, Universidade Estadual Paulista.
- Provete, D.B., Garey, M V., Dias, N.Y.N., Rossa-Feres, D.C. (2011): The tadpole of *Physalaemus moreirae* (Anura: Leiuperidae). *Herpetologica* **67**: 258-270.
- Púgener L.A., Maglia A.M., Trueb L. (2003): Revisiting the contribution of larval characters to an analysis of phylogenetic relationships of basal anurans. *Zool. J. Linn. Soc.* **139**: 129-155.

- Pyron, R.A., Wiens, J.J. (2011): A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Mol. Phylogenet. Evol.* **61**: 543-583.
- Reig, O.A. (1972): *Macrogenioglottus* and the South American Bufonoid toads In: *Evolution in the Genus Bufo*, p. 14-36. Blair, W.F., Ed, University of Texas Press.
- Reinhardt, J., Lütken, C. (1862 "1861"): Bidrag til Kundskab om Brasiliens Padder og Krybdyr. *Vidensk. Meddel. Naturhist. Foren. Kjøbenhavn*, 143-242, pls. 3-6.
- Ruggeri, J., Weber, L.N. (2012): A survey of the internal oral features and external morphology of *Physalaemus* larvae (Anura, Leptodactylidae). *Zootaxa* **3200**: 1-26.
- Satel, S.L., Wassersug, R.J. (1981): On the relative sizes of the buccal floor depressor and levator musculature in tadpoles. *Copeia* **1981**: 129-137.
- Savage, J.M., Cei, J.M. (1965): A review of the leptodactylid frog genus *Odontophrynus*. *Herpetologica* **21**: 178-195.
- Silva, A.P.Z., Haddad, C.F.B, Kasahara, S. (2003): Chromosome banding *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho, 1946 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), with comments on its taxonomic position. *Bol Mus. Nac., NS, Zool.* **499**: 1-9.
- Sokol, O.M. (1981): The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. *J. Morphol.* **169**: 161-183.
- Swofford, D.L. (2002): PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Teixeira Junior, M.T, Amaro, R.C., Recoder, R.S., Vechio, F.D., Rodrigues, M.T. (2012): A new dwarf species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura, Cycloramphidae) from the highlands of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Zootaxa* **3551**: 25-42.
- Tiburcio, I.C.S., Lisboa, B.S., Haddad, C.F.B. (2008): Amphibia, Anura, Cycloramphidae, *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho, 1946: Distribution extension, state of São Paulo and Alagoas, Brazil. *Check List* **4**: 455-457.
- Vera Candiotti M.F. (2008): Larval Anatomy of Andean tadpoles of *Telmatobius* (Anura: Ceratophryidae) from Northwestern Argentina. *Zootaxa* **1938**: 40-60.
- Vera Candiotti, M.F. (2007): Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: systematic relevance and correlation with feeding habits. *Zootaxa* **1600**: 1-175.
- Vieira, W.L.S., Vieira, K.S., Santana, G.G. (2007): Description of the tadpole of *Proceratophrys cristiceps* (Anura: Cycloramphidae, Odontophrynini). *Zootaxa* **1397**: 17-24.

Wassersug, R.J. (1976): Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* **48**: 1-23.

Wassersug, R.J. (1980): Internal oral features of larvae from eight families: functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* **68**: 1-146.

Wassersug, R.J., Heyer, W.R. (1988): A survey of internal oral features of Leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithson. Contrib. Zool.* **457**: 1-99.

Zwick, D.J., Hillis, D.M. (2002): Increased Taxon Sampling Greatly Reduces Phylogenetic Error. *Syst. Biol.* **51**: 588-98.

5 CONCLUSÕES

O presente estudo incluiu 11 das 41 espécies conhecidas da família Odontophrynidae. Apesar desta limitação, pode-se notar que os condrocânios e cavidades orais dos três gêneros neotropicais *Odontophrynus*, *Proceratophrys* e *Macrogenioglottus* variaram principalmente intergenericamente.

As espécies do gênero *Odontophrynus* apresentaram uma grande similaridade morfológica tanto de condrocânio como de cavidade oral. Alguns caracteres (como o comprimento relativo do *processus pseudopyterigoideus*, a forma da divergência das placas hipobranquiais, número de papilas pós-nasais e número de projeções das papilas laterais à crista) corroboraram, em parte, a existência de dois dos três morfogrupos de espécies (grupos de *O. americanus* e *O. cultripes*) enquanto outros caracteres variaram em níveis populacionais e até individuais.

Em *Proceratophrys*, por outro lado, alguns dos morfogrupos do gênero não foram sustentados (ex., grupo de *P. cristiceps*). Alguns caracteres mostraram-se úteis na diagnose de algumas espécies (como em *P. cururu*) e outros (como a interrupção medial da zona glandular dorsal) foram apontados como prováveis sinapomorfias do gênero.

O gênero *Macrogenioglottus* apresentou alguns caracteres exclusivos, como o comprimento total do condrocânio bem maior, os corpos da cartilagem suprarrostral separados medialmente, o *processus hioquadrati* formado por duas projeções e a quarta espícula não ligada ao hipobranquiais. Adicionalmente, foram encontradas diferenças na cavidade oral dos espécimes de Alagoas e do Espírito Santo, o que poderia indicar a existência de mais de um táxon sob o nome de *M. alipioi*.

Apesar do número limitado de caracteres e terminais, a hipótese filogenética aqui proposta com caracteres larvais internos apresentou (ao menos ao nível de família e gênero) resultados consistentes com as hipóteses filogenéticas prévias baseadas majoritariamente em dados moleculares.

O presente estudo reforçou resultados de trabalhos anteriores quanto à utilização de caracteres larvais internos para o entendimento das relações filogenéticas dos anuros.

6 REFERÊNCIAS

AB'SABER, A. N. Domínios morfoclimáticos e províncias fitogeográficas do Brasil. **Orientação**, v. 3, p. 45-48, 1967.

ABRAVAYA, J. P.; JACKSON, J. F. Reproduction in *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho (Anura, Leptodactylidae). **Natural History Museum of Los Angeles County - Contributions in Science**, v. 298, p. 1-9, 1978.

AGUILAR, C.; SIU-TING, K.; VENEGAS, P. The rheophilous tadpole of *Telmatobius atahualpai* Wiens, 1993 (Anura: Ceratophryidae). **South American Journal of Herpetology**, v. 2, p. 165-174, 2007.

ALCALDE L.; ROSSET, S. D. Descripción y comparación del condrocráneo en larvas de *Hyla raniceps* (Cope, 1862), *Scinax granulatus* (Peters, 1871) y *Scinax squalirostris* (A. Lutz, 1925) (Anura: Hylidae). **Cuadernos de Herpetología**, v.17, p. 33-49, 2003.

ALCALDE, L. et al. Cranial anatomy of tadpoles of five species of *Scinax* (Hylidae, Hylinae). **Zootaxa**, n. 2787, p. 19-36, 2011.

ALCALDE, L. et al. The tadpole of *Physalaemus fernandezae* (Anura: Leptodactylidae). **Herpetological Journal**, v. 16, p. 203-211, 2006.

ALCALDE, L.; BARG, M. Chondrocranium and cranial muscle morphology in *Lysapsus* and *Pseudis* tadpoles (Anura: Hylidae: Hylinae). **Acta Zoologica**, v. 87, p. 91-100, 2006.

ALCALDE, L.; BLOTTO, L. B. Chondrocranium, cranial muscles and buccopharyngeal morphology on tadpoles of the controversial leptodactylid frog *Limnomedusa macroglossa* (Anura: Leptodactylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 27, p. 241-253, 2006.

ALTIG, R.; MCDIARMID, R. W. Diversity: Familial and Generic Characterizations. In: MCDIARMID, R.; ALTIG, R. (Eds.). **Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae**. Chicago: The University of Chicago Press, 1999. p. 295-337.

AMARO, R. C.; PAVAN, D.; RODRIGUES, M. T. On the generic identity of *Odontophrynus moratoi* Jim & Caramaschi, 1980 (Anura, Cycloramphidae). **Zootaxa**, n. 2071, p. 61-68, 2009.

ANANIAS, F. et al. Unusual primitive heteromorphic ZZ/ZW sex chromosomes in *Proceratophrys boiei* (Anura, Cycloramphidae, Alsodinae), with description of C-band interpopulational polymorphism. **Hereditas**, v. 144, p. 206-212, 2007.

ANDRADE, G. A. et al. Estudos de girinos no Brasil: histórico, conhecimento atual e perspectivas. In: NASCIMENTO, L. B.; OLIVEIRA, M. E. (Eds.). **Herpetologia no Brasil II**. Belo Horizonte, Sociedade Brasileira de Herpetologia, 2007, p. 127-145.

ÁVILA, R. W. et al. 2011. A new species of *Proceratophrys* (Anura: Cycloramphidae) from western Brazil. **Zootaxa**, v. 2890, p. 20-28, 2011.

ÁVILA, R. W.; PANSONATO, A.; STRÜSSMANN, C. 2012. A new species of *Proceratophrys* (Anura: Cycloramphidae) from midwestern Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 46, p. 466-472, 2012.

BARRASSO, D. A. et al. External morphology, chondrocranium, cranial muscles, and buccopharyngeal features of tadpoles of *Pleurodema thaul* (Anura: Leiuperidae): a comparison with *P. bufoninum*. **Herpetologica**, v. 68, p. 48-59, 2012.

BEÇAK, M. L.; BEÇAK, W. Studies on polyploid amphibians. Karyotype evolution and phylogeny of the genus *Odontophrynus*. **Journal of Herpetology**, v. 8, p. 336-341, 1974.

BEÇAK, M. L.; DENARO, L.; BEÇAK, W. Polyploidy and mechanisms of karyotypic diversification in amphibians. **Cytogenetics**, v. 9, p. 225-238, 1970.

BEÇAK, M.L.; BEÇAK, W.; RABELLO, M. N. Cytological evidence of constant tetraploidy in the bisexual South American frog *Odontophrynus americanus*. **Chromosoma**, v. 19, p.188-193, 1966.

BILATE, M.; COSTA, P. N.; WEBER, L. N. The tadpole of the hylodid frog *Hylodes ornatus* (Bokermann, 1967), including chondrocranium description, and advertisement call. **Zootaxa**, n. 3249, p. 60-66, 2012.

BORTEIRO, C. et al. A diploid surrounded by polyploids: tadpole description, natural history and cytogenetics of *Odontophrynus maisuma* Rosset from Uruguay (Anura: Cycloramphidae). **Zootaxa**, n. 2611, p. 1-15, 2010.

BOURGEOIS, P. A. Amphibia, Anura, Cycloramphidae, *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho, 1946: Distribution extension, state of Alagoas, northeastern Brazil. **Check List**, v. 6, 187-188, 2010.

BRANDÃO R. A.; BATISTA, G. Descrição do girino de *Odontophrynus salvatori* (Anura, Leptodactylidae). **Iheringia Série Zoologia**, v. 89, p.165-170, 2000.

BREMER, K. Branch Support and Tree Stability. **Cladistics**, v. 10, p. 295-304, 1994.

CAMURUGI, F. et al. Anurans of the Reserva Ecológica da Michelin, Municipality of Igrapiúna, State of Bahia, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 10, p. 305-312, 2010.

CANNATELLA, D. C. Architecture: Cranial and Axial Musculoskeleton, In: MCDIARMID, R.; ALTIG, R. (Eds.). **Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae**. Chicago: The University of Chicago Press, 1999. p. 52-91.

CARAMASCHI, U. Nova espécie de *Odontophrynus* Reinhardt & Lütken, 1862 do Brasil Central (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia**, v. 367, p. 1-8, 1996.

CARAMASCHI, U.; NAPOLI, M. F. Taxonomic revision of the *Odontophrynus cultripes* species group, with description of a new related species (Anura, Cycloramphidae). **Zootaxa**, n. 3155, p. 1-20, 1012.

CARVALHO, A. L. Um novo gênero de ceratofridídeo do sudeste baiano. **Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia**, v. 73, p. 1-18, 1946.

CEI, J. M. "Amphibians of Argentina". **Monitore Zoologica Italiano, New Series Monografia**, v. 2, p. 1-609, 1980.

CEI, J. M. Additional notes to "Amphibians of Argentina": An update, 1980-1986. **Monitore Zoologica Italiano, New Series**, v. 21, p. 209-272, 1987.

CEI, J. M. Un nuevo y peculiar *Odontophrynus* de la Sierra de Guasayan, Santiago del Estero, Argentina (Anura, Leptodactylidae). **Cuadernos de Herpetología**, v. 1, p.1-13, 1985.

CEI, J. M.; RUIZ, I. R. G.; BEÇAK, W. *Odontophrynus barrioi*, a new species of Anuran from Argentina. **Journal of Herpetology**, v. 16, p. 97-102, 1982.

CONDEZ, T. H.; SAWAYA, R. J.; DIXO, M. Herpetofauna dos remanescentes de Mata Atlântica da região de Tapiraí e Piedade, SP, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 9, p. 1-29, 2009.

CRUZ, C. A. G.; NAPOLI, M. F. A new species of smooth horned frog, genus *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro (Amphibia: Anura: Cycloramphidae), from the Atlantic Rainforest of eastern Bahia, Brazil. **Zootaxa**, n. 2660, p. 57-67, 2010.

CRUZ, C. A. G.; NUNES, I.; JUNCÁ, F. A. Redescription of *Proceratophrys cristiceps* (Müller, 1883) (Amphibia, Anura, Odontophrynidae), with Description of Two New Species without Eyelid Appendages from Northeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 7, p. 110-122, 2012.

D'HEURSEL, A.; DE SÁ, R. Comparing the tadpoles of *Hyla geographica* and *Hyla semilineata*. **Journal of Herpetology**, v. 33, p. 353-361, 1999.

D'HEURSEL, A.; HADDAD, C. F. B. Anatomy of the oral cavity of hylid larvae from the genera *Aplastodiscus*, *Bokermannohyla*, and *Hypsiboas* (Amphibia, Anura): description and systematic implications. **Journal of Herpetology**, v. 41, p. 458-468, 2007.

DE BEER, G. R. **The development of the vertebrate skull**. Oxford: University Press, 1937. 760p.

DE JONGH, H. J. Functional morphology of the jaw apparatus of larvae and metamorphosing *Rana temporaria* L. **Netherlands Journal of Zoology**, v. 18, p. 1-103, 1968.

DE SÁ R. O.; HILL, S. Chondrocranial anatomy and skeletogenesis in *Dendrobates auratus* (Anura: Dendrobatidae). **Journal of Herpetology**, v. 32, p. 205-210, 1998.

DE SÁ, R. O. Chondrocranial structure and adaptations in anuran larvae. **Journal of Morphology**, v. 220, p. 341, 1994.

DE SÁ, R. O.; LANGONE, J. A.; SEGALLA, M. V. The tadpole of *Leptodactylus notoaktites* Heyer, 1978 (Anura, Leptodactylidae). **South American Journal of Herpetology**, v. 2, p. 69-75, 2007.

DE SÁ, R. O.; LANGONE, J. The tadpole of *Proceratophrys avelinoi* (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Herpetology**, v. 36, p. 490-494, 2002.

DI TADA, I.E. et al. *Odontophrynus achalensis*, una nueva especie de anfibio de La Pampa de Achala (Cordoba, Argentina). **Historia Natural, Corrientes**, v. 4, p. 149-155, 1984.

DINGERKUS, G.; UHLER, L.D. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. **Stain Technology**, v. 52, p. 229-232, 1977.

DUELMANN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. 2 ed. Johns Baltimore. Hopkins University Press, 1994. 670p.

DUGÉS, A. Recherches sur l'osteologie et la myologie des batraciens a leurs differens ages. **Mémoires de L'Académie Royale de L'Institute de France, Sci. Math. Phys.**, v. 6, p. 1-216, 1834.

ECHEVERRÍA, D. D.; LAVILLA, E. O. Internal oral morphology of tadpoles of *Dermatonotus muelleri* and *Elachistocleis bicolor*. **Journal of Herpetology**, v. 34, p. 517-523, 2000.

ETEROVICK, P. C.; BARROS, I. S. Niche occupancy in south-eastern Brazilian tadpole communities in montane meadow streams. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 439-448, 2003.

ETEROVICK, P. C.; FERNANDES, G. W. Tadpole distribution within montane meadow streams at Serra do Cipó, southeastern Brazil: ecological or phylogenetic constraints? **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 683-693, 2001.

- ETEROVICK, P. C.; SAZIMA, I. New species of *Proceratophrys* (Anura: Leptodactylidae) from southeastern Brazil. **Copeia**, v. 1998, p. 159-164, 1998.
- FABREZI, M.; VERA, R. Caracterización morfológica de larvas de anuros del nordeste Argentino. **Cuadernos de Herpetología**, v. 11, p. 37-49, 1997.
- FAIVOVICH, J. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). **Cladistics**, v. 18, p. 367-393, 2002.
- FARRIS, J. S. The retention index and the rescaled consistency index. **Cladistics**, v. 5, p. 417-419, 1989.
- FATORELLI, P. et al. Description, microhabitat and temporal distribution of the tadpole of *Proceratophrys tupinamba* Prado and Pombal, 2008. **Zootaxa**, n. 2684, p. 57-62, 2010.
- FELSENSTEIN, J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. **Evolution**, v. 39, p. 783-791, 1985.
- FORMAS, J. R.; BRIEVA, L. M. The tadpoles of *Alsodes vanzolinii* and *A. verrucosus* (Anura: Leptodactylidae) with descriptions of their internal oral and chondrocranial morphology. **Amphibia-Reptilia**, v. 25, p. 151-164, 2004.
- FROST, D. R. **Amphibian Species of the World: an Online Reference**. Version 5.6 (9 January, 2013), American Museum of Natural History, New York, 2013. Disponível em: <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>>. Acesso em 11 de jan. 2013.
- FROST, D. R. et al. The amphibian tree of life. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 297, p. 1-370, 2006.
- GIARETTA, A. A.; SAZIMA I. Nova espécie de *Proceratophrys* Mir. Rib. do Sul de Minas Gerais, Brasil (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 53, p. 13-19, 1993.
- GIARETTA, A. A.; BERNARDE, P. S.; KOKUBUM, M. N. C. A new species of *Proceratophrys* (Anura: Leptodactylidae) from the Amazon Rain Forest. **Journal of Herpetology**, v. 34, p. 173-178, 2000.
- GOLOBOFF, P.; FARRIS, J.; NIXON, K. **T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology**, 2003. Disponível em: <<http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>>. Acesso em: 15 jan. 2013.
- GOSNER, K. L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. **Herpetologica**, v. 16, p. 183-190, 1960.
- GRADWELL, N. Description of the tadpole of *Phrynomerus annectens*, and comments on its gill irrigation mechanism. **Herpetologica**, v. 30, p. 53-62, 1974.

GRANT, T. et al. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). **Bulletin American Museum of Natural History**, v. 299, p. 1-262, 2006.

GRIFFITHS, I. The phylogeny of the Salientia. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 38, p. 241-292, 1963.

GRIFFITHS, I.; CARVALHO, A. L. On the validity of employing larval characters as major phyletic indices in Amphibia, Salientia. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 25, p. 115-121, 1965.

GROSJEAN, S. et al. Comparative larval morphology of Madagascan toadlets of the genus *Scaphiophryne*: phylogenetic and taxonomic inferences. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 151, p. 555-576, 2007.

GROSJEAN, S.; VENCES, M.; DUBOIS, A. Evolutionary significance of oral morphology in the carnivorous tadpoles of tiger frogs, genus *Hoplobatrachus* (Ranidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 81, p. 171-181, 2004.

HAAS, A. Cranial features of dendrobatid larvae (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). **Journal of Morphology**, v. 224, p. 241-264, 1995.

HAAS, A. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). **Cladistics**, v. 19, p. 23-89, 2003.

HAAS, A. The larval hyobranchial apparatus of discoglossoid frogs: Its structure and bearing on the systematics of the Anura (Amphibia: Anura). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 35, p. 179-197, 1997.

HAAS, A.; RICHARDS, S. J. Correlations of cranial morphology, ecology, and evolution in Australian suctorial tadpoles of the genera *Litoria* and *Nyctimystes* (Amphibia: Anura: Hylidae: Pelodyadinae). **Journal of Morphology**, v. 238, p. 109-141, 1998.

HEYER, W. R. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. **Smithsonian Contributions to Zoology**, v. 199, p. 1-55, 1975.

HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. 2006. **Análise da estrutura dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu Editora São Paulo, 2006. 637p.

ISECKSOHN, E.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L. Notas sobre o girino de *Proceratophrys boiei* (Wied) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 39, p. 233-236, 1979.

IZECKSOHN, E.; CARVALHO-E-SILVA, S. P.; DEISS, I. O osteocrânio de *Proceratophrys boiei* (Wied-Neuwied), *P. appendiculata* (Günther), *P. melanopogon*

(Miranda-Ribeiro) e *P. laticeps* Izecksohn & Peixoto (Anura, Leptodactylidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, p. 225-229, 2005.

IZECKSOHN, E.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L. Sobre *Proceratophrys appendiculata* e algumas espécies afins (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Revista Universidade Rural, Série Ciências da Vida, Seropédica**, v. 20, p. 37-54, 1998.

KENNY, J. S. Feeding mechanisms in anuran larvae. **Journal of Zoology**, v. 157, p. 225-246, 1969.

KLUGE, A. G.; FARRIS, J. S. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. **Systematic Zoology**, v. 18, p. 1-32, 1969.

KOLENC, F. et al. Comparative larval morphology of eight species of *Hypsiboas* Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from Argentina and Uruguay, with a review of the larvae of this genus. **Zootaxa**, n. 1927, p. 1-66, 2008.

KWET, A.; FAIVOVICH, J. *Proceratophrys bigibbosa* species group (Anura: Leptodactylidae), with description of a new species. **Copeia**, v. 1, p. 203-215, 2001.

LARSON, P. M. Chondrocranial development in larval *Rana sylvatica* (Anura: Ranidae): a morphometric analysis of cranial allometry and ontogenetic shape change. **Journal of Morphology**, v. 252, p. 131-144, 2002.

LARSON, P. M. Chondrocranial morphology and ontogenetic allometry in larval *Bufo americanus* (Anura, Bufonidae). **Zoomorphology**, v. 123, p. 95-106, 2004.

LARSON, P. M. Ontogeny, phylogeny, and morphology in anuran larvae: a morphometric analysis of cranial development and evolution in *Rana* larvae (Anura: Ranidae). **Journal of Morphology**, v. 264, p. 34-52, 2005.

LARSON, P. M. The chondrocrania of North American *Rana* larvae (Anura: Ranidae): a morphological comparison. **Acta Zoologica-Stockholm**, v. 89, p. 279-288, 2008.

LARSON, P. M.; DE SÁ, R. O.; ARRIETA, D. Chondrocranial, hyobranchial and internal oral morphology in larvae of the basal bufonid genus *Melanophryniscus* (Amphibia: Anura). **Acta Zoologica**, v. 84, p. 145-154, 2003.

LARSON, P.M.; DE SÁ, R. O. Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (Leptodactylidae: Leptodactylinae): Its utility in phylogenetic reconstruction. **Journal of Morphology**, v. 238, p. 287-305, 1998.

LATASTE, F. M. Étude sur le Discoglosse. **Actes de la Socié Linnéenne de Bordeaux**, v. 33, p. 275-341, 1879.

LATASTE, F. M. Quelques observations sur lês têtards dès batraciens anoures. **Bulletin de la Société zoologique de France**, p. 1-6, 1877.

- LATASTE, F. M. Sur La position de La gente branquiale chez le têtard Du Bombinator igneus. **Actes de la Socié Linnenne de Bordeaux**, v. 31, p. 1-3, 1876.
- LAVILLA, E. O.; DE SÁ, R. O. Chondrocranium and visceral skeleton of *Atelopus tricolor* and *Atelophryniscus chrysophorus* (Anura: Bufonidae) tadpoles. **Amphibia-Reptilia**, v. 22, p.167-177, 2001.
- LAVILLA, E. O.; DE SÁ, R. O. Estructura del condrocraqueo y esqueleto visceral de larvas de *Pseudis minuta* (Anura: Pseudidae). *Alytes*, v. 16, p.139-147, 1999.
- LAVILLA, E. O.; FABREZI, M. Anatomía craneal de larvas de *Lepidobatrachus llanensis* y *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). **Acta Zoologica lilloana**, v. 42, p. 5-11, 1992.
- LAVILLA, E. O.; LANGONE, J. A. Estructura del condrocraqueo y esqueleto visceral de larvas de *Elachistocleis bicolor* (Valenciennes, 1838) (Anura: Microhylidae). **Cuadernos de Herpetología**, v. 9, p. 45-49, 1995.
- LIMESES, C.E. La musculatura del muslo en los Ceratofrínidos y formas afines, con un análisis crítico sobre la significación de los caracteres miológicos en la sistemática de los Anuros superiores. **Contribuciones Científicas de la Universidad de Buenos Aires (Zoologia)**, v. 1, p. 193-245, 1964.
- LIMESES, C.E. La musculatura mandibular en los Ceratofrínidos y formas afines (Anura, Ceratophrynidae). **Physis**, v. 25, p. 41-58, 1965.
- LISBOA, B. S.; NASCIMENTO, F. A. C.; SKUK, G. O. Redescription of the tadpole of *Macrogenioglottus alipioi* (Anura: Cycloramphidae), a rare and endemic species of the Brazilian Atlantic Forest. **Zootaxa**, n. 3046, p. 67-68, 2011.
- LYNCH, J. D. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. **University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication**, v. 53, p.1-238, 1971.
- MAGLIA, A. M.; PUGENER, L. A.; TRUEB, L. Comparative development of anurans: using phylogeny to understand ontogeny. **American Zoologist**, v. 41, p. 538-551, 2001.
- MARTINO, A. L.; SINSCH, U. Speciation by polyploidy in *Odontophrynus americanus*. **Journal of Zoology**, v. 257, p. 67-81, 2002.
- MARTINS, L. B.; GIARETTA, A. A. A new species of *Proceratophrys* (Amphibia: Anura: Cycloramphidae) from Central Brazil. **Zootaxa**, n. 2880, p. 41-50, 2011.
- MCDIARMID, R.; ALTIG, R. Introduction: the tadpole arena. In: MCDIARMID, R.; ALTIG, R. (Eds.). **Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae**. Chicago: The University of Chicago Press, 1999. p. 1-6.

MIRANDA, N. E. O. **Microanatomia da cavidade bucal e condrocrânio de girinos de *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae): descrição e implicações para a filogenia do gênero**. 2009. 154f. Dissertação (mestrado em Biologia Animal) - Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, 2009.

MIRANDA, N. E. O.; FERREIRA, A. Morfologia oral interna de larvas dos gêneros *Eupemphix*, *Physalaemus* e *Leptodactylus* (Amphibia: Anura). **Biota Neotropica**, v. 9, p. 166-176, 2009.

MIRANDA-RIBEIRO, A. Algumas considerações sobre o gênero *Ceratophrys* e suas espécies. **Revista do Museu Paulista**, v. 12, p. 289-304, 1920.

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

NAPOLI, M. F. et al. A new species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro (Amphibia: Anura: Cycloramphidae) from the Chapada Diamantina, State of Bahia, northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 3133, p. 37-49, 2011.

NASCIMENTO, F. A. C. et al. Description of the tadpole of *Proceratophrys renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Anura: Cycloramphidae). **South American Journal of Herpetology**, v. 5, p. 241-248, 2010.

NASCIMENTO, F. A. C. et al. The tadpole of *Hypsiboas atlanticus* (Anura, Hylidae) from northeastern Brazil. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 99, p. 431-436, 2009.

NOBLE, G. K. The importance of larval characteristics in the classification of South African Salientia. **American Museum Novitates**, v. 237, p. 1-10, 1926.

NOBLE, G. K. The value of life history data in the study of the evolution of the Amphibia. **Annals of the New York Academy of Science**, v. 30, p. 31-128, 1927.

ORTON, G. L. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. **Systematic Zoology**, v. 6, p. 79-86, 1957.

ORTON, G. L. The systematics of vertebrate larvae. **Systematic Zoology**, v. 2, p. 63-75, 1953.

PARKER, W. K. On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part. III. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v. 172, p. 1-266, 1881.

PEIXOTO, O. L. et al. Notas sobre o girino de *Proceratophrys precrenulata* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Arquivos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro**, v. 7, p. 83-86, 1984.

PEIXOTO, O. L.; CRUZ, C. A. G. Observações sobre a larva de *Proceratophrys appendiculata* (Günther, 1873) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Revista Brasileira Biologia**, v. 40, p. 491-493, 1980.

PEIXOTO, O. L.; IZECKSOHN, E., CRUZ, C. A. G. Notas sobre o girino de *Proceratophrys laticeps* Izecksohn & Peixoto (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Revista Brasileira Biologia**, v. 41, p. 553-555, 1981.

PRADO, G. M.; POMBAL, J. P. Espécies de *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 com apêndices palpebrais (Anura; Cycloramphidae). **Arquivos de Zoologia**, v. 39, p. 1-85, 2008.

PRADO, V. H. M. **Padrões históricos na estruturação de uma comunidade de girinos (Amphibia, Anura)**. 2006. 151f. Dissertação (mestrado em Biologia Animal) - Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto, 2006.

PROVETE, D. B. et al. The tadpole of *Physalaemus moreirae* (Anura: Leiuperidae). **Herpetologica**, v. 67, p. 258-270, 2011.

PUGENER, L. A.; MAGLIA, A. M.; TRUEB, L. Revisiting the contribution of larval characters to an analysis of phylogenetic relationships of basal anurans. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 139, p. 129-155, 2003.

PYRON, R. A.; WIENS, J. J. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 61, p. 543-583, 2011.

RABANAL, F. E.; FORMAS, J. R. Complementary diagnosis of the genus *Insuetophrynus* (Anura, Cycloramphidae) based on larval characters. **Zootaxa**, v. 2116, p. 59-67, 2009.

REIG, O. A. *Macrogenioglottus* and the South American Bufonoid toads. In: BLAIR, W. F. (Ed.). **Evolution in the Genus Bufo**. Austin: University of Texas Press, 1972, p. 14-36.

REINHARDT, J.; LÜTKEN, C. (1861). Bidrag til Kundskab om Brasiliens Padder og Krybdyr. **Videnskabelige Meddelelser fra den naturistoriske Forening i Kjobenhavn**, p. 143-242. 1862

ROELANTS, K. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. **Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.**, v. 104, p. 887-892, 2007.

RÖSEL VON ROSENHOF, A. J. **Historia naturalis Ranarum nostratium. Nürnberg**, 1753-1758.

ROSSA-FERES, D. C.; JIM, J. Tadpole of *Odontophrynus moratoi* (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Herpetology**, v. 30, p. 536-539, 1996.

- ROSSET, S. D. et al. A revision of *Odontophrynus barrioi* (Anura: Neobatrachia): morphology, osteology, vocalizations, and geographic distribution. **South American Journal of Herpetology**, v. 2, p. 97-106, 2007.
- ROSSET, S. D. et al. Review of the geographic distribution of diploid and tetraploid populations of the *Odontophrynus americanus* species complex (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Herpetology**, v. 40, p. 465-477, 2006.
- ROSSET, S. D. New Species of *Odontophrynus* Reinhardt and Lütken 1862 (Anura: Neobatrachia) from Brazil and Uruguay. **Journal of Herpetology**, v. 42, p. 134-144, 2008.
- RUGGERI, J.; WEBER, L. N. A survey of the internal oral features and external morphology of *Physalaemus* larvae (Anura, Leptodactylidae). **Zootaxa**, v. 3200, p. 1-26, 2012.
- SÁEZ, F. A.; BRUM, N. Citogenética de anfibios anuros de América del sur. Los cromosomas de *Odontophrynus americanus* y *Ceratophrys ornata*. **Anales de la Facultad de Medicina de Montevideo**, v. 44, p. 414-423, 1959.
- SANTANA, D. J. et al. The advertisement call of *Proceratophrys renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Amphibia: Anura: Cycloramphidae). **Zootaxa**, v. 2809, p. 67-68, 2011.
- SATEL, S. L.; WASSERSUG, R. J. On the relative sizes of the buccal floor depressor and levator musculature in tadpoles. **Copeia**, v. 1981, p. 129-137, 1981.
- SAVAGE, R. M. Ecological, physiological, and anatomical observations of some species of anuran tadpoles. **Proceedings of Zoological Society of London**, v. 122, p. 467-514, 1952.
- SAVAGE, R. M.; CEI, J. M. A review of the leptodactylid frog genus *Odontophrynus*. **Herpetologica**, v. 21, p. 178-195, 1965.
- SILVA, A. P. Z.; HADDAD, C. F. B.; KASAHARA, S. Chromosome banding *Macrogenioglottus alipioi* Carvalho, 1946 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), with comments on its taxonomic position. **Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia**, v. 499, p. 1-9, 2003.
- SOKOL, O. M. A subordinal classification of frogs (Amphibia: Anura). **Journal of Zoology**, v. 182, p. 505-508, 1977.
- SOKOL, O. M. The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. **Journal of Morphology**, v. 169, p. 161-183, 1981.
- SOKOL, O. M. The phylogeny of anuran larvae: a new look. **Copeia**, v. 1975, p. 1-23, 1975.

STARRETT, P. H. Evolutionary patterns in larval morphology. In: VIAL, J. L. (Ed). **Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems**. Columbia: University of Missouri Press, 1973. p. 251-271.

SWART, C. C.; DE SÁ, R. O. The chondrocranium of the Mexican Burrowing Toad *Rhinophrynus dorsalis* (Anura: Rhinophrynidae). **Journal of Herpetology**, v. 33, p. 23-28, 1999.

SWOFFORD, D. L. **PAUP***. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2002.

TEIXEIRA JUNIOR, M. T. et al. A new dwarf species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura, Cycloramphidae) from the highlands of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. **Zootaxa**, n. 3551, p. 25-42, 2012.

TIBURCIO, I. C. S.; LISBOA, B. S.; HADDAD, C. F. B. Amphibia, Anura, Cycloramphidae, *Macrogenioglottus alipioi*: Distribution extension, state of São Paulo and Alagoas, Brazil. **Check List**, v. 4, p. 455-457, 2008.

TRUEB, L.; DIAZ, R. & BLACKBURN, D. C. Osteology and chondrocranial morphology of *Gastrophryne carolinensis* (Anura: Microhylidae), with a review of the osteological diversity of New World microhylids. **Phyllomedusa**, v. 10, p. 99-135, 2011.

VAN BAMBEKE, C. Recherché sur la structure de la bouche chez les tetrads des batraciens anoures. **Bulletin Académie Royale de Belgique Serie 2**, v. 16, p. 339-354, 1863.

VERA CANDIOTI, M. F. Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: Systematic relevance and correlation with feeding habits. **Zootaxa**, n. 1600, p. 1-175, 2007.

VERA CANDIOTI, M. F. Larval Anatomy of Andean tadpoles of *Telmatobius* (Anura: Ceratophryidae) from Northwestern Argentina. **Zootaxa**, n. 1938, p. 40-60, 2008.

VERA CANDIOTI, M. F. Morfología larval de *Chiasmocleis panamensis*, con comentarios sobre la variabilidad morfológica interna en renacuajos de Microhylidae (Anura). **Alytes**, v. 24, p. 91-108, 2006.

VIEIRA, W. L. S.; VIEIRA, K. S.; SANTANA, G. G. Description of the tadpole of *Proceratophrys cristiceps* (Anura: Cycloramphidae, Odontophrynini). **Zootaxa**, n. 1397, p. 17-24, 2007.

VIERTTEL, B. The oral cavities of Central European Anuran larvae (Amphibia). Morphology, ontogenesis and generic diagnosis. **Amphibia-Reptilia**, v. 4, p. 327-360, 1982.

WASSERSUG, R. J. Internal oral features in *Hyla regilla* (Anura: Hylidae) larvae: an ontogenetic study. **Occasional papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas**, v. 49, p. 1-24, 1976b.

WASSERSUG, R. J. Internal oral features of larvae from eight anuran families: functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. **Miscellaneous publication - University of Kansas, Museum of Natural History**, v. 68, p. 1-146, 1980.

WASSERSUG, R. J. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. **Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas**, v. 48, p. 1-23, 1976a.

WASSERSUG, R. J.; HEYER, W. R. A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). **Smithsonian Contributions to Zoology**, v. 457, p.1-9, 1988.

WASSERSUG, R. J.; ROSENBERG, K. Surface anatomy of branchial food traps of tadpoles: a comparative study. **Journal of Morphology**, v. 159, p. 393-425, 1979.

WEBER, L. N.; CARAMASCHI, U. Descrição da morfologia oral interna de larvas do gênero *Crossodactylus* Duméril & Bibron, 1841 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, v. 64, p. 141-149, 2006.

WELLS, K. D. **The ecology and behavior of amphibians**. Chicago: University of Chicago Press. 2007. 1400 p.

WEYGOLDT, P.; PEIXOTO, O. L. A new species of horned toad (*Proceratophrys*) from Espírito Santo, Brazil (Amphibia, Salientia, Leptodactylidae). **Senckenbergiana Biologica**, v. 66, p. 1-8, 1985.

WILD, E. R. Description of the adult skeleton and developmental osteology of the hyperossified horned frog, *Ceratophrys cornuta* (Anura:Leptodactylidae). **Journal of Morphology**, v. 232, p. 169-206, 1997.

WILD, E. R. Description of the chondrocranium and osteogenesis of the chacoan burrowing frog, *Chacophrys pierotti* (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Morphology**, v. 242, p. 229-246, 1999.

ZWICK, D. J.; HILLIS, D. M. Increased Taxon Sampling Greatly Reduces Phylogenetic Error. **Systematic Biology**, v. 51, p. 588-98, 2002.

APÊNDICES

APÊNDICE A – Espécimes examinados e dados de coleta.

Espécie	Número de indivíduos	Estágio de Gosner	Localidade	Procedência	Número voucher
<i>Macrogenioglottus alipioi</i>	13	27, 28, 31, 34, 35, 36, 38	Maceió, Alagoas, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 8432, 9059, 9344 e 10811
<i>Odontophrynus americanus</i>	1	31	São Sepé, Rio Grande do Sul, Brasil	Universidade Estadual Paulista – Rio Claro, São Paulo	CFBH 13136
<i>O. americanus</i>	3	35	Vargem Bonita, Santa Catarina, Brasil	Universidade Estadual Paulista – São José do Rio Preto, São Paulo	DZSJRP L1555-3, L1806-2
<i>O. americanus</i>	3	38, 39	Establecimiento “Los abuelos”, Rivera, Uruguai	Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo	MNHN 7395
<i>O. carvalhoi</i>	4	34, 35, 38	Senhor do Bonfim, Bahia, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 9821
<i>O. carvalhoi</i>	5	29, 31, 33, 34	Triunfo, Pernambuco, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 10717
<i>O. cultripes</i>	6	28, 31, 37, 38	Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 10593
<i>O. maisuma</i>	4	35, 38	Laguna Negra, Rocha, Uruguai	Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo	MNHN 7429
<i>Proceratophrys boiei</i>	2	31, 36	Camanducaia, Minas Gerais, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 7743

Continua...

Espécie	Número de indivíduos	Estágio de Gosner	Localidade	Procedência	Número voucher
<i>P. boiei</i>	1	36	São José dos Pinhais, Paraná, Brasil	Universidade Estadual Paulista – São José do Rio Preto, São Paulo	DZSJRP L998-5
<i>P. boiei</i>	5	36, 37	Rancho Queimado, Minas Gerais, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 10591
<i>P. cristiceps</i>	4	35, 36, 37	Morro do Chapéu, Bahia, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 9823
<i>P. cururu</i>	3	34, 36, 37	São Gonçalo do Rio Preto, Minas Gerais, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 10587
<i>P. cururu</i>	2	27, 29	Santana do Riacho, Minas Gerais, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 10589
<i>P. moratoi</i>	6	26, 28, 29, 35, 36, 37	Botucatu, São Paulo, Brasil	Universidade Estadual Paulista – São José do Rio Preto, São Paulo	DZSJRP L15
<i>P. renalis</i>	5	29, 31, 32, 33	Maceió, Alagoas, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 7503
<i>P. renalis</i>	5	33, 34	Igrapiúna, Bahia, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 9822
<i>P. schirchi</i>	4	25, 26	Igrapiúna, Bahia, Brasil	Museu de História Natural, Universidade Federal de Alagoas, Maceió	MUFAL 9824
<i>P. schirchi</i>	3	36, 37, 38	Minas Gerais, Brasil	Museu de Ciências Naturais da. Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte	MCNAM 6174

APÊNDICE B – Lista dos 47 caracteres de condrocânio e cavidade oral usados para análise filogenética de *Macrogenioglottus*, *Odontophrynus* spp. e *Proceratophrys* spp.

1. Fusão ventromedial do corpo da suprrarostral (Larson e De Sá, 1998):
(0) fusionado;
(1) não fusionado.
 2. Fusão dorsomedial do corpo da suprrarostral:
(0) não fusionado;
(1) fusionado.
 3. Fusão dorsal entre corpo e ala da suprrarostral (Larson e De Sá, 1998):
(0) não fusionado;
(1) fusionado.
 4. Fusão ventral entre corpo e ala da suprrarostral:
(0) não fusionado;
(1) fusionado.
 5. *Processus anterior dorsalis*:
(0) ausente;
(1) presente.
 6. Largura do condrocânio em relação comprimento (adaptado de Larson e De Sá, 1998):
(0) igual ou maior que 85%;
(1) menor que 85%.
 7. Comprimento da porção livre das *cornua trabeculae* em relação ao comprimento do condrocânio (adaptado de Larson e De Sá, 1998):
(0) menor que 20%;
(1) igual ou maior que 20%.
 8. Largura das *cornua trabeculae* em relação ao comprimento da porção livre da *cornua trabeculae*:
(0) maior ou igual a 30%;
(1) menor que 30%.
 9. Largura da divergência das *cornua trabeculae* em relação à largura do condrocânio (adaptado de Miranda, 2009):
(0) menor que 20%;
(1) igual ou maior a 20%.
 10. *Processus lateralis trabeculae* (adaptado de Miranda, 2009):
(0) ausente;
(1) presente.
-

Continua...

-
11. Comprimento das cápsulas óticas em relação ao condrocrânio (adaptado de Larson e De Sá, 1998):
- (0) igual ou maior que 25%;
 - (1) menor que 25%.
12. *Processus posterolateralis* da crista parótica (Larson e De Sá, 1998):
- (0) proeminente;
 - (1) discreto.
13. Projeção do *processus hyoquadrati*:
- (0) única;
 - (1) dupla.
14. Tamanho dos *foramens opticum* em relação ao comprimento do condrocrânio:
- (0) igual ou maior a 3%;
 - (1) menor que 3%.
15. Ligação do *processus ascendens* à cartilagem orbital (adaptado de Larson e De Sá, 1998):
- (0) intermediária;
 - (1) baixa.
16. *Processus pseudopyterigoideus*:
- (0) ausente;
 - (1) presente.
17. *Comissura quadratoorbitalis* (Larson e De Sá, 1998):
- (0) ausente;
 - (1) presente.
18. Extensão posterior do palatoquadrado (adaptado de Larson e De Sá, 1998):
- (0) no nível de ligação do *processus ascendens* ao neurocrânio;
 - (1) se estende além do nível de ligação do *processus ascendens* ao neurocrânio.
19. Comprimento da cópula posterior em relação a *pars reuniens* (Miranda, 2009):
- (0) menor
 - (1) mesmo comprimento
 - (2) maior
20. Largura da cópula posterior em relação a *pars reuniens* (Miranda, 2009):
- (0) mais estreita
 - (1) mesma largura;
 - (2) mais larga.
21. *Tectum parientale*.
- (0) ausente;
 - (1) presente.
-

22. Formato da extremidade do *processus anterior hyalis*:

- (0) triangular;
- (1) quadrangular.

23. *Processus branchialis* (Larson e De Sá, 1998):

- (0) fechado;
- (1) aberto.

24. Divergência das bordas posteriores das placas hipobranquiais:

- (0) menor que 90°;
- (1) igual ou maior que 90°.

25. Quarta espícula mais desenvolvida, no formato de uma placa de cartilagem:

- (0) ausente;
- (1) presente.

26. Tipo de projeções da arena pré-nasal:

- (0) pustulações;
- (1) crista.

27. Papilas pré-nasais (Miranda, 2009):

- (0) ausente;
- (1) presente.

28. Projeção da válvula nasal:

- (0) ausente;
- (1) presente.

29. Quantidade de papilas pós-nasais (por lado) (adaptado de Miranda, 2009):

- (0) uma;
- (1) três;
- (2) quatro;
- (3) cinco.

30. Formato da crista mediana (adaptado de Miranda, 2009):

- (0) sem forma definida;
- (1) semicircular;
- (2) retangular;
- (3) triangular;
- (4) trapezoidal;

31. Margem da crista mediana (adaptado de Miranda, 2009):

- (0) recortada/irregular;
- (1) com pustulações ou serrilhada;
- (2) com papilas.

Continua...

32. Número de projeções das papilas laterais à crista:

- (0) nenhuma;
- (1) duas ou três;
- (2) quatro ou mais.

33. Quantidade de papilas circundando a arena do teto bucal (adaptado de Miranda, 2009):

- (0) até 10 papilas;
- (1) entre 11 e 20 papilas;
- (2) acima de 20 papilas.

34. Extensão do velum dorsal (adaptado de Miranda, 2009):

- (0) longo;
- (1) curto.

35. Quantidade de projeções da margem posterior do velum dorsal, de cada lado da interrupção medial (adaptado de Miranda, 2009):

- (0) igual ou menor a cinco;
- (1) maior que cinco.

36. Zona glandular dorsal:

- (0) ocupando metade ou mais da metade da superfície velar;
- (1) ocupando menos da metade da superfície velar.

37. Interrupção medial da zona glandular dorsal:

- (0) ausente;
- (1) presente.

38. Par anteromedial de papilas infralabiais:

- (0) presente;
- (1) ausente.

39. Projeções secundárias no par anteromedial de papilas infralabiais:

- (0) ausente;
- (1) presente.

40. Par posterolateral de papilas infralabiais:

- (0) ausente;
- (1) presente.

41. Projeções secundárias no par posterolateral de papilas infralabiais:

- (0) ausente;
- (1) presente.

Continua...

42. Número de papilas linguais (adaptado de Prado, 2006):

(0) duas;

(1) três;

(2) quatro;

(3) seis.

43. Arranjo das papilas linguais:

(0) em fileira transversal;

(1) em semicírculo.

44. Quantidade de papilas circundando a arena do piso bucal (adaptado de Miranda, 2009):

(0) até 15 papilas;

(1) de 16 a 30 papilas;

(2) acima de 30 papilas.

45. Zona glandular ventral (Miranda, 2009):

(0) ausente ou pouco desenvolvida, apenas nas projeções velares;

(1) presente nas projeções e na borda posterior do velum.

46. Projeções na margem posterior do velum ventral (adaptado de Prado, 2006):

(0) ausentes;

(1) presentes.

47. Entalhe medial do velum ventral (adaptado de Miranda, 2009):

(0) ausente;

(1) presente.

APÊNDICE C – Matriz com os estados dos 47 caracteres de condrocrânio e cavidade oral encontrados em *Macrogenioglottus*, *Odontophrynus* spp., *Proceratophrys* spp. e nos grupos externos.

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
<i>Leptodactylus notoaktites</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>Hylodes ornatus</i>	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	0	0	0	0	0
<i>Limnomedusa macroglossa</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	1	0	1
<i>Odontophrynus americanus</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	?	0	1	0	1
<i>Odontophrynus maisuma</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1
<i>Odontophrynus carvalhoi</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	1	0	1
<i>Odontophrynus cultripes</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	2	1	0	1	0	1
<i>Macrogenioglottus alipioi</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0	1
<i>Proceratophrys renalis</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	2	0	0	1	1	1	1
<i>Proceratophrys boiei</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	2	0	0	?	1	1	1
<i>Proceratophrys moratoi</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	2	0	0	1	1	1
<i>Proceratophrys cururu</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	2	2	0	1	1	1	1
<i>Proceratophrys cristiceps</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	2	2	0	0	1	1	1
<i>Proceratophrys schirchi</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	2	1	0	1	1	1	?

Continua...

Taxa	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
<i>Leptodactylus notoaktites</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	0	0	1	0
<i>Hylodes ornatus</i>	-	0	?	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	?	0	1
<i>Limnomedusa macroglossa</i>	1	0	0	1	3	1	2	2	?	?	?	?	1	-	0	-	2	1	2	1	1	0
<i>Odontophrynus americanus</i>	1	1	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0
<i>Odontophrynus maisuma</i>	?	?	1	?	?	?	1	2	1	?	?	0	0	0	?	?	2	0	1	1	1	0
<i>Odontophrynus carvalhoi</i>	1	1	1	2	1	0	2	2	1	1	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	1	1
<i>Odontophrynus cultripes</i>	1	1	1	2	1	0	2	2	1	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Macrogenioglottus alipioi</i>	1	1	1	2	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Proceratophrys renalis</i>	1	1	0	1	4	2	2	2	0	1	0	1	1	-	1	0	3	0	2	1	1	1
<i>Proceratophrys boiei</i>	?	1	1	?	4	1	2	2	0	1	?	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	0
<i>Proceratophrys moratoi</i>	0	1	1	2	1	0	2	2	0	1	1	1	0	1	1	1	3	0	1	1	1	1
<i>Proceratophrys cururu</i>	1	1	0	2	2/3	0	2	2	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0	2	1	1	0
<i>Proceratophrys cristiceps</i>	0	1	1	3	4	0	2	2	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0	2	0	1	1
<i>Proceratophrys schirchi</i>	?	1	1	2	3/4	0	2	2	0	1	0	1	1	?	?	?	2	0	1	1	0	0

ANEXOS

ANEXO A – Protocolo de diafanização (adaptado de Dingerkus e Uhler, 1977).

Os espécimes já devem estar fixados em formalina 10% por alguns dias.

1. Remova cuidadosamente a pele, os globos oculares e as vísceras.
2. Coloque os espécimes diretamente em uma mistura de 10mg de Azul de Alcian 8GN, 80ml de etanol 95% e 20ml de ácido acético glacial por 24 a 48 horas ou até as cartilagens aparecerem tingidas de azul.
Observação: deve ser feita uma nova solução (fresca) toda vez que perceber que se está levando mais tempo que o sugerido para as cartilagens ficarem tingidas.
3. Transfira os espécimes para uma série de banhos de álcool nas seguintes concentrações: 95%, 70%, 40% e 15% por um mínimo de três horas em cada solução ou até que os espécimes afundem.
4. Coloque em água destilada por um mínimo de três horas ou até que os espécimes afundem.
5. Coloque os espécimes em uma solução enzimática contendo 30ml de borato de sódio aquoso, 70ml de água destilada e 0,5g de pancreatina. As propriedades dessa solução duram dois ou três dias. Após esse tempo, deve ser preparada novamente. Essa etapa dura geralmente dois ou três dias, porém, espécimes maiores podem levar mais tempo.
Observação: é extremamente importante ficar atento a essa etapa (observe no mínimo duas vezes ao dia) uma vez que a ação enzimática prolongada poderá inutilizar os espécimes.
6. Uma vez retirado da pancreatina, os espécimes devem ser banhados brevemente em água destilada (cinco minutos é suficiente) e, então, transferidos para uma solução aquosa de KOH 2% e Vermelho de Alizarina. A quantidade de Vermelho de Alizarina deve ser suficiente para deixar a solução com aspecto vermelho escuro. Os espécimes devem ser retirados quando os ossos aparecerem claramente tingidos de vermelho. Essa etapa dura cerca de 24 horas e deve-se ter cuidado, uma vez que os espécimes podem ser destruídos por ação do KOH se permanecerem por longo tempo.
7. Essa etapa poderá ser feita ou não. Se, após a retirada da solução de Vermelho de Alizarina, os espécimes contiverem pigmentos escuros sobre ou

na musculatura que possam interferir na visualização do esqueleto, deve-se colocá-los em uma solução de KOH 2% e H₂O₂ a fim de descolorir esses pigmentos. Os espécimes devem permanecer na solução até os pigmentos desaparecerem ou, pelo menos, o esqueleto se tornar claramente visível. Novamente, essa etapa deve ser acompanhada com atenção devido à ação do KOH e ao fato de que espécimes deixados mergulhados em peróxido de hidrogênio por muito tempo tendem a acumular bolhas de gás nos músculos, tornando dificultosa a visualização das estruturas. Se não existe nenhum pigmento proceda a etapa 8.

8. Transfira os espécimes para uma série de banhos de KOH 2% - glicerina na seguinte ordem de concentrações: $\frac{3}{4}$ KOH – $\frac{1}{4}$ glicerina, $\frac{1}{2}$ KOH – $\frac{1}{2}$ glicerina, $\frac{1}{4}$ KOH – $\frac{3}{4}$ glicerina e finalmente glicerina pura. O tempo de permanência em cada uma dessas soluções é de cerca de 12 horas ou até que os espécimes afundem. Se necessário, adicione duas ou três gotas de H₂O₂ nos dois primeiros compartimentos de KOH-glicerina para completar o clareamento.
9. Após a retirada do banho de glicerina final, os espécimes devem ser armazenados em pequenos frascos com glicerina pura com uns poucos cristais de timol. O timol inibe o crescimento de fungos e bactérias.

ANEXO B – Protocolo de preparação química de amostras para análise do Microscópio Eletrônico de Varredura (segundo De Sá e Langone, 2002).

1. Lave a amostra ultrasonicamente por 15 minutos.
2. Fixe em uma solução de glutaraldeído 3-4% por duas horas em temperatura ambiente.
3. Aplique três banhos de tampão-fosfato 0,1M, 15 minutos cada.
4. Pós fixe em solução de tetróxido de ósmio 1% por duas horas.
5. Repita os três banhos de tampão-fosfato 0,1M, 15 minutos cada.
6. Desidrate a amostra com banhos seguidos com as seguintes concentrações de álcool: 35%, 50%, 70%, 80%, 95% e três banhos de álcool 100%, por 15 minutos cada.
7. Submeta a amostra à secagem ao ponto crítico em CO₂.
8. Cubra com ouro/paládio até 22 nanômetros de espessura em aparelho tipo sputtering.
9. Analise no Microscópio Eletrônico de Varredura.