



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal
Departamento de Ciências Fisiológicas
Laboratório de Anatomia Comparativa dos
Vertebrados



**MICROANATOMIA DA CAVIDADE BUCAL E
CONDROCRÂNIO DE GIRINOS DE *LEPTODACTYLUS*
(ANURA, LEPTODACTYLIDAE): DESCRIÇÃO E
IMPLICAÇÕES PARA A FILOGENIA DO GÊNERO**

MESTRANDA: NÚBIA ESTHER DE OLIVEIRA MIRANDA

ORIENTADOR: DR. ANTONIO SEBEN

BRASÍLIA – DF
DEZEMBRO/2009

**MICROANATOMIA DA CAVIDADE BUCAL E
CONDROCRÂNIO DE GIRINOS DE *LEPTODACTYLUS*
(ANURA, LEPTODACTYLIDAE): DESCRIÇÃO E
IMPLICAÇÕES PARA A FILOGENIA DO GÊNERO**

NÚBIA ESTHER DE OLIVEIRA MIRANDA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-
graduação em Biologia Animal do Instituto
de Biologia da Universidade de Brasília para
a obtenção do título de Mestre em Biologia
Animal

ORIENTADOR: DR. ANTONIO SEBEN

BRASÍLIA – DF
DEZEMBRO/2009

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

NÚBIA ESTHER DE OLIVEIRA MIRANDA

TÍTULO:

**MICROANATOMIA DA CAVIDADE BUCAL E
CONDROCRÂNIO DE GIRINOS DE *LEPTODACTYLUS*
(ANURA, LEPTODACTYLIDAE): DESCRIÇÃO E
IMPLICAÇÕES PARA A FILOGENIA DO GÊNERO**

COMISSÃO EXAMINADORA:

Dr. Antonio Sebben
Universidade de Brasília
Orientador

Dra. Lilian Gimenes Giugliano
Universidade de Brasília
Membro Titular Interno

Dra. Flora Acuña Juncá
Universidade Estadual de Feira de Santana
Membro Titular Externo

Dr. Reuber Albuquerque Brandão
Universidade de Brasília
Membro Suplente

17 de Dezembro de 2009

Five Little Tadpoles (Poem)

Five little tadpoles swimming near the shore.

The first one said, "Let's swim some more."

The second one said, "Let's rest awhile."

The third one said, "Swimming makes me smile."

The fourth one said, "My legs are growing long."

The fifth one said, "I'm getting very strong."

Five little tadpoles will soon be frogs.

They'll jump from the water and sit on logs.

(Autor desconhecido)

AGRADECIMENTOS

Agradeço à todos que estiveram presentes de alguma forma neste trabalho, de forma efetiva ou não, alguns nem mesmo fazem ideia do quanto me ajudaram. Certamente não me lembrarei de todos, mas gostaria de expressar meus agradecimentos e sinceras desculpas a todos aqueles que não são citados.

Meus sinceros agradecimentos:

À **minha família**, em especial meus pais (**Ângela Maria de O. Miranda e Dilson de O. Miranda**) e minhas irmãs (**Ananda Cristina de O. Miranda e Norelly Anne de O. Miranda**), por não terem medido esforços para que eu concretizasse mais esta etapa da minha vida acadêmica.

Ao **Antonio Sebben** pela orientação e apoio e por ter aceitado me orientar, mesmo eu tendo “caído de pára-quadras” em seu laboratório.

Ao **Natan Maciel** pela co-orientação e auxílio nas análises filogenéticas.

À **Karla P. T. Martins** que encarou comigo o desafio de “decifrar” os condrocânios.

Ao **Thompson Tomatieli** pela ajuda na preparação dos corantes.

Aos professores **Guarino R. Colli e Hélio R. da Silva** pelas dicas e sugestões no projeto de qualificação.

Aos amigos do Laboratório de Anatomia Comparativa de Vertebrados da Universidade de Brasília, que me receberam muito bem, que sempre estiveram ali dispostos a ajudar no que fosse necessário e por terem proporcionado “altos papos filosóficos”. **Flávio H. C. Brandão, Leandro Ambrósio Campos, Karla P. T. Martins, Lucélia G. Vieira, Luísa Helena, Luísa Mayumi, Núbia C. S. Marques, Patrícia S. Wanderley, Pedro Ivo M. Pellicano e Rafael F. de Magalhães.**

Aos amigos do Laboratório de Toxinologia pelas conversas e afins. **Prof. Carlos A. Schwartz, Caroline Barbosa, Profa. Elisabeth F. Schwartz, Janaína Emanuelle M.O.B. Starling, Jimmy Guerrero, Luísa Di Sordi, Natiela Beatriz, Profa. Márcia Renata Mortari, Prof. Osmino R. Pires Jr., Pollyanna F. Campos, Thalita Camargos, Rafael D. Melani e Solange Cristina R. Fernandes.**

Ao **Washington e Válter César** pela ajuda sempre que precisei.

Aos pesquisadores e herpetólogos que de uma forma ou de outra permitiram que este trabalho fosse concretizado:

Blanca B. Álvarez (UNNEC - Collección Herpetológica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidade Nacional del Nordeste), **Denise C. Rossa-Feres e Diogo B. Provete** (DZSJR - Coleção de Girinos do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Campus de São José do Rio Preto), **Emanuel T. da Silva** (Universidade Federal de Viçosa), **Esteban O. Lavilla** (FML - Collección Herpetológica Fundación Miguel Lillo), **Franco L. Souza** (ZUFMS - Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul), **Gustavo J. Scrocchi** (FML), **José P. Pombal Jr.** (MNRJ - Coleção Herpetológica do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro), **Hélio R. da Silva** (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro), **Marcos A. Carvalho** (UFMT - Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso), **Marcos Bilate** (MNRJ), **Marcelo N. C. Kokubum, Marcelo Menin** (INPA-H - Coleção de Anfíbios e Répteis do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), **Natan Maciel** (Universidade Federal de Goiás), **Sonia Kretzschmar** (FML), **Victor Zaracho** (UNNEC) e **Washington L. S. Vieira** (UFPB - Universidade Federal da Paraíba) pelo empréstimo/doação de material biológico.

Flávio H. C. Brandão, Ísis C. Arantes, Leandro A. Campos, Natan Maciel, Osmino R. Pires Jr., Rafael F. de Magalhães e Rubens Matsushita pela ajuda nas coletas.

Daniel R. de M. Borges (chefe do PARNA Chapada dos Veadeiros) pelo auxílio e logística fornecida durante as coletas.

Marcela A. Brasil e **Mariana C. M. Viana** (gerentes da Coleção Herpetológica da UNB – CHUNB) pelo auxílio no recebimento dos espécimes.

Aos amigos de Cuiabá e Brasília, mesmo a ajuda não sendo “científica” ela não deixa de ter menos importância por isso. **Adelson** e **Joseana Freitas** por todo o apoio que me deram quando cheguei em Brasília. **Érica Ortiz** e **Mariana Abreu** por terem aturado meu estresse durante esses quase dois anos de convivência.

À **CAPES** pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao **Decanato de Pesquisa e Pós-graduação** da Universidade de Brasília por conceder auxílio financeiro para a impressão da dissertação.

Enfim, a todos aqueles que contribuíram para a minha formação, seja através de conselhos, exemplos, críticas, sugestões e amizade

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS iv

RESUMO ix

ABSTRACT x

1. INTRODUÇÃO 1

- 1.1. Caracteres Larvários de Anuros e a Sistemática do Grupo 1
- 1.2. Caracterização Morfológica da Cavidade Bucal 3
- 1.3. Caracterização Morfológica do Condrocrânio 3
- 1.4. Sistemática e Relações Filogenéticas no Gênero *Leptodactylus* 4

2. MATERIAL E MÉTODOS 7

- 2.1. Material Analisado 7
- 2.2. Microanatomia da Cavidade Bucal 11
 - 2.2.1. Dissecção e Fotodocumentação 11
 - 2.2.2. Estruturas Analisadas 15
 - 2.2.3. Terminologia e Abreviaturas 14
- 2.3. Microanatomia do Condrocrânio 15
 - 2.3.1. Diafanização e Fotodocumentação 15
 - 2.3.2. Estruturas Analisadas 15
 - 2.3.3. Terminologia e Abreviaturas 17
- 2.4. Análise Filogenética 18
 - 2.4.1. Escolha do Grupo Externo 18
 - 2.4.2. Seleção de Caracteres 18
 - 2.4.3. Análise Combinada 23
 - 2.4.4. Análise de Parcimônia e Estratégias de Busca 23

3. RESULTADOS 25

- 3.1. Descrições Anatômicas 25
- 3.2. Análise Filogenética 115
 - 3.2.1. Caracteres Morfológicos Larvários 115
 - 3.2.2. Análise Combinada 120

4. DISCUSSÃO 124

5. CONCLUSÕES 141

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 142

7. ANEXOS 150

- 7.1. Matriz I (Caracteres Larvários) 150
- 7.2. Matriz II (Caracteres Codificados por Ponssa, 2008 + Caracteres Larvários) 152

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Assoalho bucal da larva de *Leptodactylus podicipinus* (Cope, 1862) no estágio 38 (Gosner, 1960). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; IP = papilas infralabiais; TA = rudimento lingual; VV = velum ventral. Microscopia eletrônica de varredura (MEV). 13
- Figura 2.** Teto bucal da larva de *Leptodactylus podicipinus* (Cope, 1862) no estágio 38 (Gosner, 1960). BRA = arena do teto bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal. MEV.....14
- Figura 3.** Vista dorsal do condrocânio da larva de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) no estágio 38 (Gosner, 1960). AS = ala da suprarrostral; CM = cartilagem de Meckel; CO = cápsula ótica; CP = crista parótica; CQ = comissura quadratoorbitalis; CS = corpo da suprarrostral; CT = cornua trabeculae; FO = fenestra ovalis; PAL = processus anterolateralis; PAQ = pars articularis quadrati; PAS = processus ascendens; PPL = processus posterolateralis; PM = processus muscularis quadrati; PQ = palatoquadrado; PQE = processus quadratoethmoidalis; TS = tectum synoticum; TTM = taenia tecti marginalis. Escala 1,0 mm. 16
- Figura 4.** Vista ventral do condrocânio da larva de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) no estágio 38 (Gosner, 1960). CB = ceratobranquiais; CH = ceratohial; COP = cópula; E = espícula; FJ = foramen jugulare; IR = infrarrostral; PAH = processus anterior hyalis; PALH = processus anterolateralis hyalis; PB = processus branchialis; PDP = processus dorsalis posterior; PHB = placa hipobranquial; PPH = processus posterior hyalis; PR = pars reuniens; PRA = processus retroarticularis; PU = processus urobranchialis. Escala 1,0 mm. 17
- Figura 5.** Cavidade oral da larva de *Leptodactylus bufonius*, estágio 36 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BP = bolsas bucais, G = glote; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 26
- Figura 6.** Condrocânio da larva de *Leptodactylus bufonius*, estágio 36 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm. 28
- Figura 7.** Cavidade oral da larva de *Leptodactylus camaquara*, estágio 30 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm. 30
- Figura 8.** Condrocânio da larva de *Leptodactylus camaquara*, estágio 29 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm. 32
- Figura 9.** Cavidade oral da larva de *Leptodactylus chaquensis*, estágio 34 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; G = glote; GZ = zona glandular; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana; P = protuberâncias esféricas; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm. 34
- Figura 10.** Cavidade oral da larva de *Leptodactylus chaquensis*, estágio 37 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; BRAP = papila da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; G = glote; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana. Escala 1,0 mm.37

Figura 11. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus chaquensis*, estágio 39 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana; POP = papila pós-nasal; PRNA = arena pré-nasal. Escala 1,0 mm.39

Figura 12. Condrocrânios das larvas de *Leptodactylus chaquensis*. Material 1: A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 35 (Gosner, 1960); Material 2: C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 36; Material 3: E - vista dorsal e F - vista ventral, estágio 36. Escala 1,0 mm. 41

Figura 13. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus furnarius*, estágio 35 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 43

Figura 14. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus furnarius*, estágio 32 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm 45

Figura 15. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus fuscus*, estágio 38 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B e Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; MR = crista mediana; PONA = arena pós-nasal; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 47

Figura 16. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus fuscus*, estágio 34 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 50

Figura 17. Condrocrânios das larvas de *Leptodactylus fuscus*. Material 1: A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 38 (Gosner, 1960); Material 2: C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 37; Material 3: E - vista dorsal e F - vista ventral, estágio 37. Escala 1,0 mm.52

Figura 18. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus knudseni*, estágio 34 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 54

Figura 19. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus knudseni*, estágio 33 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.56

Figura 20. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus labyrinthicus*, estágio 37 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.59

Figura 21. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus latinasus*, estágios 37 e 38 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papila lateral da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm.60

- Figura 22.** Condrocrânio da larva de *Leptodactylus latinasus*, estágio 36 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm. 63
- Figura 23.** Cavidade oral da larva de *Leptodactylus mystacinus*, estágio 39 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal. Escala 1,0 mm. 64
- Figura 24.** Condrocrânio da larva de *Leptodactylus mystacinus*. A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 37 (Gosner, 1960). Escala 1,0 mm 67
- Figura 25.** Cavidade oral da larva de *Leptodactylus mystacinus*, estágio 37 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; G = glote; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papila lateral da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 68
- Figura 26.** Condrocrânio da larva de *Leptodactylus mystacinus*. A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 36 (Gosner, 1960). Escala 1,0 mm. 69
- Figura 27.** Cavidade oral da larva de *Leptodactylus natalensis*, estágio 39 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LRP = papila lateral da crista; MR = crista mediana; PRNA = arena pré-nasal; TA = rudimento lingual; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 71
- Figura 28.** Condrocrânio da larva de *Leptodactylus natalensis*, estágio 37 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm. 73
- Figura 29.** Cavidade oral da larva de *Leptodactylus ocellatus*, estágio 36 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-C) e Teto bucal (D-F). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; G = glote; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 75
- Figura 30.** Condrocrânio da larva de *Leptodactylus ocellatus*, estágio 36 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm. 78
- Figura 31.** Cavidade oral da larva de *Leptodactylus* aff. *ocellatus*, estágio 38 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; P = protuberâncias esféricas; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 79
- Figura 32.** Cavidade oral da larva de *Leptodactylus* aff. *ocellatus*, estágio 36 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A) e Teto bucal (B-D). BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal. Escala 1,0 mm. 81
- Figura 33.** Condrocrânios das larvas de *Leptodactylus ocellatus*. Material 3: A - vista dorsal e B - vista ventral de

larva no estágio 38 (Gosner, 1960); Material 4: C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 38. Escala 1,0 mm. 82

Figura 34. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus petersii*. A - vista dorsal e B - vista ventral, estágio 36 (Gosner, 1960). 85

Figura 35. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus podicipinus*, estágio 39 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B e Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A) e Teto bucal (B-D). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; G = glote; IP = papila infralabial; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; PONA = arena pós-nasal; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; TA = rudimento lingual; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 87

Figura 36. Condrocrânios de larvas de *L. podicipinus*. Material 1: A - vista dorsal e B - vista ventral, estágio 38; Material 2: C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 39. Escala 1,0 mm. 90

Figura 37. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus rhodomystax*, estágio 27 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm. 92

Figura 38. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus rhodomystax*, estágio 27 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm. 94

Figura 39. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus riveroi*, estágio 26 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BP = bolsa bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; POP = papilas pós-nasais; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 96

Figura 40. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus riveroi*, estágio 26 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm. 98

Figura 41. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus spixi*, estágio 31 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A) e Teto bucal (B). BP = bolsa bucal; DV = velum dorsal; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 99

Figura 42. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus tapiti*, estágio 37 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papila lateral da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm. 103

Figura 43. Condrocrânios das larvas de *Leptodactylus spixi*, A - vista dorsal e B - vista ventral, estágio 36 (Gosner, 1960); e *L. tapiti*, C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 39. Escala 1,0 mm. 105

Figura 44. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus troglodytes*, estágio 36 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRAP = papilas

da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm. 107

Figura 45. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus troglodytes*, estágio 33 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papila lateral da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm. 110

Figura 46. Condrocrânios das larvas de *Leptodactylus troglodytes*. Material 1: A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 35 (Gosner, 1960); Material 2: C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 34. Escala 1,0 mm.... 111

Figura 47. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus vastus*, estágio 34 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm. 114

Figura 48. Teto bucal da larva de *Leptodactylus pustulatus* no estágio 33 (Gosner, 1960). A seta está indicando a papila lateral da crista. MEV. 114

Figura 49. Cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise de parcimônia de 84 caracteres larvários (Comprimento = 417 passos, CI = 0,3765 e RI = 0,4961). 116

Figura 50. Cladograma de consenso estrito da análise de parcimônia resultante da análise de 84 caracteres larvários (Comprimento = 423 passos, CI = 0,3712 e RI = 0,4845). Os números indicam os valores de suporte dos ramos, acima dos nós os valores de *bootstrap* provenientes de 10000 replicações e abaixo os valores de Bremer. Cores representam os grupos de espécies: verde (grupo *L. fuscus*), marrom (gr. *L. melanonotus*), laranja (gr. *L. pentadactylus*) e azul claro (gr. *L. ocellatus*). 117

Figura 51. Cladograma de consenso estrito da análise de parcimônia resultante da análise de 84 caracteres larvários e 98 caracteres da análise de Ponssa (2008) (Comprimento = 557, CI = 0,4722 e RI = 0,3099). Os números indicam os valores de suporte dos ramos, acima dos nós os valores de *bootstrap* provenientes de 10000 replicações e abaixo os valores de Bremer. 122

Figura 52. Cladograma de 50% da regra da maioria da análise de parcimônia resultante da análise de 84 caracteres larvários e 98 caracteres da análise de Ponssa (2008) (Comprimento = 511, CI = 0,58 e RI = 0,55). Os números acima dos nós indicam os valores de suporte dos ramos, *bootstrap*, provenientes de 10000 replicações. Os números abaixo dos nós indicam as frequências dos ramos. 123

RESUMO

O gênero *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 compreende 87 espécies agrupadas em cinco grupos fenéticos, com base no comportamento, na morfologia e na ecologia dos adultos. Apesar dos trabalhos sobre a sistemática destes grupos, a taxonomia e a filogenia do gênero *Leptodactylus* e da família Leptodactylidae ainda não são totalmente compreendidas. Assim, a morfologia larvária, mesmo incipiente, desponta como mais uma ferramenta para auxiliar em novos estudos sistemáticos da família. Este trabalho tem por objetivo descrever e realizar uma análise comparativa da microanatomia bucal interna e do condrocânio de larvas de anfíbios anuros do gênero *Leptodactylus*, buscando fornecer novos caracteres que possam auxiliar na compreensão das relações filogenéticas do gênero. Com isso buscamos testar a validade da utilização deste conjunto de caracteres em estudos sistemáticos e compreender os padrões anatômicos e sua distribuição no gênero. Girinos e desovas de *Leptodactylus* foram coletados em diferentes localidades da região do Distrito Federal e entorno e material adicional foi obtido de coleções científicas. Foram realizadas observações, fotodocumentações e descrições da microanatomia bucal interna e do condrocânio. Para determinar a utilidade dos caracteres larvários de microanatomia bucal interna e condrocânio na compreensão das relações filogenéticas do gênero *Leptodactylus* foram realizadas análises de parcimônia com buscas heurísticas e exaustivas nos programas PAUP 4.0b1 e TNT 1.1. A análise dos cladogramas obtidos foi feita através dos programas MacClade 4.0 e Mesquite 2.71. O monofiletismo do gênero *Leptodactylus* foi corroborado tanto pelos caracteres larvários quanto pelos caracteres codificados a partir de espécimes adultos. Apesar disso, as relações das espécies que compõem o gênero merecem ser estudadas mais a fundo, pois o monofiletismo e as relações entre os grupos de espécies aceitos e amplamente utilizados não foram corroboradas. Os caracteres larvários se mostraram potencialmente úteis na reconstrução das relações filogenéticas e devem ser utilizados como uma fonte adicional de dados nos próximos trabalhos de inferência filogenética. Entretanto, como o conhecimento sobre a morfologia larvária ainda é escasso, torna-se necessária a realização de trabalhos de descrição e comparação das estruturas anatômicas.

Palavras-chave: anatomia, descrição, diafanização, sistemática, gênero

ABSTRACT

The genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 comprises 87 species grouped in five phenetic groups, based on their adults behavior, morphology and ecology. Despite the works on systematics involving these groups, taxonomy and phylogeny of the genus *Leptodactylus* and the Leptodactylidae family are not completely understood yet. Thus, larval morphology, incipient or not, rises as an additional tool to future systematic studies on this family. The present work aims on describing and analyze comparatively the internal mouth and chondrocranial morphology of tadpoles from the genus *Leptodactylus*, on the attempt to provide new characters which might reinforce the understanding of the phylogenetic relationships amongst the genus. *Leptodactylus* tadpoles and spawning were collected in different locations in Distrito Federal and its surroundings. Additional biological materials were obtained from scientific collections. Internal mouth and chondrocranial anatomy were observed, photographed and described. In order to determine the contribution of the larval characters on the understanding of the phylogenetic relationships of the genus *Leptodactylus*, parsimony analyses were performed using heuristic and exhaustive searches on the PAUP 4.0b1 and TNT 1.1 softwares. The cladogram analyzes were done using MacClade 4.0 and Mesquite 2.71 softwares. The monophyly of the genus *Leptodactylus* was corroborated by both larval and adult characters. However, more studies are needed for a better understanding of the relationships between the species of the genus, for the monophyly and the relationships amongst current phenetic groups were not corroborated. Larval characters appeared to be potentially useful on the reconstruction of the phylogenetic relationships and must be used as an additional data source on phylogenetic studies. The data about larval morphology is still scarce, which shows the importance of new works describing and comparing larval anatomical structures.

Key-words: anatomy, tadpole, description, diafanization, systematic, genus

1. INTRODUÇÃO

1.1. Caracteres Larvários de Anuros e a Sistemática do Grupo

A utilização de caracteres larvários em estudos de sistemática apesar de incipiente é relativamente antiga. Lataste (1879) foi o primeiro a sugerir que os caracteres larvários teriam importância taxonômica. Em seu trabalho, ele dividiu a ordem Anura em dois grandes grupos com base na posição do espiráculo (estrutura pela qual a água é evacuada das câmaras branquiais) nas larvas: os Laevogyrinidae e Mediogyrinidae, que apresentam espiráculo sinistro e espiráculo medial respectivamente. Após Lataste, outros pesquisadores, tais como Noble (1926) e Orton (1953, 1957), defenderam a utilização de caracteres larvários para auxiliar na classificação dos anuros.

Noble (1926) utilizou as estruturas bucais externas das larvas para diferenciar espécies. Ao passo que Orton (1953), agrupou as larvas conhecidas de anfíbios anuros em quatro tipos básicos, baseando-se principalmente na premissa de que, apesar de alguns caracteres larvários serem bastante variáveis havia outros que eram mais uniformes e que permitiam esse agrupamento. Sua divisão levava em conta os seguintes caracteres: número e posição do espiráculo, anatomia das câmaras branquiais e estruturas bucais externas. Em seu trabalho em 1957 ela torna a sugerir que os caracteres larvários promovem um agrupamento mais natural dos anuros e um melhor entendimento de suas relações filogenéticas. Isso advém segundo ela, da estabilidade demonstrada por estes caracteres a despeito de influências ambientais e evolutivas, tais como modificações adaptativas e dispersão geográfica.

Alguns autores, contudo, questionaram a validade da utilização destes caracteres em análises sistemáticas (GRIFFITHS, 1963; GRIFFITHS & DE CARVALHO, 1965; SOKOL, 1975). Esta controvérsia advém dos poucos caracteres analisados por Lataste (1879), Noble (1926) e Orton (1953), o que poderia acarretar em interpretações errôneas acerca das relações sistemáticas entre as famílias de anuros. Não se nega, entretanto, a importância da utilização de caracteres larvários em trabalhos taxonômicos e sistemáticos, desde que vários caracteres sejam acessados (WASSERSUG, 1976; SPIRANDELI-CRUZ, 1991; HAAS, 2003; d'HEURSEL, 1999 e 2004; ALCADE, 2005; d'HEURSEL & HADDAD, 2007). Rossa-Feres (dados não publicados) sugere uma maior plasticidade da morfologia larvária externa, quando comparada à morfologia larvária interna. Isto é, a morfologia externa parece ser constituída por um conjunto de caracteres dos quais alguns refletem a história evolutiva e outros mais plásticos que tendem a responder a pressões ambientais e estão mais sujeitos à seleção, podendo tornar-se muito semelhantes em espécies muito distantes filogeneticamente. Já os caracteres internos tendem a ser mais conservativos, o que confere a estes, um grande potencial para utilização em estudos filogenéticos (ANDRADE *et al.*, 2007).

Parker (1881) está entre os primeiros pesquisadores a fazerem referência às estruturas

buciais internas. Contudo, sua descrição realizada a partir de larvas de *Rana pipiens*, foi apresentada de forma generalizada, utilizando apenas ilustrações, sem uma nomenclatura que pudesse ser empregada em outras descrições do mesmo tipo. Kenny, em 1969, apresentou uma descrição mais detalhada das estruturas bucais internas de larvas de *Phyllomedusa trinitatis*, mas ainda não era possível a realização de estudos comparativos por falta de uma terminologia adequada e padronizada. Foi Wassersug (1976) quem primeiro descreveu as características gerais da cavidade bucal interna de larvas de anuros e propôs uma terminologia consistente, a qual permitiu que estudos comparativos intra e interespecíficos pudessem ser realizados (WASSERSUG, 1980; WASSERSUG & HEYER, 1988; SPIRANDELI-CRUZ, 1991, ECHEVERRÍA & LAVILLA, 2000; d'HEURSEL, 2004; RAMÓN FORMAS & BRIEVA, 2004; SANDOVAL, 2004; WEBER & CARAMASCHI, 2006; PRADO, 2006; d'HEURSEL & HADDAD, 2007).

Além das estruturas bucais internas, outro conjunto de caracteres anatômicos, como os de condrocânio, têm demonstrado potencial para emprego em estudos filogenéticos (LARSON & DE SÁ, 1998; MAGLIA *et al.*, 2001; HAAS, 2003). É relatado por Cannatella (1999) que o primeiro pesquisador a acessar este conjunto de caracteres foi Dugés em 1834 para *Pelobates fuscus*. Recentemente, vários trabalhos têm contribuído para expandir o nosso conhecimento acerca da morfologia do condrocânio (SOKOL, 1981; WIENS, 1989; LAVILLA & FABREZI, 1992; PUGENER & MAGLIA, 1997; LARSON, 2004 e 2007).

Wassersug, em 1980 levantou a hipótese de que as estruturas larvárias internas seriam importantes para constituir filogenias juntamente com caracteres dos adultos e dados moleculares. Ele também sugeriu que as estruturas larvárias fossem analisadas e consideradas em trabalhos futuros de cunho sistemático em anuros. Esta hipótese tem se confirmado. Larson & de Sá (1998) e Haas (2003) demonstraram que mesmo que algumas vezes os caracteres larvários reflitam convergências ecológicas, em outras eles indicam parentesco, sendo que algumas hipóteses filogenéticas baseadas neste conjunto de caracteres têm se mostrado congruentes com hipóteses filogenéticas baseadas sobre caracteres de formas adultas. De fato, em muitas descrições recentes de larvas, dados sobre a microanatomia bucal interna e condrocânio têm sido fornecidos (PEROTTI & CÉSPEDEZ, 1999; NOMURA *et al.*, 2003; RÁMON FORMAS & BRIEVA, 2004; ALCADE *et al.*, 2006; PRADO & d'HEURSEL, 2006; CÁRDENAS-ROJAS *et al.* 2007; de SÁ *et al.*, 2007a; de SÁ *et al.*, 2007b; VIEIRA *et al.*, 2007) e sendo utilizados como ferramentas auxiliares na compreensão das relações ecológicas e sistemáticas da ordem Anura (WASSERSUG, 1976; WASSERSUG & DUELLMANN, 1984; d'HEURSEL & de SÁ, 1999; HAAS & RICHARDS, 1998; LARSON & de SÁ, 1998; MAGLIA *et al.*, 2001; FAIVOVICH, 2002; HAAS, 2003; LARSON *et al.*, 2003; LARSON, 2004; PUGENER *et al.*, 2003; FAIVOVICH *et al.*, 2005; VERA CANDIOTI, 2005; FROST *et al.* 2006; GRANT *et al.* 2006; d'HEURSEL & HADDAD, 2007; LARSON, 2007; PONSSA, 2008).

1.2. Caracterização Morfológica da Cavidade Bucal

A cavidade bucal das larvas de anuros é estreita na porção anterior, próximo ao orifício bucal, alarga-se na região mediana e torna a estreitar-se novamente na região próxima à faringe e ao esôfago. Na região anterior do assoalho bucal próximo à abertura da boca, encontra-se a área pré-lingual, contendo as papilas infralabiais. Logo atrás da cartilagem infrarrostral e anteriormente à cartilagem ceratohial, encontra-se a área lingual, região na qual a língua do adulto se desenvolve e que pode ou não apresentar papilas linguais. No centro do assoalho bucal, há uma região denominada de arena do assoalho bucal (*buccal floor arena*) onde podem ocorrer papilas e/ou pustulações em vários arranjos, tamanhos, formas e quantidades. Lateralmente à arena do assoalho bucal, há estruturas denominadas bolsas bucais, que variam em tamanho, profundidade, disposição e presença ou não de perfurações. Na região posterior, estão localizados o velum ventral e a zona glandular. O teto da cavidade bucal pode ser dividido em quatro regiões. Uma área pré-nasal, delimitada pelo par de cartilagens suprarrostrais e pelas narinas internas (coanas); uma área pós-nasal, delimitada pelas coanas anteriormente e posteriormente separada por uma crista mediana (*median ridge*). Pode haver ainda papilas laterais à crista (*lateral ridge papillae*) de cada lado da crista mediana. Na região mediana, há a arena do teto bucal, que pode apresentar papilas e/ou pustulações. Na região posterior, encontram-se a zona glandular e o velum dorsal (WASSERSUG, 1976).

1.3. Caracterização Morfológica do Condrocrânio

O condrocrânio das larvas de anuros é uma caixa cartilaginosa que protege o sistema nervoso central e suporta os órgãos sensoriais e o aparato mandibular (CANNATELLA, 1999). Esta estrutura e seus anexos podem ser divididos em cinco regiões principais (LARSON & de SÁ, 1998; CANNATELLA, 1999):

- 1) Região Etmoidal – parte anterior do condrocrânio com função de suportar as cápsulas nasais e as mandíbulas;
- 2) Região Orbital – parte lateral do condrocrânio, que consiste de uma cartilagem orbital, que se origina das partes posteriores das cartilagens trabeculares e das partes anteriores das cartilagens paracordais, e que está unida posterodorsalmente às cápsulas óticas;
- 3) Região Otoccipital – parte posterior do condrocrânio, na qual estão localizados os principais forâmens do esqueleto, as cápsulas óticas e os arcos occipitais;
- 4) Mandíbulas – são compostas pelas cartilagens supra e infrarrostral, que suportam as coberturas das mandíbulas inferior e superior, mas não resistem à metamorfose. A cartilagem suprarrostral é reabsorvida e a cartilagem infrarrostral é incorporada à cartilagem de Meckel. Outros elementos das mandíbulas incluem vários ligamentos circumorais, a cartilagem de Meckel, e o palatoquadrado;
- 5) Aparato Hiobranquial – os dois maiores componentes do aparato hiobranquial são

as ceratohiais e as cestas branquiais. As primeiras, juntamente com outras estruturas (cópulas e ligamentos) são as partes do esqueleto responsáveis por suportar o assoalho bucal. As cestas branquiais são compostas por placas hipobranquiais e ceratobranquiais, responsáveis pela sustentação das brânquias e aparato filtrador.

1.4. Sistemática e Relações Filogenéticas no Gênero *Leptodactylus*

A família Leptodactylidae encontrava-se, até recentemente, dividida em cinco subfamílias: Ceratophryinae, Cycloramphinae, Eleutherodactylinae, Leptodactylinae e Telmatobiinae, muitas das quais não eram monofiléticas (RUVINSKY & MAXSON, 1996; FROST *et al.*, 2006). Propondo compreender as relações entre os anfíbios, Frost *et al.* (2006) estabeleceram uma nova sistemática para Lissamphibia combinando caracteres anatômicos descritos por Haas (2003) e análises moleculares. Após este trabalho, Grant *et al.* (2006) analisaram caracteres moleculares e fenotípicos (morfologia de adultos e larvas, alcalóides e dados comportamentais) e propuseram mais algumas modificações na sistemática proposta por Frost *et al.* (2006).

Com base nestes resultados, a família Leptodactylidae foi reestruturada. Os membros da antiga subfamília Eleutherodactylinae foram incorporados à família Brachycephalidae (esta última sofreu nova reformulação em trabalho recente de HEDGES *et al.*, 2008). A subfamília Cycloramphinae foi elevada à categoria de família (Cycloramphidae) e posteriormente dividida nas famílias Cycloramphidae e Hylodidae. As subfamílias Batrachylinae, Ceratophryinae e Telmatobiinae foram agrupadas na família Ceratophryidae, além da elevação da tribo Calyptocephalellini (antes incluída em Telmatobiinae) à família Calyptocephalellidae. Os gêneros *Edalorhina*, *Engystomops*, *Eupemphix*, *Physalaemus*, *Pleurodema*, *Pseudopaludicola* e *Somuncuria* foram retirados da família Leptodactylidae, passando a constituir a família Leiuperidae. Leptodactylidae, atualmente, contém 97 espécies, distribuídas nos gêneros: *Hydrolaetare*, *Leptodactylus* (que passa a incluir também os antigos gêneros *Adenomera*, *Lithodytes* e *Vanzolinius*), *Paratelmatoebius* e *Scythrophrys* (FROST *et al.*, 2006; GRANT *et al.*, 2006, FROST, 2009).

O gênero *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 atualmente compreende 87 espécies que ocorrem na América do Norte (sul do Texas), América Central e América do Sul. O gênero é predominantemente Neotropical, com poucas espécies ocorrendo na região Neártica (FROST, 2009).

Heyer (1969) definiu cinco grupos de espécies para o gênero com base no comportamento (modo de postura e forma das desovas em ninhos de espuma; vida fossorial), morfologia (presença ou ausência de espinhos nupciais nos membros anteriores e na região torácica; presença ou ausência de franjas nos artelhos, “toe fringes”; ovos com melanóforos; rigidez dos ossos da região nasal) e ecologia dos adultos (sítios de vocalização), a saber: *Leptodactylus ocellatus*, *L. melanonotus*, *L. pentadactylus*, *L. fuscus* e *L. marmoratus*. Neste mesmo trabalho o autor sugeriu que as espécies dos grupos de *L. melanonotus* e *L. ocellatus* seriam as mais

relacionadas entre si. O grupo de *L. pentadactylus* seria em seguida o grupo mais relacionado aos dois grupos anteriores e as espécies do grupo de *L. fuscus* estariam relacionadas ao grupo formado por estes três grupos. O grupo de espécies de *L. marmoratus* não estaria relacionado a nenhum dos outros quatro grupos. A distribuição geográfica dos grupos não apresenta um padrão definido ocorrendo na mesma região espécies alocadas em grupos diferentes.

Desde então, trabalhos sobre a sistemática destes grupos foram realizados por este mesmo autor (HEYER, 1970; 1973; 1974; 1978; 1979; 1994 e 2005) e mudanças taxonômicas foram propostas. Por exemplo, a revalidação do gênero *Adenomera*, o qual incluía as espécies pertencentes ao grupo de *L. marmoratus*. Contudo, apesar da taxonomia das espécies destes grupos ser relativamente resolvida, as relações filogenéticas do gênero *Leptodactylus* e da família Leptodactylidae ainda não são totalmente compreendidas (p. ex. LARSON & de SÁ, 1998; FROST *et al.*, 2006; GRANT *et al.*, 2006; PONSSA, 2008).

Um dos primeiros trabalhos a propor uma relação filogenética para o gênero foi o realizado por Heyer (1998). Neste trabalho o autor utilizou caracteres provenientes da morfologia do adulto, larvários (destes, um proveniente da microanatomia bucal interna), morfologia dos ovos e características da vocalização. Seus resultados indicaram que o gênero *Leptodactylus* era parafilético em relação aos gêneros *Adenomera*, *Vanzolinius* e *Lithodytes*. Frost *et al.* (2006) em sua hipótese filogenética para Lissamphibia sugeriu que o gênero *Leptodactylus* seria monofilético quando considerado em conjunto com *Adenomera* e *Lithodytes*, e que o gênero *Vanzolinius* seria sinônimo de *Leptodactylus*. Entretanto como poucas espécies foram amostradas alguns autores contestam os resultados obtidos (PONSSA, 2008). O fato é que atualmente os cinco grupos de espécies propostos inicialmente por Heyer (1969) continuam sendo utilizados, contudo, ainda que alguns autores considerem que alguns grupos devam constituir agrupamentos monofiléticos, as relações entre os grupos proposta inicialmente por Heyer (1969) tem sido contestada (MAXSON & HEYER, 1988; LARSON & de SÁ, 1998; PONSSA, 2008). Larson & de Sá (1998) em sua hipótese filogenética baseada em caracteres larvários do condrocânio não corroboraram a monofiletismo do gênero *Leptodactylus* e nem as relações entre os grupos propostas por Heyer (1969). Os autores encontraram uma relação mais próxima entre as espécies dos grupos de *L. pentadactylus* e *L. fuscus* contrariando o sugerido anteriormente. Mais recentemente, Ponssa (2008) publicou uma hipótese filogenética para o gênero baseada em caracteres morfológicos externos, osteológicos, morfologia larvária (condrocânio) e comportamento. Em suas análises, a autora também observou uma maior relação entre as espécies dos grupos de *L. pentadactylus* e *L. fuscus* e também corroborou o monofiletismo deste último. Entretanto, como suas análises restringem-se principalmente às espécies dos grupos de *L. fuscus* e de *L. pentadactylus* as relações entre os grupos de espécies do gênero permanecem pouco definidas.

Essas propostas de reestruturações e de relações entre as espécies são importantes, uma vez que servem de base para novos estudos sistemáticos de Leptodactylidae e do gênero *Leptodactylus* e podem vir a ser corroboradas ou modificadas frente a novos dados morfológicos

e/ou moleculares. Assim, a morfologia larvária desponta como mais uma ferramenta para este tipo de estudo.

Nos últimos anos muitos trabalhos foram publicados acerca da morfologia larvária de um grande número de espécies de anfíbios anuros. Apesar disso, muitas espécies não possuem sequer as suas larvas descritas. As descrições de larvas são disponíveis para cerca de 1/3 das espécies conhecidas de anuros que passam pela fase larvária. No Brasil, apenas 40% das espécies têm a sua larva descrita (ANDRADE *et al.*, 2007). E quando nos referimos à anatomia larvária (anatomia bucal interna, condrocânio, etc.), estes números são ainda menores (ALTIG & McDIARMID, 1999; CANNATELLA, 1999; PUGENER *et al.*, 2003). Para a família Leptodactylidae, por exemplo, à exceção de algumas espécies que possuem a microanatomia bucal (WASSERSUG & HEYER, 1988; SPIRANDELI-CRUZ, 1991; ECHEVERRÍA, 1995; SANDOVAL, 2004; BILATE *et al.*, 2006; PRADO & d'HEURSEL, 2006; de SÁ *et al.*, 2007a; de SÁ *et al.*, 2007b; VERA CANDIOTI *et al.*, 2007; VIEIRA *et al.*, 2007; MIRANDA & FERREIRA, 2008; MIRANDA & FERREIRA, 2009) e o condrocânio (LARSON & de SÁ, 1998; de SÁ *et al.*, 2007a; de SÁ *et al.*, 2007b; VERA CANDIOTI *et al.*, 2007) de suas larvas descrita, trabalhos mais amplos envolvendo este tipo de caracteres em estudo de sistemática inexistem. Em se tratando de microanatomia bucal, o trabalho de Wassersug & Heyer (1988) é o que mais se aproxima deste objetivo. Porém, como eles abordaram os leptodactídeos de forma geral, antes das mudanças sugeridas por Frost *et al.* (2006), somente oito espécies do gênero *Leptodactylus* foram examinadas. Larson & de Sá (1998) realizaram um amplo trabalho de descrição, comparação e inferência filogenética a partir de caracteres da morfologia do condrocânio em 22 espécies de *Leptodactylus*, contudo, trabalhos envolvendo a utilização de ambos os conjuntos de caracteres não foram realizados.

Neste sentido, este trabalho tem por objetivo descrever e realizar uma análise comparativa da microanatomia bucal interna e do condrocânio de larvas de anfíbios anuros do gênero *Leptodactylus*. Com isso buscamos: descrever e propor a utilização de novos caracteres da microanatomia bucal interna e condrocânio em estudos filogenéticos do gênero; propor uma hipótese filogenética baseada em caracteres larvários e com base nela avaliar a validade da utilização destes caracteres para a filogenia do gênero (se são informativos, se apresentam sinal filogenético); descrever a evolução dos caracteres e analisar os padrões anatômicos e sua distribuição no gênero; avaliar a congruência entre conjuntos de dados de diferentes naturezas (caracteres larvários gerados a partir deste trabalho e caracteres obtidos a partir de espécimes adultos gerados em trabalhos publicados previamente). Além destes objetivos também propomos neste trabalho um novo método para as análises da microanatomia bucal interna.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Para a coleta das larvas foram realizadas excursões ao campo em diferentes localidades da região do Distrito Federal e entorno (Licença nº 17310-1 ICMBio). Também foram solicitados, materiais adicionais a Coleções Científicas (DZSJRP - Coleção de Girinos do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Campus de São José do Rio Preto; FML - Colección Herpetológica Fundación Miguel Lillo; INPA-H - Coleção de Anfíbios e Répteis do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia; MNRJ - Coleção Herpetológica do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro; UFMT - Coleção de Vertebrados do Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso; UNNEC - Colección Herpetológica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidade Nacional del Nordeste; ZUFMS - Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul).

As desovas coletadas em campo foram mantidas em aquários arejados, separadas por espécie, afim de se acompanhar sistematicamente o desenvolvimento e metamorfose das larvas. A cada quatro dias, duas larvas eram eutanasiadas por imersão em solução de Cloridrato de Lidocaína 2% e fixadas em formaldeído 5%, enquanto outra era mantida até a metamorfose completa, permitindo a identificação correta das espécies. As larvas coletadas em campo e as obtidas das desovas tiveram seus estágios de desenvolvimento determinado segundo Gosner (1960). Medidas do comprimento do corpo (CC) e comprimento total (CT) foram obtidas de cada exemplar, com o auxílio de um paquímetro, sob microscópio estereoscópico (ALTIG & McDIARMID, 1999).

Pelo menos três larvas de cada espécie foram dissecadas, preferencialmente no estágio 36 (GOSNER, 1960) ou próximo a este, para as análises de microanatomia bucal interna e três foram diafanizadas para as análises do condrocânio. Isto é necessário porque desde a eclosão das larvas até o estágio 26, ocorre o aparecimento de algumas estruturas e principalmente o aumento da complexidade e quantidade de papilas no assoalho e teto bucais. A partir desse estágio o padrão morfológico da espécie fica estabilizado até os estágios 39 e 40, quando têm lugar modificações, geralmente regressivas, que se estendem até a completa metamorfose da larva em imago (SPIRANDELI-CRUZ, 1991).

2.1. Material Analisado

Dezenove espécies e trinta populações diferentes foram amostradas durante a execução deste trabalho. São elas:

Espécies pertencentes ao grupo de *Leptodactylus fuscus*:

Leptodactylus bufonius

Material 1: Lote de girinos FML 04104. Coletado em Caspi Corral, Departamento Figueroa, Santiago del Estero, Argentina, em 27 de fevereiro de 1986, por G. Schocchi, M. Fabrezi, A. Marcus, O. Pagaburo e J. Bracamonte. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 35, CC = 11,61 mm, CT = 32,42 mm; estágio 36, CC = 12,57 mm, CT = 30,27 mm; estágio 36, CC = 12,35 mm, CT = 32,43 mm) e (Condrocrânio: estágio 36, CC = 11,97 mm, CT = 33,84 mm; estágio 36, CC = 12,79 mm, CT = 32,44 mm).

Leptodactylus camaquara

Material 1: Girinos coletados na Serra do Cipó, Alto Palácio - MG, em 24 de janeiro de 2009, por N.M. Maciel e M.N. de C. Kokubum. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 30, CC = 6,76 mm, CT = 21,38 mm; estágio 28, CC = 5,97 mm, CT = 19,05 mm; estágio 30, CC = 6,72 mm, CT = 18,57 + x mm) e (Condrocrânio: estágio 29, CC = 5,57 mm, CT = 16,79 mm; estágio 29, CC = 5,73 mm, CT = 18,27 mm).

Leptodactylus furnarius

Material 1: Girinos coletados Poço Azul - DF, em 10 de dezembro de 2008, por N.M. Maciel. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 35, CC = 10,16 mm, CT = 31,90 mm; estágio 33, CC = 10,13 mm, CT = 31,33 mm; estágio 35, CC = 10,03 mm, CT = 33,79 mm) e (Condrocrânio: estágio 33, CC = 9,84 mm, CT = 23,88 mm; estágio 32, CC = 9,33 mm, CT = 26,98 mm; estágio 32, CC = 9,69 mm, CT = 28,86 mm).

Leptodactylus fuscus

Material 1: Girinos coletados em um campo encharcado de murundus, em Monte Alegre (13°09'32,5"S; 47°02'35,1"W), GO, em 11 à 14 de outubro de 2007, por R. F. Magalhães e O. R. Pires Jr. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 38, CC = 9,04 mm, CT = 24,34 mm; estágio 39, CC = 8,96 mm, CT = 25,21 mm; estágio 37, CC = 9,08 mm, CT = 27,66 mm) e (Condrocrânio: estágio 38, CC = 7,79 mm, CT = 22,87 mm; estágio 39, CC = 9,22 mm, CT = 25,70 mm; estágio 38, CC = 7,67 mm, CT = 27,46 mm).

Material 2: Lote de girinos UNNEC 07423. Coletado em Tabebicuí, Corrientes, Argentina, em 25 de dezembro de 2000. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 37, CC = 9,08 mm, CT = 25,64 mm; estágio 36, CC = 8,38 mm, CT = 23,02 mm; estágio 34, CC = 7,98 mm, CT = 22,98 mm) e (Condrocrânio: estágio 37, CC = 8,74 mm, CT = 24,25 mm; estágio 34, CC = 7,55 mm, CT = 21,18 mm; estágio 35, CC = 7,43 mm, CT = 21,53 mm).

Material 3: Lote de girinos UFMT 5503. Coletado na APM-Manso, Fazenda Morro do Chapéu, Chapada dos Guimarães - MT, em 12 de janeiro de 1999, por C. Strüssmann. Larvas analisadas: (Condrocrânio: estágio 37, CC = 10,39 mm, CT = 27,14 mm; estágio 39, CC = 10,08 mm, CT = 28,44 mm; estágio 37, CC = 10,13 mm, CT = 28,20 mm).

Leptodactylus latinasus

Material 1: Lote de girinos FML 04096. Coletado em El Ceibal, Departamento Lules, Tucumán, Argentina, em 21 de fevereiro de 1985, por O. Pagaburo. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 36, CC = 9,68 mm, CT = 25,16 mm; estágio 37, CC = 10,54 mm, CT = 29,06 mm; estágio 38, CC = 10,15 mm, CT = 21,98 mm) e (Condrocrânio: estágio 36, CC = 9,62 mm, CT = 24,84 mm; estágio 36, CC = 10,62 mm, CT = 26,72 mm).

Material 2: Lote de girinos FML 04456. Coletado em Las Lomitas, Departamento Patiño, Formosa, Argentina, em 08 de dezembro de 1987, por M. Fabrezi, E. Lavilla, G. Scrocchi e A. Manzano. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 36, CC = 14,17 mm, CT = 34,49 mm; estágio 34, CC = 11,59 mm, CT = 27,09 mm; estágio 35, CC = 12,70 mm, CT = 29,64 mm) e (Condrocrânio: estágio 37, CC = 13,88 mm, CT = 30,21 mm; estágio 36,

CC = 12,57 mm, CT = 31,47 mm; estágio 35, CC = 12,03 mm, CT = 28,09 mm).

Leptodactylus mystacinus

Material 1: Lote de girinos UNNEC 07422. Coletados em Establecimiento “Las Marías”, Virasoro, Argentina, em 17 de novembro de 2000. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 38, CC = 13,72 mm, CT = 37,44 mm; estágio 39, CC = 13,77 mm, CT = 37,62 mm; estágio 39, CC = 13,33 mm, CT = 36,50 mm) e (Condrocrânio: estágio 39, CC = 13,59 mm, CT = 36,96 mm; estágio 36, CC = 12,15 mm, CT = 31,29 mm; estágio 37, CC = 12,80 mm, CT = 33,34 mm).

Material 2: Desova coletada em Samambaia - DF, em 05 de novembro de 2008, por L.A. Campos, R. Matushita e A. Sebben. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 37, CC = 9,15 mm, CT = 25,58 mm; estágio 37, CC = 9,84 mm, CT = 26,90 mm; estágio 36, CC = 9,03 mm, CT = 25,59 mm) e (Condrocrânio: estágio 36, CC = 9,67 mm, CT = 29,32 mm; estágio 37, CC = 9,91 mm, CT = 27,18 mm; estágio 36, CC = 9,96 mm, CT = 26,38 mm).

Leptodactylus tapiti

Material 1: Girinos coletados no Portal da Chapada, Alto Paraíso de Goiás - GO, (14°09'47,4"S; 47°35'58,7"W), em 01 de fevereiro de 2009, por N.E.O. Miranda, I.C. Arantes, R.F. Magalhães e F.H.C. Brandão. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 37, CC = 11,84 mm, CT = 31,96 mm; estágio 36, CC = 11,92 mm, CT = 35,95 mm; estágio 37, CC = 10,75 mm, CT = 33,98 mm) e (Condrocrânio: estágio 39, CC = 10,00 mm, CT = 38,16 mm; estágio 39, CC = 11,98 mm, CT = 37,31 mm; estágio 38, CC = 10,63 mm, CT = 34,97 mm).

Leptodactylus troglodytes

Material 1: Desova coletada em Monte Alegre (13°09'32,5"S; 47°02'35,1"W), GO, em 11 à 14 de outubro de 2007, por R.F. Magalhães e O.R. Pires Jr. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 37, CC = 9,16 mm, CT = 28,67 mm; estágio 36, CC = 9,77 mm, CT = 26,78 mm; estágio 35, CC = 10,03 mm, CT = 29,47 mm) e (Condrocrânio: estágio 34, CC = 8,67 mm, CT = 25,32 mm; estágio 35, CC = 8,73 mm, CT = 26,00 mm).

Material 2: Campus Universitário, Universidade Federal da Paraíba - UFPB, João Pessoa - PB, julho de 2006, por W.L.S. Vieira. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 35, CC = 10,53 mm, CT = 26,89 mm; estágio 33, CC = 8,42 mm, CT = 22,85 mm) e (Condrocrânio: estágio 33, CC = 9,25 mm, CT = 23,89 mm; estágio 34, CC = 9,50 mm, CT = 20,79 mm).

Espécies pertencentes ao grupo de *Leptodactylus melanonotus*:

Leptodactylus natalensis

Material 1: Girinos coletados na Mata do Buraquinho, João Pessoa - PB, em março de 2006, por W.L.S. Vieira e G.G. Santana. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 39, CC = 13,06 mm, CT = 37,88 mm; estágio 39, CC = 14,24 mm, CT = 37,44 mm; estágio 33, CC = 10,23 mm, CT = 23,80 mm) e (Condrocrânio: estágio 37, CC = 11,31 mm, CT = 29,82 mm; estágio 38, CC = 13,60 mm, CT = 35,80 mm).

Leptodactylus petersii

Material 1: Lote de girinos UFMT 5550. Coletado em Poça temporária, próxima ao Rio Cuiabá, em área suburbana, Várzea Grande - MT, (15°37'85"S; 56°05'80"W), em abril de 2006, por A.S. Viana. Larvas analisadas: (Condrocrânio: estágio 36, CC = 8,23 mm, CT = 22,53 mm; estágio 36, CC = 7,24 mm, CT = 17,64 mm).

Leptodactylus podicipinus

Material 1: Lote de girinos DZSJRP 262.4. Coletado em Nova Aliança, SP (49°32'35"W; 21°04'34"S), em 05

de novembro de 2003, por T.S. Vasconcelos e R. Zieri. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 39, CC = 9,96 mm, CT = 26,30 mm; estágio 39, CC = 10,59 mm, CT = 27,84 mm; estágio 37, CC = 11,13 mm, CT = 24,67 mm) e (Condrocrânio: estágio 38, CC = 10,37 mm, CT = 29,12 mm; estágio 39, CC = 10,52 mm, CT = 27,32 mm).

Material 2: Lote de girinos UFMT 5504. Coletado na Baía do Jaó, Fazenda Acurizal, Serra do Amolar, Corumbá - MS, em 24 de outubro de 2002, por C. Strüssmann e R.A.K. Ribeiro. Larvas analisadas: (Condrocrânio: estágio 39, CC = 9,57 mm, CT = 30,67 mm; estágio 39, CC = 9,47 mm, CT = 28,30 mm; estágio 40, CC = 10,23 mm, CT = 28,11 mm).

Leptodactylus pustulatus

Material 1: Girinos coletados na estrada entre Britânia e Canadá - GO. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 33, CC = 6,12 mm, CT = 21,84 mm; estágio 33, CC = 6,83 mm, CT = 18,51 mm).

Espécies pertencentes ao grupo de *Leptodactylus ocellatus*:

Leptodactylus chaquensis

Material 1: Lote de girinos FML 04094. Coletado em Misión Tacaaglé, Departamento Pilagás, Formosa, Argentina, em 09 de novembro de 1985, por G. Schocchi, J. Langone, E. Lavilla, R. Montero e M. Fabrezi. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 34, CC = 10,69 mm, CT = 25,68 mm; estágio 34, CC = 11,92 mm, CT = 30,11 mm; estágio 35, CC = 11,08 mm, CT = 28,26 mm) e (Condrocrânio: estágio 35, CC = 12,17 mm, CT = 29,56 mm; estágio 34, CC = 10,97 mm, CT = 28,30 mm).

Material 2: Lote de girinos FML 06773. Coletado em Finca Toro Negro, 15Km à noroeste de Pozo Hondo, Departamento de Jiménez, Santiago del Estero, Argentina, em 23 de dezembro de 1994, por G. Perotti. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 36, CC = 18,13 mm, CT = 41,69 mm; estágio 37, CC = 18,83 mm, CT = 46,39 mm; estágio 38, CC = 19,56 mm, CT = 47,78 mm) e (Condrocrânio: estágio 36, CC = 17,61 mm, CT = 43,12 mm; estágio 37, CC = 19,65 mm, CT = 46,24 mm; estágio 36, CC = 17,98 mm, CT = 43,63 mm).

Material 3: Lote de girinos ZUFMS 00521. Coletado na Base de Estudos do Pantanal, Corumbá - MS. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 39, CC = 13,88 mm, CT = 40,17 mm; estágio 36, CC = 11,78 mm, CT = 29,33 mm; estágio 35, CC = 11,08 mm, CT = 27,56 mm) e (Condrocrânio: estágio 35, CC = 9,49 mm, CT = 24,52 mm; estágio 36, CC = 11,46 mm, CT = 28,84 mm; estágio 36, CC = 11,06 mm, CT = 27,75 mm).

Leptodactylus ocellatus

Material 1: Lote de girinos DZSJRP 248.3. Coletado em Nova Aliança, SP (49°32'35''W; 21°04'347''S), em 22 de outubro de 2003, por T.S. Vasconcelos e R. Zieri. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 33, CC = 16,83 mm, CT = 44,55 mm).

Material 2: Lote de girinos DZSJRP 944.4. Coletado em São José dos Pinhais, PR (49°12'23''W; 25°32'05''S), em 22 de novembro de 2003, por C.E. Conte. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 36, CC = 18,19 mm, CT = 47,10 mm; estágio 36, CC = 17,99 mm, CT = 47,16 mm) e (Condrocrânio: estágio 36, CC = 19,10 mm, CT = 49,57 mm; estágio 36, CC = 19,99 mm, CT = 50,42 mm).

Material 3: Girinos coletados no Campus da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro - UFRRJ, Seropédica - RJ, em 30 de janeiro de 2003, por H.R. Silva. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 39, CC = 24,15 mm, CT = 66,17 mm; estágio 37, CC = 21,80 mm, CT = 55,91 mm; estágio 33, CC = 22,73 mm; CT = 63,10 mm) e (Condrocrânio: estágio 34, CC = 21,90 mm, CT = 56,57 mm; estágio 38, CC = 22,11 mm, CT = 63,31 mm; estágio 39, CC = 23,77 mm, CT = 64,74 mm).

Material 4: Lote de girinos MNRJ 52704. Coletado em Vila Surumu - RR, em 09 de agosto de 1999, por U. Caramaschi e H. Niemeyer. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 37, CC = 19,35 mm, CT = 46,12 mm; estágio 37, CC = 18,20 mm, CT = 39,87 mm; estágio 36, CC = 16,81 mm; CT = 36,53 mm) e

(Condrocrânio: estágio 38, CC = 18,02 mm, CT = 44,13 mm; estágio 35, CC = 13,90 mm, CT = 34,25 mm).

Espécies pertencentes ao grupo de *Leptodactylus pentadactylus*:

Leptodactylus knudseni

Material 1: Girinos coletados em Cacoal, RO, em janeiro de 2003, por M.N. de C. Kokubum e R.A. Machado. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 34, CC = 14,28 mm, CT = 52,16 mm; estágio 29, CC = 12,40 mm, CT = 36,49 mm; estágio 32, CC = 11,95 mm, CT = 38,64 mm) e (Condrocrânio: estágio 33, CC = 13,31 mm, CT = 40,68 mm; estágio 28, CC = 10,77 mm, CT = 37,16 mm; estágio 27, CC = 10,11 mm, CT = 34,38 mm).

Leptodactylus labyrinthicus

Material 1: Lote de girinos UFMT 4749. Coletado no Corrégo Monjolinho, Fazenda Buriti, Chapada dos Guimarães - MT, (15°36'S; 56°03'W), em 11 de dezembro de 2004, por C.M. Baicere-Silva. Larvas analisadas: (Condrocrânio: estágio 40, CC = 14,87 mm, CT = 54,53 mm; estágio 36, CC = 14,46 mm, CT = 50,10 mm; estágio 37, CC = 12,84 mm, CT = 47,89 mm).

Leptodactylus rhodomystax

Material 1: Lote de girinos INPA-H 2238. Coletado na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus - AM, (02°55' e 03°01'S; 59°53' e 59°59'W), em 22 de março de 2005, por D.J. Rodrigues. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 27, CC = 6,48 mm, CT = 21,12 mm; estágio 27, CC = 7,46 mm, CT = 21,29 mm; estágio 28, CC = 6,74 mm, CT = 20,29 mm) e (Condrocrânio: estágio 27, CC = 7,11 mm, CT = 21,15 mm; estágio 27, CC = 7,23 mm, CT = 21,60 mm).

Leptodactylus vastus

Material 1: Girinos coletados na Mata do Buraquinho, João Pessoa - PB, em março de 2006. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 34, CC = 12,86 mm, CT = 45,71 mm).

Espécie não alocada em nenhum grupo:

Leptodactylus riveroi

Material 1: Lote de girinos INPA-H 23240. Coletado na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus - AM, (02°55' e 03°01'S; 59°53' e 59°59'W), em 29 de maio de 2004, por D.J. Rodrigues. Larvas analisadas: (Microanatomia bucal interna: estágio 26, CC = 6,21 mm, CT = 15,16 mm) e (Condrocrânio: estágio 26, CC = 6,49 mm, CT = 15,43 mm).

2.2. Microanatomia da Cavidade Bucal

2.2.1. Dissecção e Fotodocumentação

Para cada larva estudada, o assoalho e o teto bucal foram expostos de acordo com o procedimento de dissecção descrito por Wassersug (1976), com algumas modificações. Após anestesia, cada larva foi fixada em decúbito dorsal em uma cuba de dissecção contendo uma solução salina de NaCl (0,65%) de acordo com o protocolo de microdissecção fisiológica *a*

fresco proposto por Sebben (2007). Os animais foram eviscerados sob lupa, com instrumental para microdissecação. Foi feita então uma incisão cuidadosa pela comissura labial (direita ou esquerda) até se visualizar os limites das coberturas da mandíbula ventral e dorsal. O mesmo procedimento foi realizado para ambos os lados. A partir daí o corte seguiu em direção pósterodorsal. A separação total das porções dorsal e ventral da cavidade bucal foi realizada através de um corte transversal na altura do esôfago.

As peças bucais foram coradas com Azul de Metileno 5% e Sudan Black B (SPIRANDELI-CRUZ, 1991; MAGALHÃES *et al.*, 2008). Durante a execução do trabalho também foram testados outros corantes. São eles:

1. *Sudan Black B + Azul de Metileno*

Solução saturada dos dois corantes em 1-2-propilenoglicol na proporção 2:1 (v/v).

2. *Azul de Bromofenol*

Solução do corante em etanol 80%, na concentração de 800 mg/l.

3. *Verde de Bromocresol*

Solução do corante verde de bromofenol em etanol absoluto, na concentração de 10 g/l.

As peças bucais foram imersas no corante por 05 minutos e lavadas com etanol e água. Foram então submersas em água e fotografadas sob microscópio estereoscópico equipado com sistema fotográfico digital Sony H10.

2.2.2. Estruturas Analisadas

As imagens apresentadas a seguir (Figuras 1 e 2) ilustram algumas das estruturas do assoalho e do teto da cavidade bucal que foram analisadas durante a execução das descrições anatômicas.

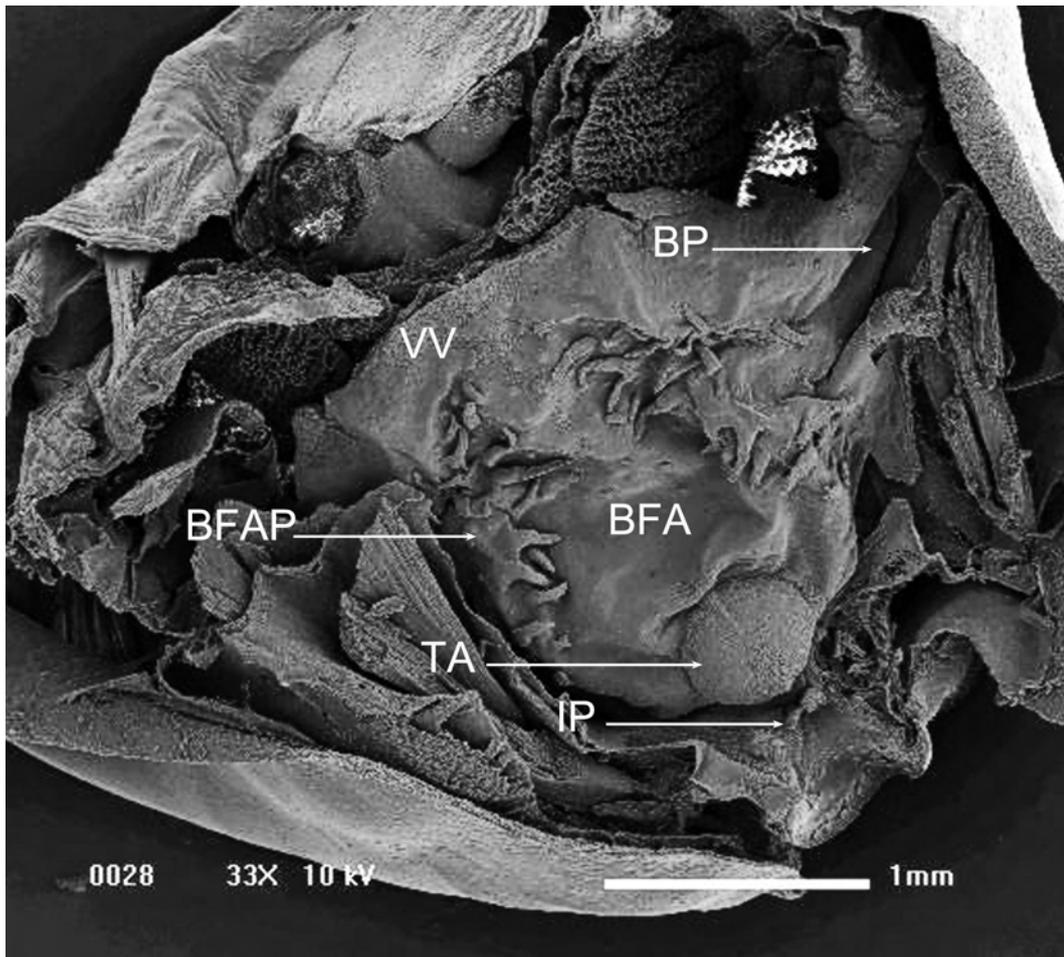


Figura 1. Assoalho bucal da larva de *Leptodactylus podicipinus* (Cope, 1862) no estágio 38 (Gosner, 1960). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; IP = papilas infralabiais; TA = rudimento lingual; VV = velum ventral. Microscopia eletrônica de varredura (MEV).

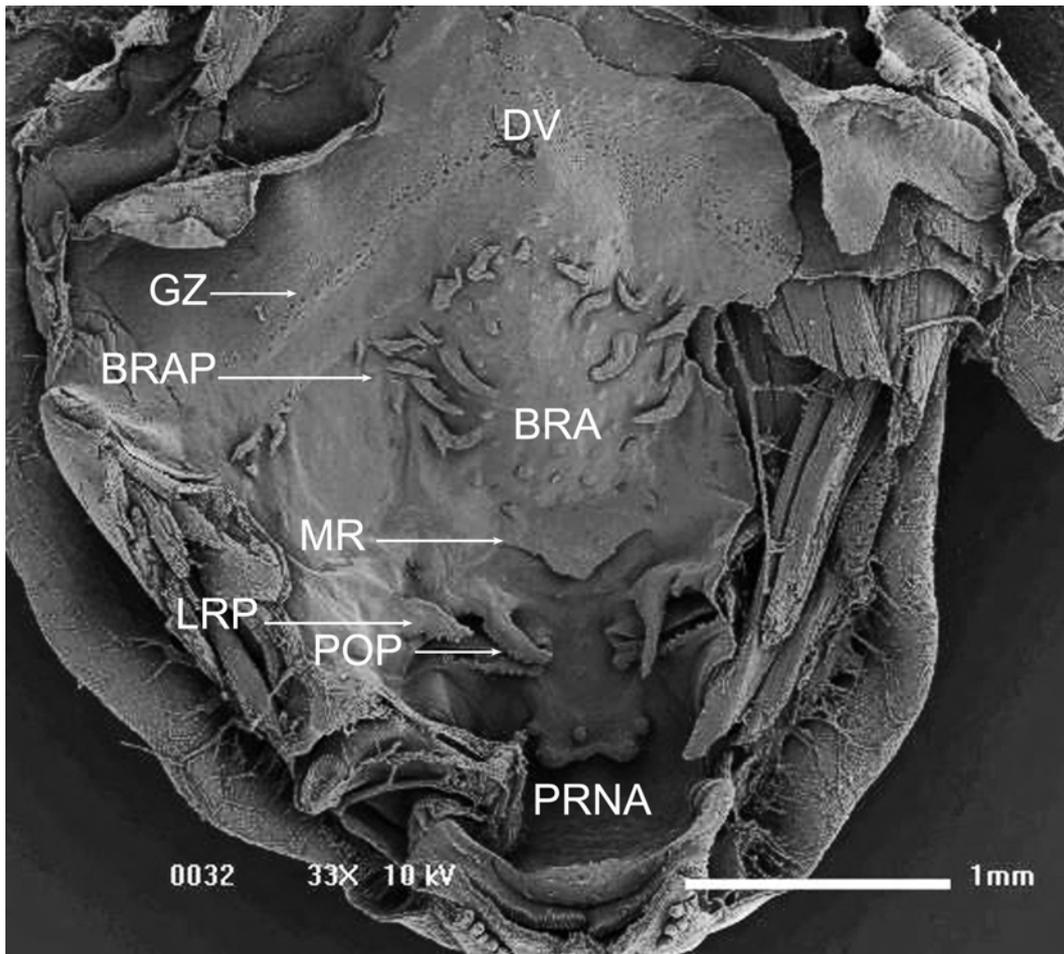


Figura 2. Teto bucal da larva de *Leptodactylus podicipinus* (Cope, 1862) no estágio 38 (Gosner, 1960). BRA = arena do teto bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal. MEV.

2.2.3. Terminologia e Abreviaturas

Para a identificação e descrição das estruturas bucofaringeanas dorsais e ventrais da larva foram utilizadas as terminologias propostas por Wassersug (1976) e Wassersug & Duellman (1984) e adaptadas para o português por Spirandeli-Cruz (1991) e d’Heursel (2004).

2.3. Microanatomia do Condrocrânio

2.3.1. Diafanização e Fotodocumentação

As larvas foram diafanizadas segundo a técnica proposta do Dingerkus & Uhler (1977) e Song & Parenti (1995) com modificações. O seguinte procedimento foi utilizado para preparar os exemplares:

1. As larvas fixadas em formaldeído 5% foram evisceradas, tiveram a pele retirada e foram lavadas em água destilada por três dias, para remoção do excesso do fixador.

2. Em seguida as larvas foram mantidas por 24 h em solução corante para cartilagem constituída de: Alcian Blue (8GX) diluído em solução etanol:ácido acético glacial (8:2), na concentração de 100 mg/l.

3. Após esta etapa, as larvas foram reidratadas em concentrações decrescentes de álcool etílico até água destilada. Duas lavagens de 2 h cada em álcool etílico 95%. E lavagens em álcool etílico 75%, 40% e 15% e água destilada, 2 h cada.

4. Para retirar o excesso de corante e de tecidos moles, foi realizada uma etapa de neutralização, mantendo as larvas em solução saturada de bórax ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10 \text{H}_2\text{O}$) e tripsina (Amresco®). Solução neutralizante: 30 ml de solução saturada de bórax, 70 ml de água destilada e 0,5 g de tripsina. A solução era trocada a cada 2 ou 3 dias, até que fosse possível visualizar as cartilagens.

5. Antes de proceder a próxima etapa, os espécimes foram mantidos por 1 h em solução de 0,5% de KOH. O objetivo desta etapa é neutralizar a ação da enzima e preparar o material para receber a Alizarina.

6. Os ossos foram corados mantendo-se as larvas por 24 h em solução de 0,5% de KOH e Alizarina Vermelha S. E posteriormente lavadas em 0,5% de KOH.

7. Finalizando o processo, as larvas passaram por etapas de imersão em soluções de KOH (0,5%) e glicerina nas proporções 3:1, 1:1 e 1:3, até serem mantidas em glicerina pura. Nas duas primeiras etapas foram adicionadas 3 ml de água oxigenada a cada 100 ml de solução.

As observações, medidas e fotografias das estruturas do condrocrânio foram efetuadas sob microscópio estereoscópico com ocular micrométrica e equipado com sistema fotográfico digital Sony H10.

2.3.2. Estruturas Analisadas

As imagens apresentadas a seguir (Figuras 3 e 4) ilustram algumas das estruturas ventrais e dorsais do condrocrânio que foram analisadas durante a execução das descrições anatômicas.

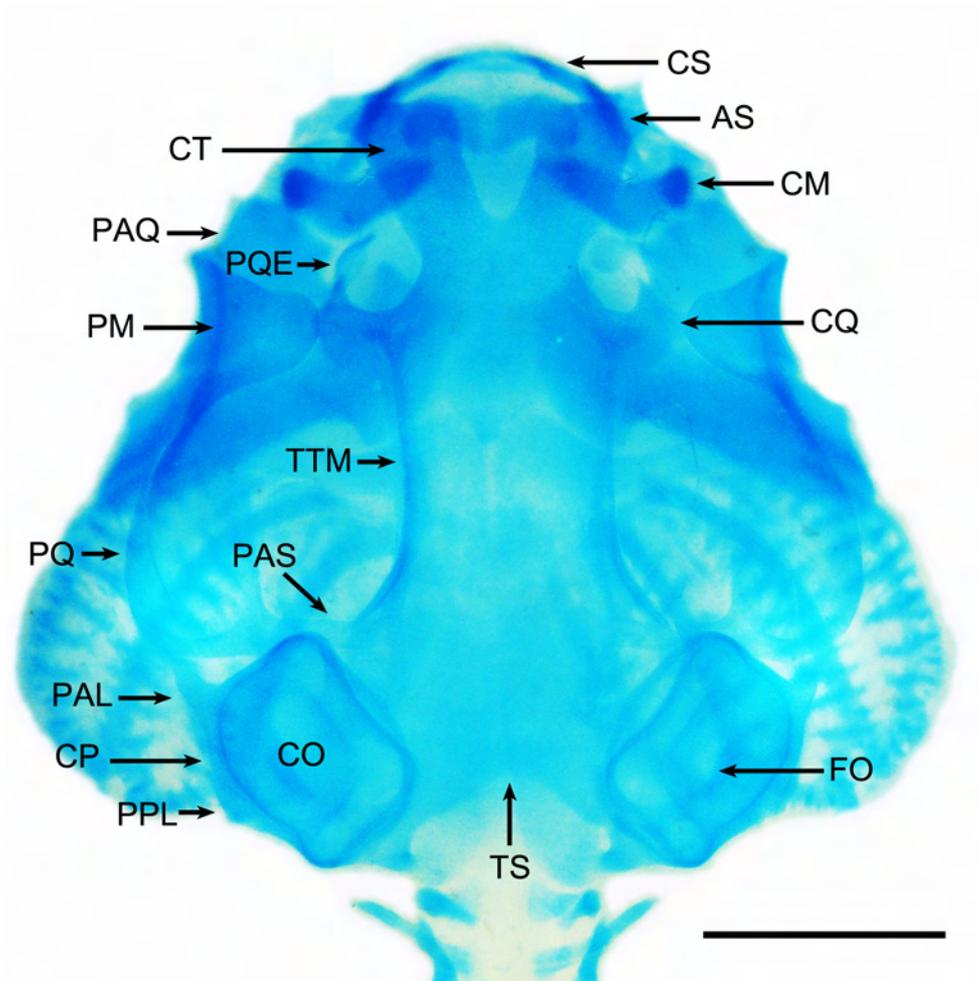


Figura 3. Vista dorsal do condrocânio da larva de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) no estágio 38 (Gosner, 1960). AS = ala da suprarrostral; CM = cartilagem de Meckel; CO = cápsula ótica; CP = crista parótica; CQ = comissura quadratoorbitalis; CS = corpo da suprarrostral; CT = cornua trabeculae; FO = fenestra ovalis; PAL = processus anterolateralis; PAQ = pars articularis quadrati; PAS = processus ascendens; PPL = processus posterolateralis; PM = processus muscularis quadrati; PQ = palatoquadrate; PQE = processus quadratoethmoidalis; TS = tectum synoticum; TTM = taenia tecti marginalis. Escala 1,0 mm.

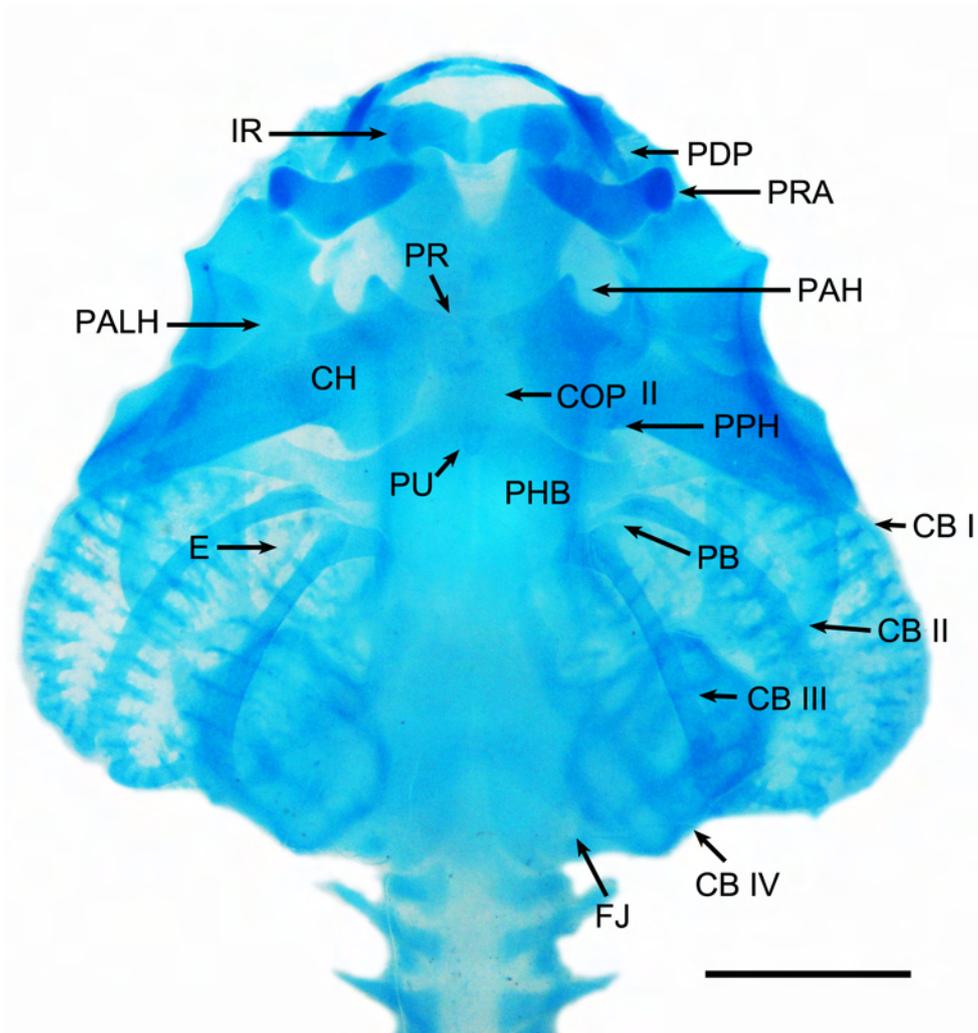


Figura 4. Vista ventral do condrocrânio da larva de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) no estágio 38 (Gosner, 1960). CB = ceratobranquiais; CH = ceratohial; COP = cópula; E = espícula; FJ = foramen jugulare; IR = infrarrostral; PAH = processus anterior hyalis; PALH = processus anterolateralis hyalis; PB = processus branchialis; PDP = processus dorsalis posterior; PHB = placa hipobranquial; PPH = processus posterior hyalis; PR = pars reuniens; PRA = processus retroarticularis; PU = processus urobranchialis. Escala 1,0 mm.

2.3.3. Terminologia e Abreviaturas

Para a identificação e descrição das estruturas do condrocrânio foram utilizadas as terminologias empregadas por Sokol (1981), de Sá (1988), de Sá & Trueb (1991), Larson & de Sá (1998), Cannatella (1999), Haas (2003) e Vera Candioti (2007), e adaptadas para o português por d’Heursel (1999) e Prado (2006).

2.4. Análise Filogenética

Neste trabalho foram obtidos 84 caracteres da microanatomia bucal interna e condrocânio das seguintes espécies do gênero *Leptodactylus*: *L. bufonius*, *L. camaquara*, *L. chaquensis*, *L. furnarius*, *L. fuscus*, *L. knudseni*, *L. labyrinthicus*, *L. latinasus*, *L. mystacinus*, *L. natalensis*, *L. ocellatus*, *L. petersii*, *L. podicipinus*, *L. pustulatus*, *L. rhodomystax*, *L. riveroi*, *L. spixi*, *L. tapiti*, *L. troglodytes* e *L. vastus*. Os estados de caracteres da microanatomia bucal interna e condrocânio para *L. gracilis*, *L. notoaktites* e *L. pustulatus* foram obtidos através de descrições prévias (WASSERSUG & HEYER, 1988; LARSON & DE SÁ, 1998; de SÁ *et al.*, 2007a; de SÁ *et al.*, 2007b). Assim como, os estados de caracteres da microanatomia bucal de *L. labyrinthicus*, *L. petersii*, *L. podicipinus* e *L. vastus* (VIEIRA *et al.*, 2007; MIRANDA & FERREIRA, 2008 e 2009)

2.4.1. Escolha do Grupo Externo

Foram utilizadas como grupo externo cinco espécies pertencentes a quatro gêneros considerados próximos a *Leptodactylus*, de acordo com hipóteses filogenéticas prévias (LARSON & DE SÁ, 1998; FROST *et al.*, 2006; GRANT *et al.*, 2006; PONSSA, 2008), e que anteriormente encontravam-se alocados na família Leptodactylidae (FROST, 2009). São eles: *Alsodes vanzolinii*, *A. verrucosus* (família Cycloramphidae), *Ceratophrys cranwelli* (Ceratophryidae), *Crossodactylus gaudichaudii* (Hylodidae) e *Telmatobius scrocchii* (Ceratophryidae). Estas espécies também foram escolhidas por terem sido utilizadas como grupo externo em dois trabalhos anteriores de inferências filogenéticas para o gênero (LARSON & DE SÁ, 1998; PONSSA, 2008). Os estados dos caracteres para as espécies do grupo externo foram delimitados a partir dos artigos de descrição disponíveis previamente na literatura (LAVILLA & FABREZI, 1992; LARSON & DE SÁ, 1998; RAMÓN FORMAS & BRIEVA, 2004; VERA CANDIOTI, 2005; WEBER & CARAMASCHI, 2006; VERA CANDIOTI, 2008).

2.4.2. Seleção de Caracteres

Com base em trabalhos anteriores de microanatomia bucal e condrocânio de *Leptodactylus* (WASSERSUG & HEYER, 1988; LARSON & de SÁ, 1998; de SÁ *et al.*, 2007a; de SÁ *et al.*, 2007b; VIEIRA *et al.*, 2007; MIRANDA & FERREIRA, 2008) e nos dados obtidos neste trabalho, foi definido o maior número possível de caracteres informativos. Os estados dos caracteres foram definidos de acordo com a metodologia padrão da análise cladística. Grande parte dos caracteres foi definida no decorrer deste trabalho, porém, alguns caracteres utilizados foram propostos por Larson & de Sá (1998) e Prado (2006). Os caracteres

que apresentaram variações entre as diferentes populações analisadas foram tratados como polimorfias e foram incluídos dessa forma nas análises. Somente com base nestas variações, não é possível afirmar tratar-se de novas espécies, portanto, *a priori* elas foram consideradas como variações intraespecíficas.

As análises anatômicas resultaram em uma matriz com 42 caracteres para a anatomia bucal interna e a mesma quantidade para o condrocânio (Anexo 7.1). Como segue:

Assoalho Bucal

1. Presença de protuberâncias esféricas na porção anterior da região infrarrostral: (0) ausente; (1) presente; (2) pústulas.
2. Número de papilas infralabiais (adaptado de PRADO, 2006): (0) três; (1) quatro; (2) cinco; (3) seis.
3. Papilas infralabiais mediais: (0) única; (1) duas, afastadas; (2) duas muito próximas; (3) duas com as bases fusionadas; (4) ausente.
4. Complexidade do par lateral das papilas infralabiais (presença ou ausência de bifurcações ou ramificações): (0) simples; (1) complexas.
5. Formato do par lateral das papilas infralabiais: (0) indefinido; (1) cônica ou triangular; (2) quadrangular.
6. Formato da margem do par lateral das papilas infralabiais (adaptado de PRADO, 2006): (0) lisa; (1) coberta por pústulas; (3) com projeções.
7. Número de papilas linguais (adaptado de PRADO, 2006): (0) ausentes; (1) duas; (2) três; (3) quatro; (4) uma.
8. Tamanho das papilas linguais: (0) mesmo tamanho; (1) tamanhos diferentes.
9. Disposição das papilas linguais: (0) em fileira transversal; (1) papila(s) central(is) à frente das papilas laterais.
10. Formato da arena do assoalho bucal (adaptado de PRADO, 2006): (0) indefinido; (1) triangular; (2) oval ou arredondada; (3) trapezoidal ou retangular.
11. Número de pústulas na arena do assoalho bucal (adaptado de PRADO, 2006): (0) poucas, em número igual ou inferior a 15; (1) média, em número superior a 15 e menor ou igual a 30; (2) muitas, em número superior a 30.
12. Orientação/Disposição das bolsas bucais em relação ao plano transversal: (0) perpendicular; (1) ligeiramente oblíqua.
13. Quantidade de papilas (por lado) limitando a arena do assoalho bucal: (0) poucas, em número igual ou inferior a cinco; (1) média, em número superior a cinco e menor ou igual a 10; (2) muitas, em número superior a 10.
14. Tamanho das papilas da arena do assoalho bucal: (0) todas de mesmo tamanho; (1) tamanhos diferentes.
15. Projeções agrupando-se lateralmente nos limites anteriores do velum ventral: (0) ausentes; (1) papilas; (2) pústulas.

16. Zona glandular ventral: (0) pouco desenvolvida, apenas nas projeções velares; (1) presente nas projeções e na porção posterior do velum.
17. Projeções na margem posterior do velum ventral (adaptado de PRADO, 2006): (0) ausentes; (1) pouco proeminentes; (2) proeminentes.
18. Quantidade de projeções na margem posterior do velum ventral, de cada lado da glote: (0) poucas, menor ou igual a cinco; (1) muitas, em quantidade maior que cinco.
19. Entalhe medial no velum ventral: (0) ausente; (1) presente.

Teto Bucal

20. Projeções na arena pré-nasal (PRADO, 2006): (0) ausente; (1) pústulas ou papilas; (2) crista.
21. Orientação das narinas em relação ao eixo médio do corpo: (0) perpendiculares; (1) levemente oblíquas.
22. Papilas pré-nasais: (0) ausentes; (1) presentes.
23. Parede anterior das narinas: (0) baixa; (1) baixa com projeção medial distinta; (2) alta; (3) alta, com projeção medial distinta.
24. Parede posterior das narinas: (0) baixa; (1) baixa com projeção medial distinta; (2) alta; (3) alta, com projeção medial distinta.
25. Quantidade de papilas pós-nasais (por lado): (0) uma; (1) duas; (2) três; (3) quatro; (4) cinco.
26. Margem das papilas pós-nasais: (0) lisas; (1) recortadas; (2) com pústulas e/ou serrilhadas; (3) ramificadas.
27. Arena pós-nasal: (0) pequena; (1) grande.
28. Formato da crista mediana: (0) quadrangular; (1) cilíndrica ou filiforme; (2) semicircular; (3) triangular.
29. Margem da crista mediana: (0) lisa; (1) recortada/irregular; (2) com pústulas ou serrilhada; (3) com ramificações.
30. Papilas laterais da crista mediana: (0) ausentes; (1) pequenas; (2) grandes.
31. Formato das papilas laterais da crista mediana: (0) cônicas ou triangulares; (1) em forma de quela; (2) indefinido.
32. Margem das papilas laterais da crista mediana: (0) lisa; (1) com pústulas e/ou serrilhadas; (2) recortada; (3) com ramificações/projeções.
33. Formato da arena do teto bucal: (0) indefinido; (1) triangular; (2) oval/arredondada; (3) quadrangular/trapezoidal/retangular.
34. Número de pústulas na arena do teto bucal: (0) poucas, em número igual ou inferior a 15; (1) mediana, em número superior a 15 e igual ou inferior a 30; (2) muitas, em número superior a 30.
35. Quantidade de papilas (por lado) limitando a arena do teto bucal: (0) ausentes; (1) poucas, em número igual ou superior a um e igual ou inferior a cinco; (2) média, em número superior a cinco e inferior ou igual a 10; (3) muitas, acima de 10.

36. Tamanho das papilas da arena do teto bucal: (0) todas de mesmo tamanho; (1) tamanhos variados.
37. Extensão do velum dorsal: (0) estreito; (1) amplo.
38. Interrupção medial no velum dorsal: (0) ausente; (1) presente.
39. Projeções na margem posterior do velum dorsal: (0) ausentes; (1) pouco proeminentes; (2) proeminentes.
40. Quantidade de projeções na margem posterior do velum dorsal, de cada lado da interrupção medial: (0) poucas, em número menor ou igual a cinco; (1) muitas, em número superior a cinco.
41. Zona glandular dorsal: (0) pouco desenvolvida, ocupa 1/3 ou menos da superfície velar; (1) ocupa metade da superfície velar; (2) bem desenvolvida, ocupa 2/3 ou mais da superfície velar.
42. Pústulas e/ou papilas na região posterior e/ou inferior ao velum dorsal: (0) ausente; (1) presentes.

Condrocrânio

43. Fusão ventromedial dos corpos da suprarrostral: (0) ausente; (1) mais estreita que os corpos; (2) mesma largura que os corpos.
44. Presença de projeções ventrolaterais nos corpos da suprarrostral (LARSON & de SÁ, 1998): (0) ausente; (1) presente; (2) corpos e alas fusionados ventralmente.
45. Fusão dorsolateral dos corpos e alas da suprarrostral (adaptado de LARSON & de SÁ, 1998): (0) não fusionados; (1) fusionados; (2) corpos e alas se apresentam como um elemento único.
46. Comprimento corpo X ala da suprarrostral: (0) corpos e alas têm o mesmo comprimento; (1) corpos maiores que as alas; (2) corpos menores que as alas.
47. Largura corpo X ala da suprarrostral: (0) corpos e alas têm a mesma largura; (1) as alas têm o dobro ou são pouco mais largas que os corpos; (2) as alas são três vezes mais largas ou mais do que os corpos; (3) as alas são mais estreitas que os corpos.
48. Formato das alas da suprarrostral (adaptado de PRADO, 2006): (0) quadrangulares; (1) trapezoidal; (2) retangulares; (3) retangulares com a margem ventral triangular.
49. Espaço entre os corpos da suprarrostral: (0) estreito; (1) amplo.
50. *Processus dorsalis posterior*: (0) pouco desenvolvido; (1) grande e amplo; (2) grande e estreito, formato “*finger-like*”; (3) ausente.
51. Adostrais: (0) ausentes; (1) presentes.
52. Largura do condrocrânio relativa ao seu comprimento (adaptado de LARSON & de SÁ, 1998): (0) 80-85%; (1) 85-90%; (2) acima de 90%.
53. Razão entre a largura da porção anterior (A) e da porção posterior (P) da cornua trabeculae (adaptado de PRADO, 2006): (0) $A/P < 1$; (1) $1 \leq A/P < 1,5$; (2) $1,5 \leq A/P < 2$; (3) $A/P \geq 2$.
54. Comprimento da cápsula ótica relativo ao comprimento do condrocrânio (LARSON & de

SÁ, 1998): (0) < 30%; (1) 30% ou mais.

55. Ornamentação na placa etmoidal: (0) ausente; (1) esférica; (2) cônica; (3) filiforme.

56. Largura da divergência entre as *cornua trabeculae* (em relação à largura do condrocrânio): (0) estreita (< 10%); (1) ampla (\geq 10%).

57. Fontanela fortoparietal: (0) inteira; (1) subdividida em uma frontal e duas parietais; (2) subdividida em uma frontal e uma parietal.

58. *Foramen prooticum*: (0) pouco visível em vista lateral (até 1/3 de sua abertura); (1) visível em vista lateral (mais de 1/3 de sua abertura); (2) em formato de arco aberto/não fechado.

59. *Foramen opticum* X *foramen oculomotorium*: (0) *f. opticum* > *f. oculomotorium*; (1) mesmo tamanho; (2) *f. opticum* < *f. oculomotorium*.

60. Comprimento das *cornua trabeculae* relativo ao comprimento do condrocrânio (adaptado de LARSON & de SÁ, 1998): (0) \geq 20%; (1) < 20%.

61. *Processus anterolateralis* da crista parótica (adaptado de LARSON & de SÁ, 1998): (0) pequeno e triangular; (1) grande e triangular; (2) comprido e cônico; (3) muito desenvolvido e forma o *p. oticus*; (4) ausente.

62. *Processus posterolateralis* da crista parótica (LARSON & de SÁ, 1998): (0) distinto; (1) reduzido.

63. Extensão posterolateral do palatoquadrado (LARSON & de SÁ, 1998): (0) não alcança o nível de ligação do *processus ascendens* à caixa craniana; (1) alcança o nível de ligação do *p. ascendens* à caixa craniana; (2) se estende além do ponto de ligação do *p. ascendens* à caixa craniana; (3) ultrapassa a margem anterior das cápsulas óticas; (4) alcança 1/3 do comprimento das cápsulas óticas.

64. Ligação do *processus ascendens* (LARSON & de SÁ, 1998): (0) baixa; (1) intermediária.

65. Ângulo da margem posterior do *processus ascendens* em relação à caixa craniana: (0) < 70°; (1) 70-80°; (2) 81-90°.

66. *Processus pseudopterygoideus* (LARSON & de SÁ, 1998): (0) ausente; (1) presente.

67. *Processus lateralis trabeculae*: (0) distinto; (1) reduzido ou ausente.

68. Projeção triangular na margem anterolateral da *cornua trabeculae*: (0) distinto; (1) reduzido ou ausente.

69. Largura do *processus muscularis quadrati* (em vista dorsal): (0) metade da largura da *pars articularis quadrati*; (1) 2/3 da largura da *pars articularis quadrati*.

70. Comissura quadratoorbitalis (LARSON & de SÁ, 1998): (0) ausente; (1) presente.

71. Cartilagem de Meckel: (0) curta e curvada; (1) comprida e curvada.

72. *Processus quadratoethmoidalis*: (0) pequeno; (1) grande; (2) ausente.

Aparelho Hiobranquial

73. Cópula I: (0) ausente; (1) presente.

74. Comprimento da cópula II em relação a *pars reuniens*: (0) mesmo comprimento; (1) menor; (2) maior.

75. Largura da cópula II em relação a *pars reuniens*: (0) mesma largura; (1) mais estreita; (2) mais larga.
76. *Processus urobranchialis*: (0) arredondado; (1) cônico; (2) cilíndrico.
77. Tamanho do *processus urobranchialis*: (0) reduzido; (1) grande.
78. Processo lateral da ceratohial: (0) ausente; (1) triangular; (2) semicircular; (3) retangular.
79. Tamanho do *processus anterior hyalis*, relativo ao *processus posterior hyalis*: (0) menor; (1) mesmo tamanho; (2) maior.
80. Placas hipobranquiais: (0) separadas; (1) fusionadas em alguma parte.
81. Divergência posterior entre as placas hipobranquiais: (0) estreita; (1) ampla.
82. *Processus branchialis* (adaptado de LARSON & de SÁ, 1998): (0) aberto; (1) fechado; (2) ausente.
83. *Processus branchialis anterior*: (0) proeminente com ápice em formato de gancho; (1) triangular com ápice arredondado.
84. Superfície das ceratobranquiais: (0) lisas; (1) totalmente cobertas por projeções; (2) projeções presentes apenas na porção posterior.

2.4.3. Análise Combinada

O monofiletismo e uma hipótese filogenética para o grupo de espécies de *Leptodactylus fuscus* foram propostos por Ponssa (2008) com base em caracteres morfológicos externos, osteológicos, morfologia larvária e comportamento. Com o objetivo de evidenciar a utilidade dos caracteres larvários em inferências filogenéticas para o gênero *Leptodactylus*, comparamos a hipótese filogenética obtida neste trabalho com a obtida por Ponssa (2008). Os conjuntos de dados de ambas as análises também foram combinados e uma nova hipótese filogenética foi obtida. Nesse caso, somente os caracteres de morfologia externa, osteologia, etologia e morfometria gerados por Ponssa (2008) foram utilizados. Os caracteres 89-104 em sua matriz original, provenientes da análise filogenética anterior de Larson & de Sá (1998), não foram considerados uma vez que esses dados foram gerados na realização deste trabalho. Portanto, na nova matriz gerada tivemos os caracteres de 1-98 provenientes da análise de Ponssa (2008) e os caracteres de 99-182 provenientes deste trabalho. Nas análises também só foram incluídas aquelas espécies que foram amostradas em ambos os trabalhos (Anexo 7.2).

2.4.4. Análise de Parcimônia e Estratégias de Busca

Com o objetivo de determinar a utilidade dos caracteres larvários de microanatomia bucal interna e condrocânio para a compreensão das relações filogenéticas do gênero *Leptodactylus*, foram implementadas buscas heurísticas e exaustivas nos programas PAUP4.0b1 (SWOFFORD,

1998) e TNT 1.1 (GOLOBOFF *et al.*, 2003). A análise dos cladogramas obtidos foi feita por meio dos programas MacClade 4.0 (MADDISON & MADDISON, 1992) e Mesquite 2.71 (MADDISON & MADDISON, 2009). Nas análises heurísticas executadas, as árvores mais parcimoniosas foram encontradas submetendo a matriz à 2000 sequências aleatórias (*multiple random addition sequences*) e ao método de bissecção e reconexão de ramos (*branch swapping*) (TBR), retendo 100 árvores por réplica.

A análise de parcimônia produz cladogramas com base no menor número de mudanças evolutivas (passos) possíveis. Os dados que foram gerados, tais como lista de apomorfias, comprimento das árvores, índices de consistência, retenção e grau de suporte de *bootstrap*, foram analisados em 10000 pseudorreplicações (FELSENSTEIN, 1985; HILLIS & BULL, 1993; MÜLLER, 2005). Também foi gerado o índice de Bremer (BREMER, 1994). Este foi implementado pelo programa TNT 1.1. Todas as séries de transformações dos caracteres foram analisadas sem a atribuição de pesos e de forma não ordenada.

Com o objetivo de se verificar o sinal filogenético dos caracteres larvários, foi implementado um teste de permutação (PTP – *permutation test probability*) proposto por Faith & Cranston (1991). O teste foi implementado no programa PAUP 4.0b1 (SWOFFORD, 1998) com 1000 replicações e busca heurística. O valor obtido através do teste de permutação indicará o quão afastada está a árvore mais parcimoniosa obtida das outras obtidas através da permutação (aleatorização) dos dados originais (estados dos caracteres) na matriz. Funciona da seguinte forma: 1) O cladograma mais parcimonioso é obtido e seu comprimento registrado; 2) É realizada a permutação dos estados dos caracteres para o grupo interno, mantendo-se as devidas proporções (quantidade de mudanças observadas), isso é feito em várias réplicas; 3) O teste é então implementado e baseia-se principalmente no comprimento dos cladogramas obtidos com a permutação menos o cladograma com o comprimento original). Um bom grau de estrutura cladística dos dados é inferido, se o índice estatístico gerado for menor ou igual a 0,05. Ou seja, a hipótese nula pode ser rejeitada se 5% ou menos das árvores obtidas através da permutação tenham comprimento igual ou menor que a árvore original (FAITH, 1991).

3. RESULTADOS

3.1. Descrições Anatômicas

É apresentada, a seguir, a descrição por espécie da anatomia bucal interna e do condrocrânio. Para larvas de mesma espécie procedentes de diferentes regiões somente as variações são citadas.

Leptodactylus bufonius Boulenger, 1898

Morfologia Bucal Interna (Figura 5)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiais. As papilas do par externo são cônicas. As papilas do par interno são menores e cilíndricas. São recobertas por pústulas. Quatro papilas linguais estão presentes, todas cônicas e distribuídas em fileira transversal. As papilas centrais são ligeiramente maiores do que as papilas laterais. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por quatro a cinco papilas de cada lado, as quais são cônicas e de tamanhos variados. Cerca de 30 pústulas estão dispersas na arena do assoalho. As bolsas bucais são rasas, estreitas e estão dispostas transversalmente. Três a quatro papilas e cerca de 12 pústulas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. A zona glandular ventral é pouco conspícua e restringe-se a superfície dorsal das projeções do bordo velar. O velum ventral é estreito. Apresenta oito a nove projeções na margem posterior, de cada lado da glote. O suporte espicular é ligeiramente conspícuo. A glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio, a qual em sua porção mediana apresenta uma crista retangular recoberta por pequenas pústulas. As coanas são elípticas. A parede anterior da narina é larga, recoberta por pequenas pústulas e apresenta uma projeção medianamente. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Três papilas pós-nasais estão presentes de cada lado. Todas são cônicas e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. São de tamanho variado, sendo as anteriores ligeiramente menores que as papilas posteriores. A arena pós-nasal é triangular, curta e ampla, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana levemente triangular, a qual apresenta sua margem superior recoberta por pequenas pústulas. Algumas pústulas estão presentes na arena. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são quadrangulares, com ápices que podem ser bifurcados. A margem anterior dessas papilas é recoberta por pústulas. A arena do teto bucal tem formato pouco definido e é delimitada por três papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas e praticamente do mesmo tamanho. O velum dorsal é estreito, curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial ampla. Nenhuma projeção está presente no bordo velar. A zona glandular dorsal é bem conspícua e ocupa cerca de 2/3 de todo o velum dorsal.

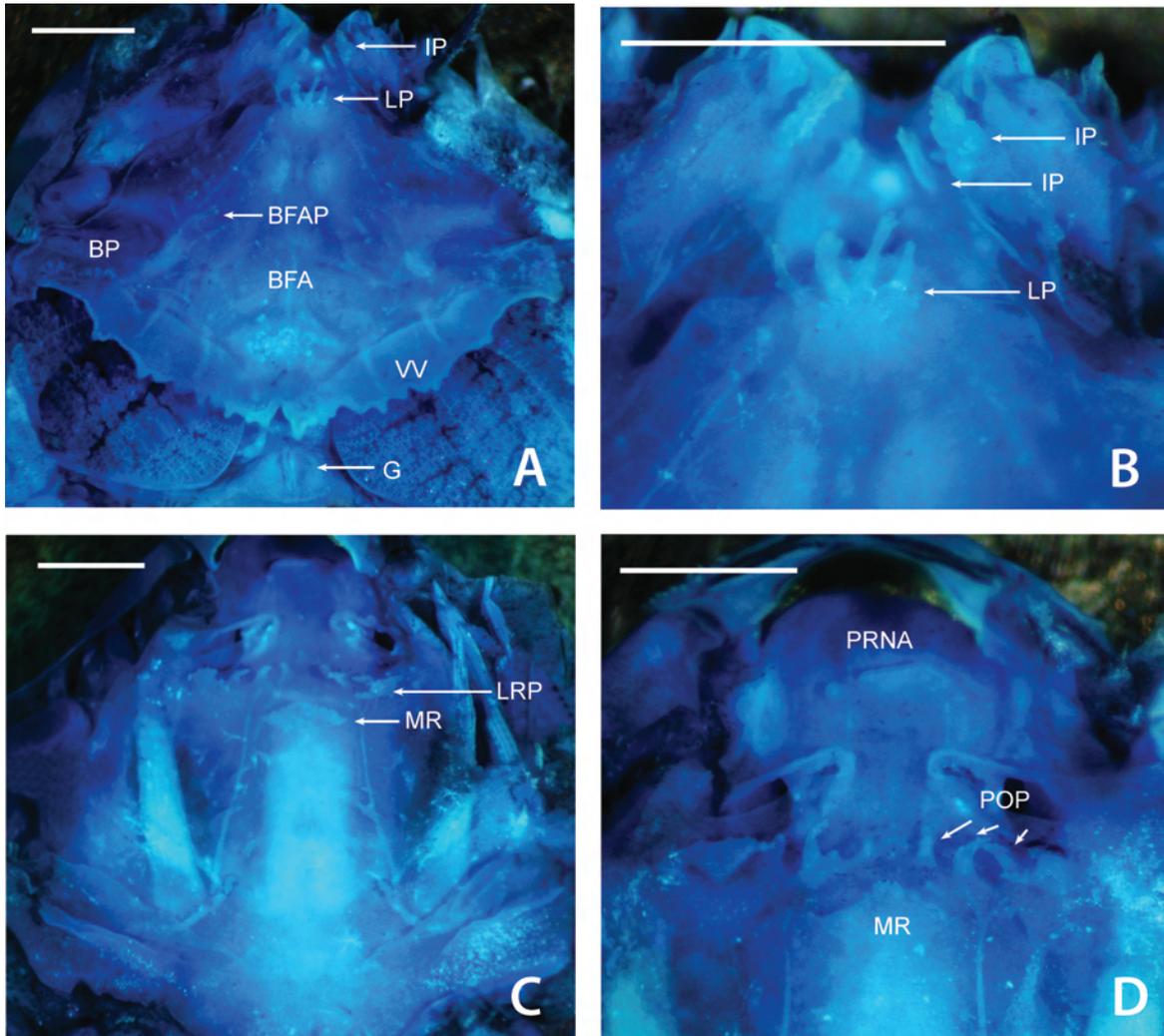


Figura 5. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus bufonius*, estágio 36 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BP = bolsas bucais, G = glote; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 6)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem larga, que tem metade da largura dos corpos. Os corpos têm praticamente a mesma largura ao longo de seu comprimento. O espaço entre os corpos tem formato de “U” estreito. Corpos e alas são fundidos dorsal e ventralmente. Com essa fusão tem-se a formação de um pequeno *foramen* oval entre corpos e alas. As alas são retangulares, ligeiramente mais largas e de mesmo comprimento que os corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, estreito, cônico e dirigido para trás. As adostrais não estão presentes.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 32% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são regulares e suas margens laterais são retas. A razão

entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,2. O *processus lateralis trabeculae* é pequeno e pouco conspícuo. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma separação média em formato de “V”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação longa e estreita, com formato filiforme e que estende-se do início da fontanela até a bifurcação da *cornua trabeculae*. No estágio 36 a fenestra basicranial está aberta na porção posterior. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis em vista dorsal. O primeiro é menor e oval, o segundo circular. A fontanela frontoparietal é grande, ligeiramente oval. É mais estreita e arredondada na margem anterior, levemente constringida medianamente e expandida entre as cápsulas óticas. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais e é margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita, e posteriormente, pelo *tectum synoticum* pouco condricado de onde se projeta uma *taenia tecti medialis* estreita que se encontra com a *taenia tecti transversalis* duas vezes mais larga. Anteriormente, a fontanela frontal é limitada pelo *planum ethmoidale* estreito. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. O *foramen prooticum*, presente entre a margem anterior da cápsula ótica e a margem posterior da cartilagem orbital, é pouco visível em vista lateral. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é menor, quase filiforme e pouco conspícuo.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 30% do comprimento do condrocânio. A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* é amplo, grande e triangular com o ápice arredondado. O *p. posterolateralis* está ausente. Uma grande e estreita *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O segundo é seis vezes maior, ambos são circulares.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato semicircular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de quase 90° com o eixo médio do condrocânio. A curvatura posterior do palatoquadrado está no mesmo nível do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente, em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste triangular está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto, cônico e estreito. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior côncava e a posterior convexa. Os elementos da cartilagem infrarrostral, em vista ventral, são retangulares. A porção medial é ligeiramente mais estreita. As margens anteromedial e posterior são côncavas. As margens

laterais são curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral encontram-se totalmente fusionados. A cartilagem de Meckel é comprida, ligeiramente mais estreita que os elementos da infrarrostral e tem formato sigmóide. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo. Sua margem anterior é côncava e a posterolateral convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. Os *p. ventromedialis* e *dorsomedialis* são bem desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem o mesmo comprimento e largura que a *pars reuniens*, ambas são quadrangulares. O *processus urobranchialis* é cônico e minúsculo, tem menos de 1/4 do comprimento e pouco menos de 1/3 da largura da cópula II. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Sua margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* tem 2/3 do tamanho do *p. anterior hyalis*, ambos são triangulares com os ápices dirigidos para frente. O *p. posterior hyalis* tem o dobro do tamanho do anterior, é triangular, abaulado e com o ápice dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas não estão fusionadas. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “V” amplo. As cestas branquiais são mais largas do que compridas. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e cobertas por pequenas projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior*, triangular, com base ampla e ápice em formato de gancho dirigido medialmente está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

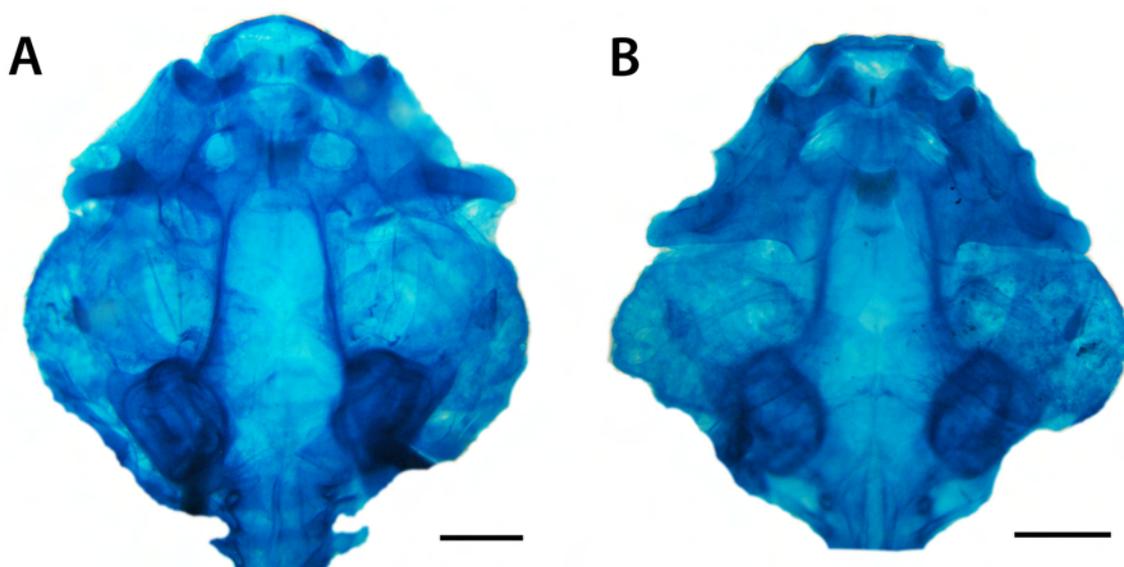


Figura 6. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus bufonius*, estágio 36 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

Morfologia Bucal Interna (Figura 7)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiaais. As papilas do par externo são cônicas e recobertas por pústulas. As papilas do par interno são cilíndricas, ligeiramente mais estreitas e fusionadas em suas bases. Quatro papilas linguais estão presentes, todas são cônicas e encontram-se distribuídas em fileira transversal na porção anterior do rudimento lingual. As papilas centrais são ligeiramente maiores. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por oito papilas de cada lado, as quais são cônicas, lisas e de tamanhos variados. As papilas localizadas anteriormente são maiores. Cerca de 20 pústulas estão dispersas na arena do assoalho. As bolsas bucais são estreitas e profundas e estão dispostas de forma ligeiramente oblíqua ao eixo médio do corpo. Cerca de três papilas pequenas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. A zona glandular é pouco conspícua e restringe-se ao bordo velar e às suas projeções. O velum ventral é estreito. Apresenta cinco projeções, na margem posterior, de cada lado da glote. O suporte espicular é conspícuo. A glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio, que em sua região mediana apresenta uma crista retangular recoberta por pequenas pústulas. As coanas são elípticas. A parede anterior é mais alta que a posterior. Ambas estão recobertas por pústulas e apresentam uma projeção em sua margem medial. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado. São altas, cônicas e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. A arena pós-nasal é triangular, curta e estreita sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana triangular. Algumas pústulas estão presentes na arena. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são altas, cônicas e podem apresentar a margem anterior recortada. A margem anterior dessas papilas é recoberta por pústulas. A arena do teto bucal tem formato triangular e é delimitada por quatro papilas de cada lado. Todas são cônicas e lisas. As papilas localizadas anteriormente são maiores. Cerca de 40 pústulas encontram-se dispersas na arena do teto. O velum dorsal é estreito, curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial conspícua. Quatro projeções minúsculas estão presentes no bordo velar, de cada lado da interrupção. A zona glandular é bem conspícua e ocupa praticamente toda superfície do velum dorsal.

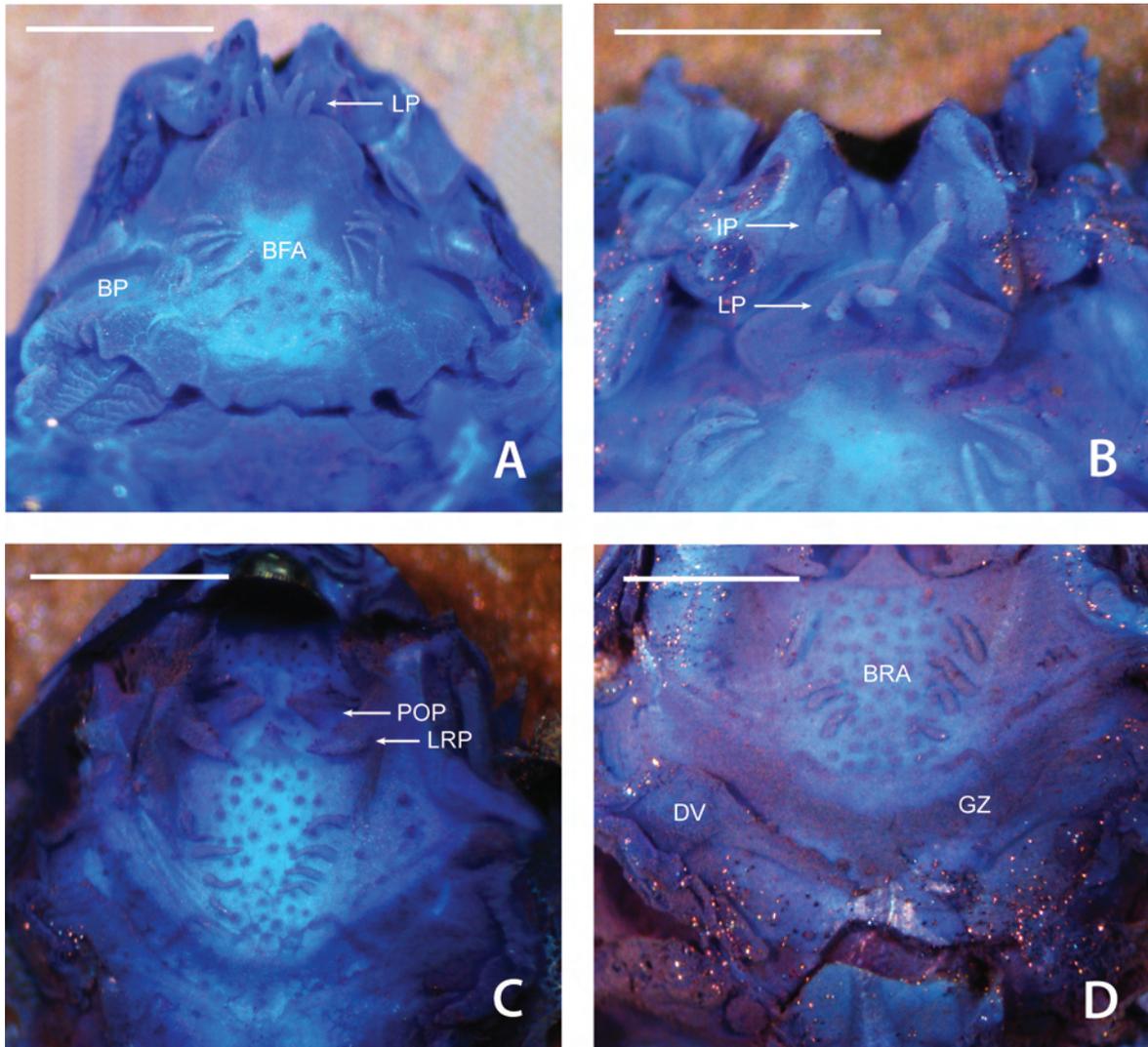


Figura 7. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus camaquara*, estágio 30 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 8)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem estreita, com metade da largura dos corpos. A região dorsal dos corpos é mais larga. O espaço entre os corpos tem formato de “U”. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em formato de “U” estreito entre a ala e o corpo. As alas são retangulares, têm o mesmo tamanho e o dobro da largura dos corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, de base ampla, triangular e dirigido para trás. Não estão presentes adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 20% do comprimento do

condrocânio. Suas margens anteriores são regulares e apresentam anterolateralmente pequenas projeções triangulares. Suas margens laterais são retas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,6. O *processus lateralis trabeculae* é pequeno e pouco conspicuo. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma estreita separação em formato de “V”. A placa etmoidal não apresenta ornamentação e apresenta uma leve projeção triangular posteriormente. No estágio 29 a fenestra basicranial está fechada. A fontanela frontoparietal é grande e retangular. É levemente mais estreita em sua porção medial e expandida entre as cápsulas óticas. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita, posteriormente pelo *tectum synoticum* pouco condrificado e anteriormente pelo *planum ethmoidale*. Na cartilagem orbital, o *foramen prooticum* não é visualizado em vista lateral. Os *f. opticum* e *f. oculomotorium* têm praticamente o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo e pouco conspicuo. As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 30% do comprimento do condrocânio. A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* é triangular com o ápice estreito e arredondado. O *p. posterolateralis* apresenta-se como uma leve expansão da crista parótica. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O segundo bem maior. O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente quadrangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 85° com o eixo médio do condrocânio. A curvatura posterior do palatoquadrado está no mesmo nível do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadrato cranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* pequeno e triangular. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto, cônico e estreito. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral, em vista ventral, são retangulares. As margens laterais são curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral encontram-se fusionados apenas por uma pequena faixa de cartilagem em sua porção posterior. A cartilagem de Meckel é robusta, ligeiramente mais larga que os elementos da infrarrostral e tem formato sigmóide. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo. Sua margem anteromedial é côncava e a posterolateral ligeiramente triangular. Na margem posterolateral está presente o *processus retroarticularis*, que é robusto e cilíndrico. Os *p. ventromedialis* e *dorsomedialis* são bem desenvolvidos

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem a mesma largura e é ligeiramente menor que a *pars reuniens*, ambas são cilíndricas. O *processus urobranchialis* é cilíndrico e representa cerca de 1/3 do comprimento e pouco mais de 1/3 da largura da cópula II. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* é pequeno e com o ápice dirigido anteromedialmente. O *p. anterior hyalis* apresenta o ápice dirigido anterolateralmente e é quase três vezes maior que o *p. posterior hyalis*. Todos são triangulares. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas não estão fusionadas. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U”. As cestas branquiais têm praticamente a mesma largura e comprimento. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e lisas, apenas a ceratobranquial I apresenta algumas pequenas projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

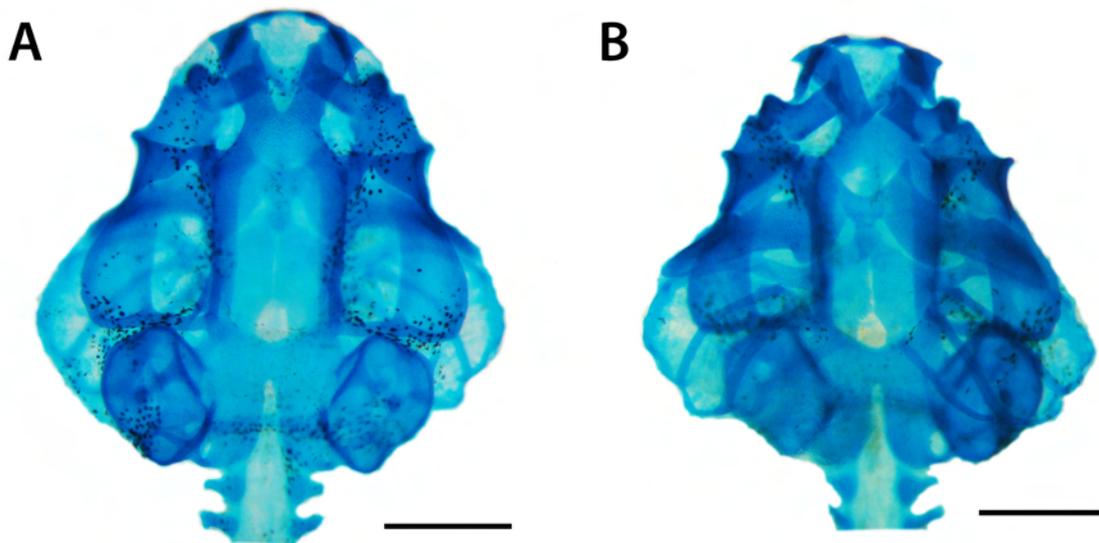


Figura 8. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus camaquara*, estágio 29 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

Morfologia Bucal Interna (Figura 9)

Assoalho bucal: O assoalho bucal tem formato triangular e em sua região anterior, logo atrás da cobertura da mandíbula, estão presentes duas protuberâncias esféricas. Estas são baixas e estão localizadas uma de cada lado da abertura bucal. Quatro papilas infralabiais estão presentes. As papilas laterais são maiores, cônicas e apresentam sua margem anterior recoberta por pústulas. As papilas mediais são minúsculas, cilíndricas, recobertas por pústulas e estão localizadas bem próximas uma da outra. Três papilas linguais estão presentes, a central tem o dobro da largura das outras duas, que são cilíndricas. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por seis papilas de cada lado, as quais são cônicas, lisas e de tamanhos variados. Quatro a cinco papilas pequenas encontram-se agrupadas lateralmente nos limites anteriores do velum ventral. Cerca de 50 pústulas estão dispersas na arena do assoalho. As bolsas bucais são largas e profundas, e estão dispostas transversalmente. Quatro a cinco papilas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. A zona glandular ventral restringe-se à superfície dorsal das projeções do bordo velar. O velum ventral é estreito. Apresenta cinco projeções na margem posterior de cada lado da glote. O suporte espicular é conspicuo. A glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e ligeiramente mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal retangular, que em sua porção mediana apresenta uma crista retangular recoberta por pústulas. As coanas são elípticas. A parede anterior da narina é mais alta que a parede posterior, está recoberta por pústulas e sua porção medial é mais alta. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado. São altas, cônicas e com a margem anterior recoberta por pústulas. A arena pós-nasal é triangular, curta, ampla e é delimitada posteriormente por uma crista mediana triangular. Algumas pústulas estão dispersas na arena pós-nasal. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são altas, têm a base ampla e apresentam o ápice em formato de quela. A arena do teto bucal tem formato oval e é delimitada por sete a oito papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas e têm tamanhos variados. Cerca de 70 pústulas encontram-se dispersas na arena do teto bucal. O velum dorsal é amplo, curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial conspicua. Cinco pequenas projeções a algumas pústulas estão presentes no bordo velar. A zona glandular dorsal é bem conspicua e ocupa mais de 2/3 de toda a superfície do velum dorsal. Na região posterior ao velum dorsal encontram-se dispersas algumas pústulas.

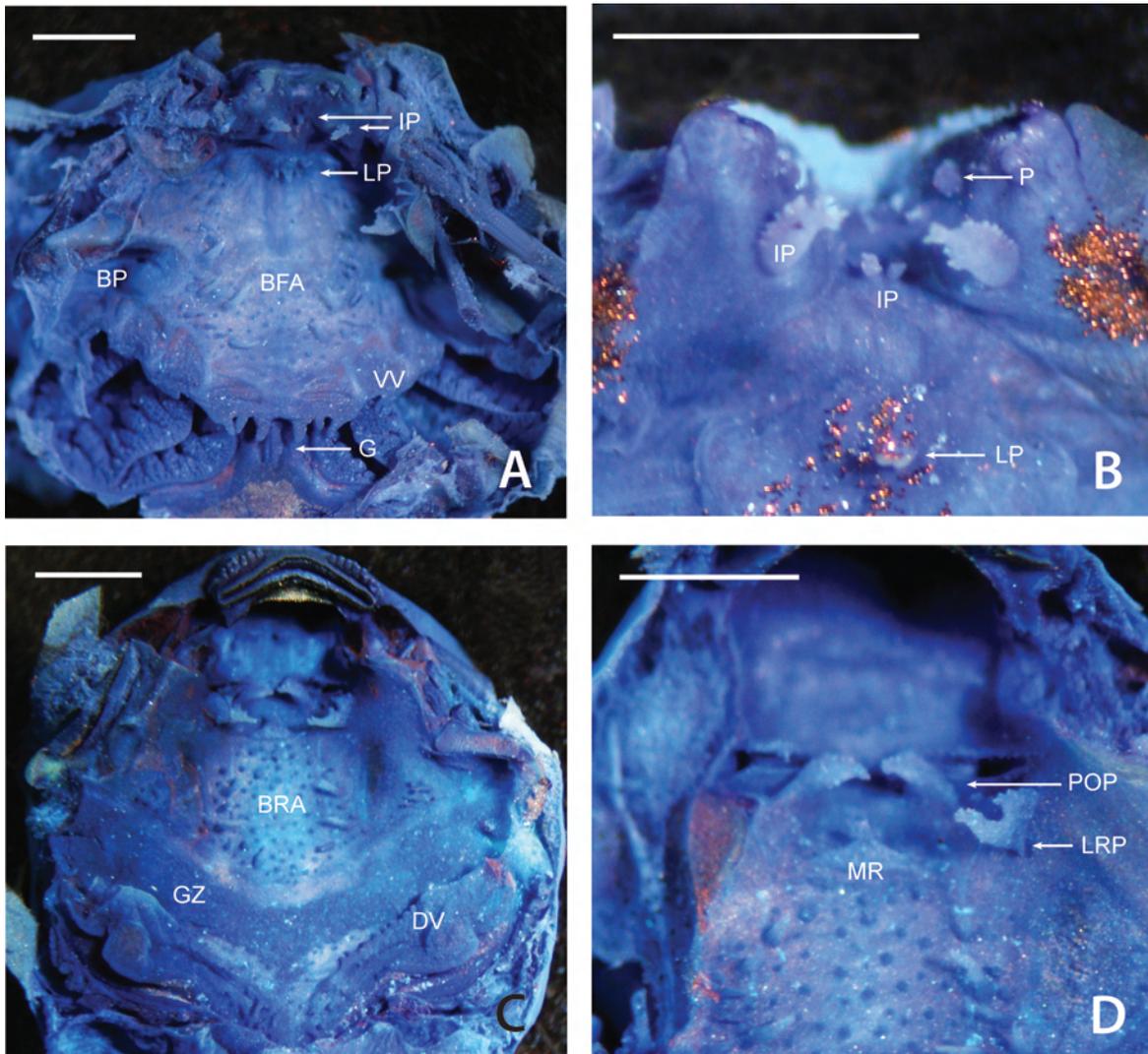


Figura 9. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus chaquensis*, estágio 34 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; G = glote; GZ = zona glandular; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana; P = protuberâncias esféricas; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 12, A-B)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem ligeiramente mais estreita que os corpos. O espaço entre os corpos tem formato de arco amplo. A região dorsal dos corpos é ligeiramente mais larga. Uma pequena projeção ventrolateral triangular está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral de largura média. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares com a margem ventral triangular, ligeiramente menores e com o dobro da largura dos corpos. O *processus dorsalis* posterior tem

tamanho mediano, é cônico, estreito e com o ápice arredondado dirigido para trás. Não estão presentes adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 20% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são convexas em sua porção lateral e apresentam uma pequena projeção triangular anterolateralmente. As margens laterais são ligeiramente convexas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,8. O *processus lateralis trabeculae* não está presente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma separação média em formato de “V”. A placa etmoidal não apresenta ornamentações. No estágio 35 a fenestra basicranial está aberta na porção posterior. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. O primeiro é circular e tem metade do tamanho do segundo que é oval. A fontanela frontoparietal é grande e retangular. É mais estreita anteriormente e pouco expandida entre as cápsulas óticas. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* mediana, posteriormente pelo *tectum synoticum* pouco condrificado e anteriormente pelo *planum ethmoidale* estreito. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral, é possível visualizar metade da abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 27% do comprimento do condrocrânio. A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* é longo, quase alcança a margem posterior do palatoquadrado, é triangular com o ápice arredondado. O *p. posterolateralis* apresenta-se como uma leve expansão da crista parótica. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro é ligeiramente menor, ambos são circulares.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente retangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo entre 80° e 85° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, alcançando a margem anterior da cápsula ótica. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadrato cranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente, em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste triangular está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior praticamente reta e a posterior côncava. Os elementos da cartilagem infrarrostral, em vista ventral, são retangulares e têm a

mesma largura em todo seu comprimento. A margem anterior é convexa e a posteromedial côncava. As margens laterais são robustas e curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral são fusionados por uma estreita faixa de cartilagem na margem posterior. A cartilagem de Meckel é comprida, tem praticamente a mesma largura que os elementos da infrarrostral e tem formato sigmóide. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo e é totalmente paralela à infrarrostral. Sua margem anterior é côncava e a posterolateral convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. Os *p. dorsomedialis* e *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A *pars reuniens* tem 2/3 do comprimento e a mesma largura que a cópula II. Ambas são quadrangulares. O *processus urobranchialis* tem metade do comprimento e 2/3 da largura da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Sua margem anterolateral apresenta um processo lateral semicircular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* é pouco proeminente, é ligeiramente menor e tem a mesma largura que o *p. anterior hyalis*. Ambos são triangulares, o ápice do primeiro está dirigido anteromedialmente e do segundo anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* tem o mesmo tamanho e largura que o anterior, é triangular e o ápice dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas na metade posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U” estreito. As margens posteriores apresentam uma tendência à fusão. As cestas branquiais têm o mesmo comprimento e largura. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e cobertas por pequenas projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior*, grande, de base ampla e com o ápice em formato de gancho dirigido medialmente está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* fechado. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

***Leptodactylus chaquensis* Cei, 1950 – Material 2**

Morfologia Bucal Interna (Figura 10)

Assoalho bucal: A arena do assoalho bucal é ampla e triangular. É delimitada por sete a oito papilas cônicas, lisas e de tamanhos variados. Lateralmente, nos limites do velum ventral e atrás das bolsas bucais, estão presentes cerca de sete papilas. São pequenas, cônicas e lisas. Cerca de 40 pústulas minúsculas, estão dispersas na arena do assoalho. As bolsas bucais são profundas, largas e estão dispostas transversalmente. A parede posterior das bolsas bucais é recoberta por pequenas pústulas. Quatro a cinco papilas e sete pústulas estão presentes na região anterior às bolsas bucais.

Teto bucal: A parede anterior da narina é alta, recoberta por pequenas pústulas e apresenta uma projeção em sua porção medial. A parede posterior da narina é baixa, lisa e em sua porção medial apresenta uma pequena projeção, que é menor do que a da parede anterior. Delimitando a arena do teto anteriormente, logo atrás da crista mediana, estão presentes cerca de cinco pústulas altas. Cerca de 60 pústulas encontram-se dispersas na arena do teto bucal. O velum dorsal é amplo, curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial ampla. Cerca de oito projeções estão presentes no bordo velar, de cada lado da interrupção. Na região da interrupção e posteriormente ao velum estão presentes algumas papilas. A zona glandular dorsal é conspícua e ocupa pouco mais de 2/3 de toda a superfície do velum dorsal.

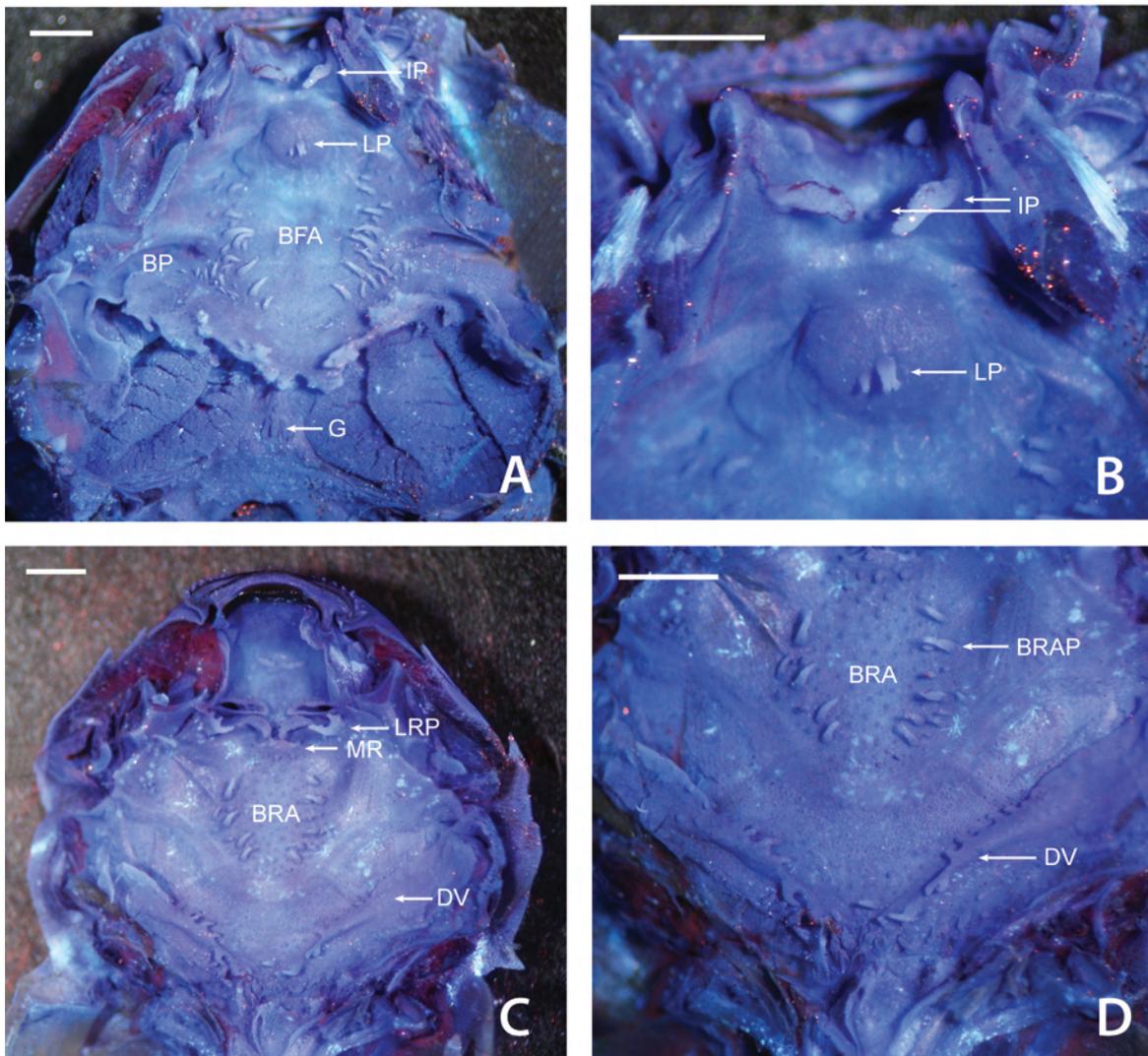


Figura 10. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus chaquensis*, estágio 37 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; BRAP = papila da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; G = glote; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 12, C-D)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem estreita, tem pouco mais da metade da largura dos corpos. As margens da *cornua trabeculae* anteriores são praticamente regulares e apresentam uma leve inclinação. As margens laterais são côncavas na porção posterior e retas nos 2/3 anterior. Uma pequena projeção triangular está presente na margem anterolateral. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,9. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma separação média em formato de “V”. A placa etmoidal apresenta uma pequena ornamentação cônica, localizada na região central. No estágio 36 a fenestra basicranial está aberta na porção posterior. A fontanela frontoparietal é grande e retangular. É levemente arredondada anteriormente e pouco expandida entre as cápsulas óticas. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* mediana. Posteriormente pelo *tectum synoticum* bem condrificado de onde projeta-se medialmente uma *taenia tecti medialis* conspícua, que encontra-se com a *taenia tecti trasnversalis* mais larga. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro tem metade do tamanho do segundo, ambos são circulares. No exoccipital, atrás do *f. jugulare* é possível visualizar ossificações. A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral, em vista ventral, são retangulares. A porção medial é ligeiramente mais estreita. As margens anteromedial e a posterior são côncavas.

Aparelho Hiobranquial

Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* tem metade do tamanho e é ligeiramente mais estreito que o *p. anterior hyalis*. Ambos são triangulares, o ápice do primeiro está dirigido para frente e do segundo anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* é ligeiramente maior e mais largo do que o anterior, é triangular, abaulado e o ápice está dirigido posterolateralmente.

Leptodactylus chaquensis Cei, 1950 – Material 3

Morfologia Bucal Interna (Figura 11)

Assoalho bucal: Três papilas infralabiais estão presentes. A papila central é menor, lisa e cônica. As papilas laterais são altas, cônicas, podem apresentar uma pequena bifurcação na margem anterior, que é recoberta por pústulas. Três papilas linguais estão presentes. São cônicas, sendo a central maior, e estão dispostas em fileira transversal na região mediana do rudimento lingual. A arena do assoalho bucal é ampla, triangular e é delimitada por cerca de oito papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas e de tamanhos variados. Cerca de seis a sete papilas pequenas estão presentes póstero-lateralmente à arena do assoalho bucal, logo atrás da margem

posterior das bolsas bucais. Pouco mais de dez pústulas estão dispersas na arena do assoalho bucal. Cerca de seis pequenas papilas estão presentes na região anterior às bolsas bucais.

Teto bucal: Apresenta uma arena pré-nasal retangular, a qual em sua porção mediana apresenta uma crista ampla em formato de “M” recoberta por pústulas. As coanas são elípticas. A parede anterior da narina é ligeiramente mais alta que a posterior, está recoberta por pústulas e apresenta uma projeção medialmente. Esta projeção também está presente na parede posterior, que é lisa. Cerca de 40 pústulas encontram-se dispersas na arena do teto bucal. Delimitando a arena do teto anteriormente, logo atrás da crista mediana, estão presentes cerca de quatro pústulas altas. O bordo velar apresenta quatro projeções pouco distinguíveis. Algumas pústulas estão presentes na região posterior ao velum.

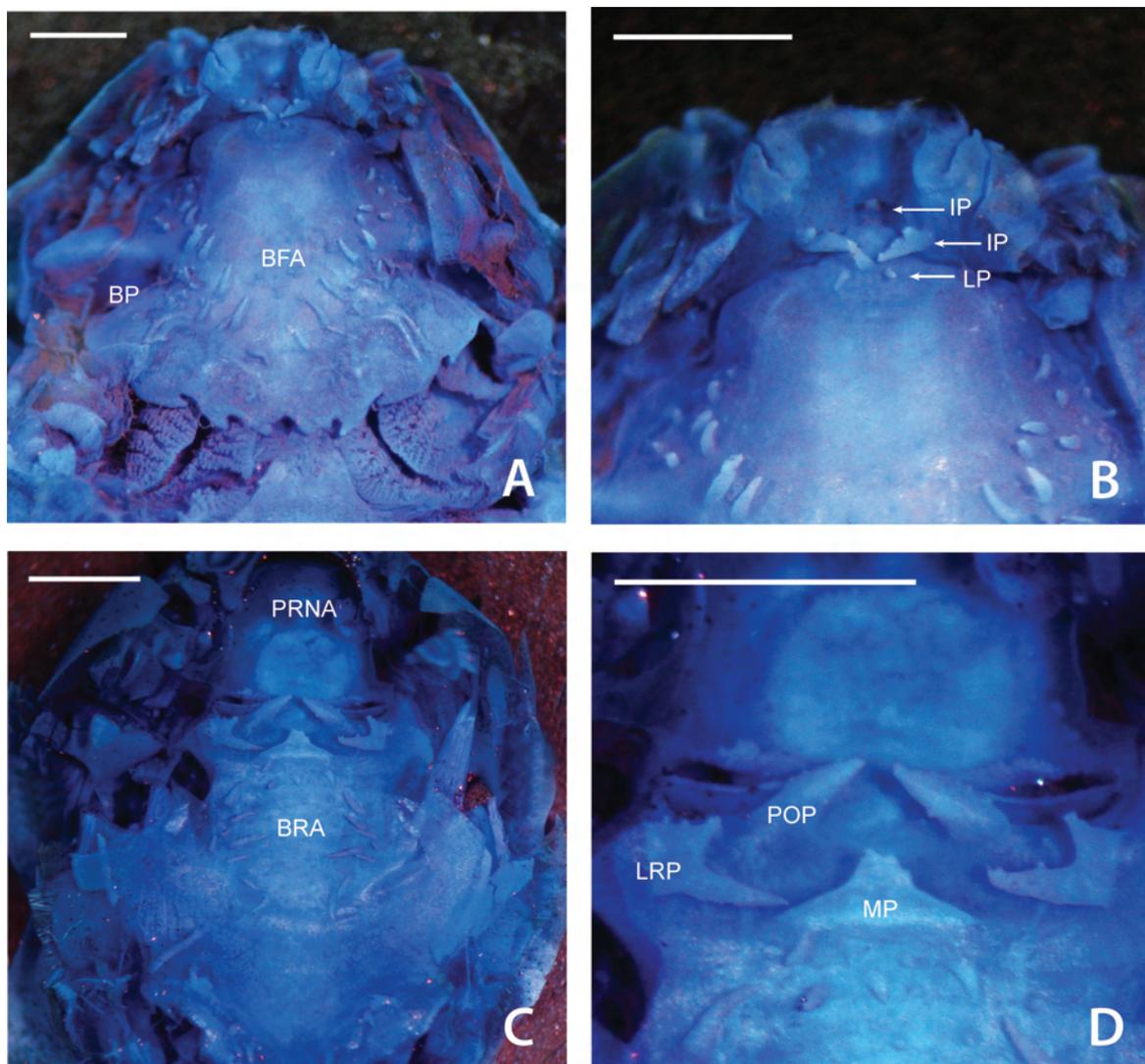


Figura 11. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus chaquensis*, estágio 39 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana; POP = papila pós-nasal; PRNA = arena pré-nasal. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 12, E-F)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem com 2/3 da largura dos corpos. As alas são retangulares com a margem ventral triangular, ligeiramente menores e com o triplo da largura dos corpos. Suas margens anteriores são praticamente regulares e apresentam uma leve inclinação. A placa etmoidal apresenta uma pequena ornamentação esférica localizada na região central. No estágio 36 a fenestra basicranial está aberta. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. O primeiro tem metade do tamanho do segundo. Ambos são circulares. A fontanela frontoparietal é grande e retangular. É levemente arredondada anteriormente e pouco expandida entre as cápsulas óticas. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* mediana. Posteriormente pelo *tectum synoticum* bem condrificado de onde projeta-se medialmente uma *taenia tecti medialis* conspícua, que encontra-se com a *taenia tecti trasnversalis* mais larga. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O primeiro tem o dobro do tamanho do segundo. O *f. troclear* é minúsculo. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro tem metade do tamanho do segundo, ambos são circulares. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 75° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, ultrapassando ligeiramente a margem anterior da cápsula ótica. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem pouco mais da metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral, em vista ventral, são retangulares e a porção medial é ligeiramente mais estreita. A cartilagem de Meckel é comprida, ligeiramente mais larga que os elementos da infrarrostral e tem formato sigmóide.

Aparelho Hiobranquial

A cópula II é ligeiramente mais estreita e de mesmo tamanho que a *pars reuniens*. Ambas são cilíndricas. O *processus urobranchialis* é cerca de cinco vezes menor e tem 1/3 da largura da cópula II. É cilíndrico. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* é pouco proeminente, tem pouco mais de 1/3 do comprimento e metade da largura do *p. anterior hyalis*. O *p. posterior hyalis* tem o mesmo tamanho e é ligeiramente mais largo que o anterior, é triangular, abaulado e o ápice está dirigido para trás.

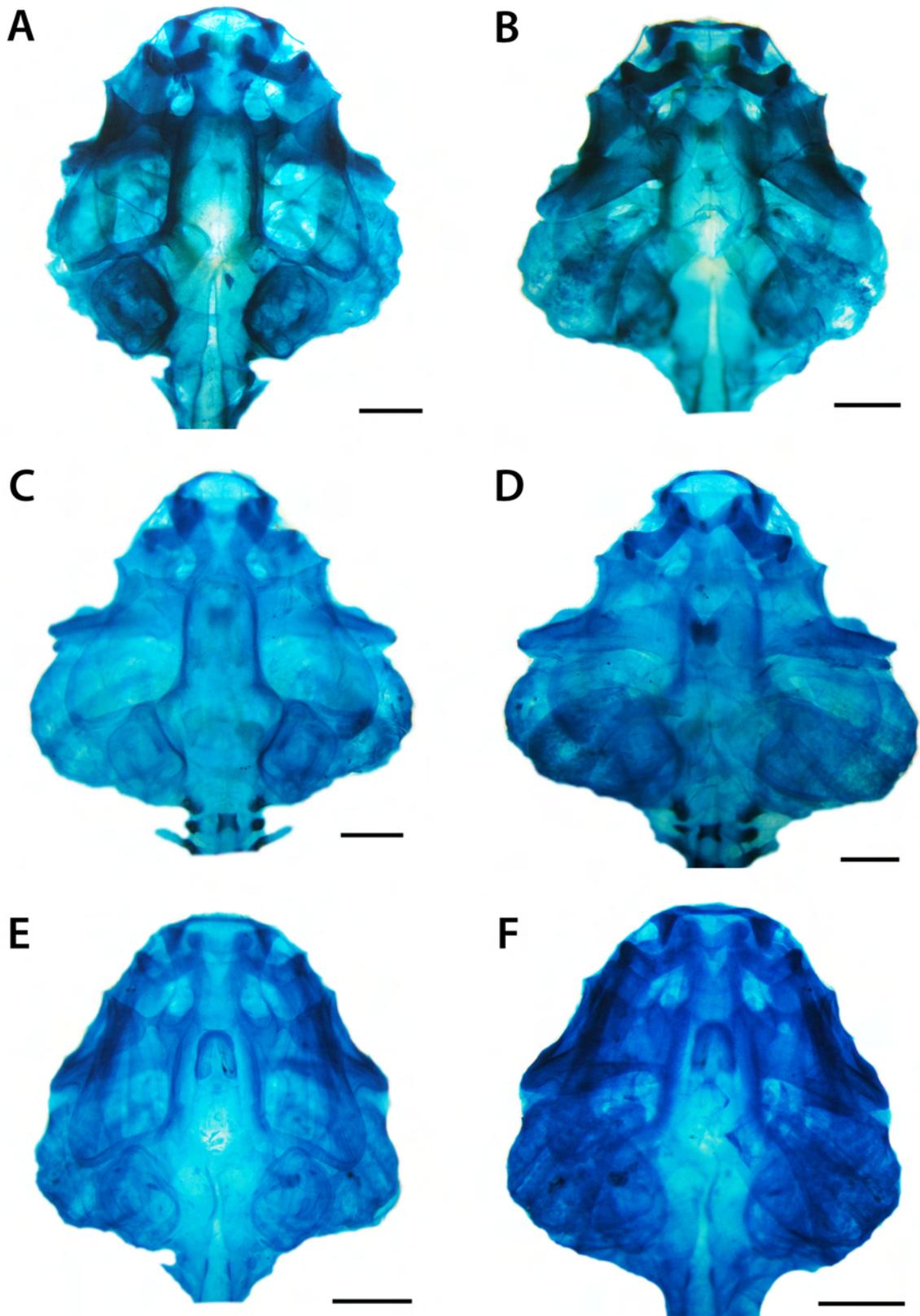


Figura 12. Condrocrânios das larvas de *Leptodactylus chaquensis*. Material 1: A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 35 (Gosner, 1960); Material 2: C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 36; Material 3: E - vista dorsal e F - vista ventral, estágio 36. Escala 1,0 mm.

Morfologia Bucal Interna (Figura 13)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiais. As papilas do par interno apresentam as bases das papilas fundidas. As papilas infralabiais do par externo são quadrangulares e apresentam a margem coberta por pústulas, as papilas do par interno são cônicas. Quatro papilas linguais estão presentes, todas são cilíndricas, de mesmo tamanho e encontram-se distribuídas em fileira transversal na porção anterior do rudimento lingual. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por nove papilas de cada lado, as quais são cônicas e de tamanhos variados. Cerca de 50 pústulas estão dispersas na arena do assoalho. As bolsas bucais são rasas, largas e estão dispostas de forma ligeiramente oblíqua ao eixo médio do corpo. Quatro a cinco papilas, além de algumas pústulas, estão presentes na região anterior às bolsas bucais. A zona glandular ventral é pouco conspícua e restringe-se a superfície dorsal do bordo velar. O velum ventral apresenta quatro a cinco projeções na margem posterior, de cada lado da glote e o suporte espicular é ligeiramente conspícua. A glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio, e em sua porção posterior, em frente às coanas, destaca-se uma crista em formato de “M” recoberta por pústulas. As coanas são elípticas. A parede anterior da narina tem a mesma altura que a parede posterior e está coberta por pequenas pústulas. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado, longas, cônicas e com a margem recoberta por pústulas. A arena pós-nasal é triangular, curta e estreita, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana triangular. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são cônicas, largas e recobertas por pústulas. A arena do teto bucal tem formato ligeiramente quadrangular e é delimitada por quatro papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas e praticamente do mesmo tamanho. Cerca de 70 pústulas encontram-se dispersas por toda a arena do teto bucal. O velum dorsal é estreito, curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial distinta, na qual estão presentes algumas papilas. O bordo velar apresenta projeções. A zona glandular dorsal é mais perceptível na parte mediana do velum, ocupa cerca de 2/3 de toda a superfície velar.

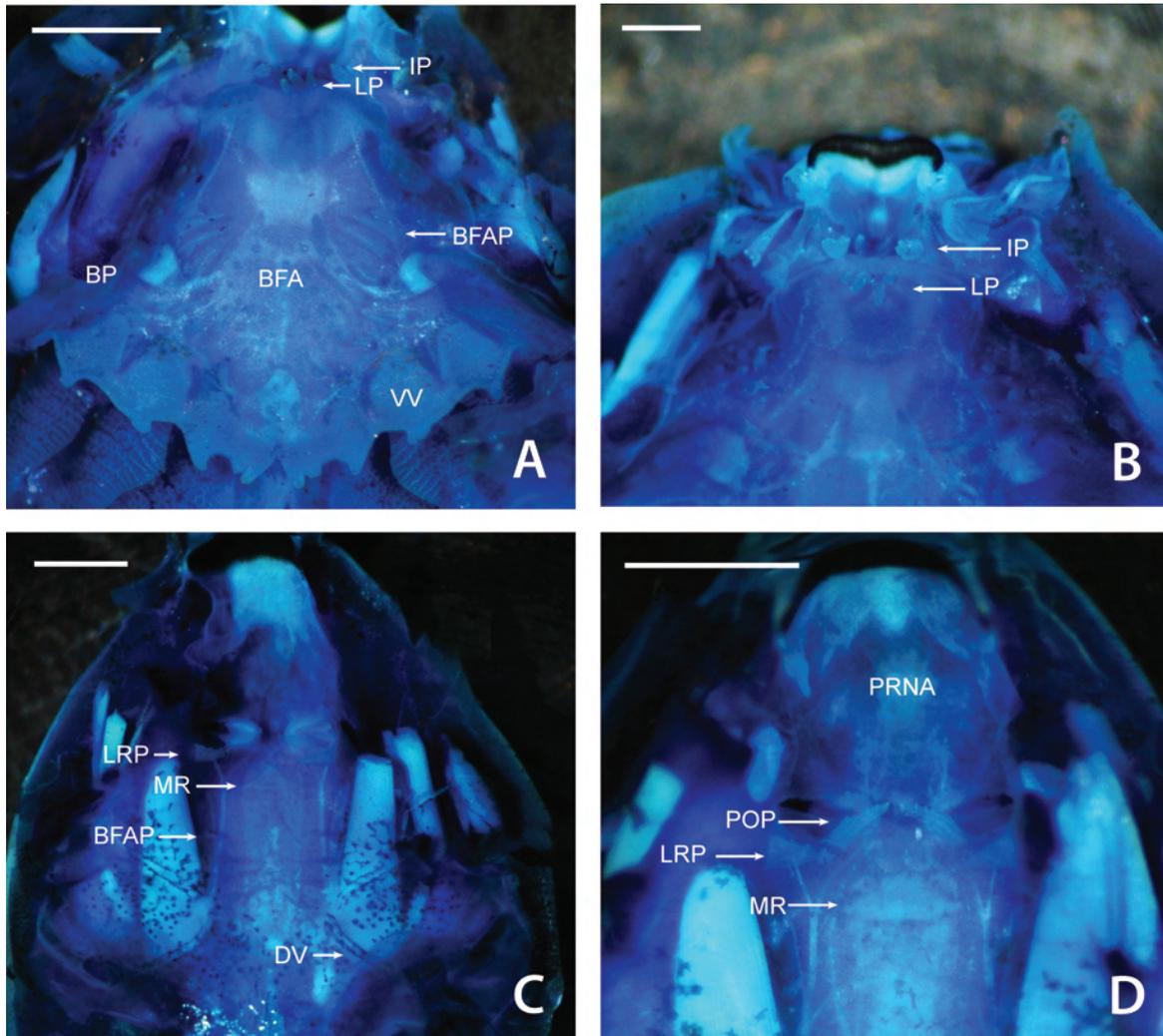


Figura 13. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus furnarius*, estágio 35 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiaais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 14)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem estreita, com metade da largura dos corpos. O espaço entre os corpos tem formato de “U” estreito. A região dorsal dos corpos é ligeiramente mais larga e a porção mediana mais estreita. Uma pequena projeção ventrolateral triangular está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” bem estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares, ligeiramente menores e com o dobro da largura dos corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, estreito e triangular com o ápice arredondado dirigido para trás. Logo acima do *p. dorsalis* está presente

a adostrál, uma de cada lado, pequena e oval.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 21% do comprimento do condrocânio. Suas margens anteriores são praticamente regulares e apresentam anterolateralmente uma pequena projeção triangular. As margens laterais são retas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 2. O *processus lateralis trabeculae* é pequeno e pouco conspícuo. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma estreita separação em formato de “U”. A placa etmoidal não apresenta ornamentações. No estágio 33 a fenestra basicranial está fechada. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. O primeiro é menor e oval, o segundo é circular. A fontanela frontoparietal é grande e retangular e expandida entre as cápsulas óticas. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* pouco condrificado de onde se projeta uma *taenia tecti medialis* estreita que se encontra com a *taenia tecti transversalis* duas vezes mais larga. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale* estreito. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral, é possível visualizar 1/3 da abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 24% do comprimento do condrocânio. A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* é grande, estreito e cônico. O *p. posterolateralis* é largo, baixo e triangular. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro tem metade do tamanho do segundo e é circular. O *f. jugulare* é oval.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente retangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 90° com o eixo médio do condrocânio. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se ligeiramente além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente, em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste triangular está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior é côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral, em vista ventral, são retangulares. As margens laterais são robustas e curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral são fusionados por uma estreita faixa de cartilagem na margem posterior. A cartilagem de Meckel é robusta e comprida.

Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo. Sua margem anterior é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. Os *p. dorsomedialis* e *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem o mesmo comprimento e cerca de 2/3 da largura da *pars reuniens*. O *processus urobranchialis* tem metade do comprimento e da largura da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Sua margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* é triangular, estreito, tem metade do tamanho do *p. anterior hyalis* e apresenta o ápice dirigido anteromedialmente. O *p. anterior hyalis* apresenta o ápice dirigido anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* é mais largo e ligeiramente menor que o anterior, o ápice é arredondado e dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas em uma estreita porção na região posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U”. As cestas branquiais têm o mesmo comprimento e largura. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e cobertas por pequenas projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior*, triangular, grande e com o ápice arredondado dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

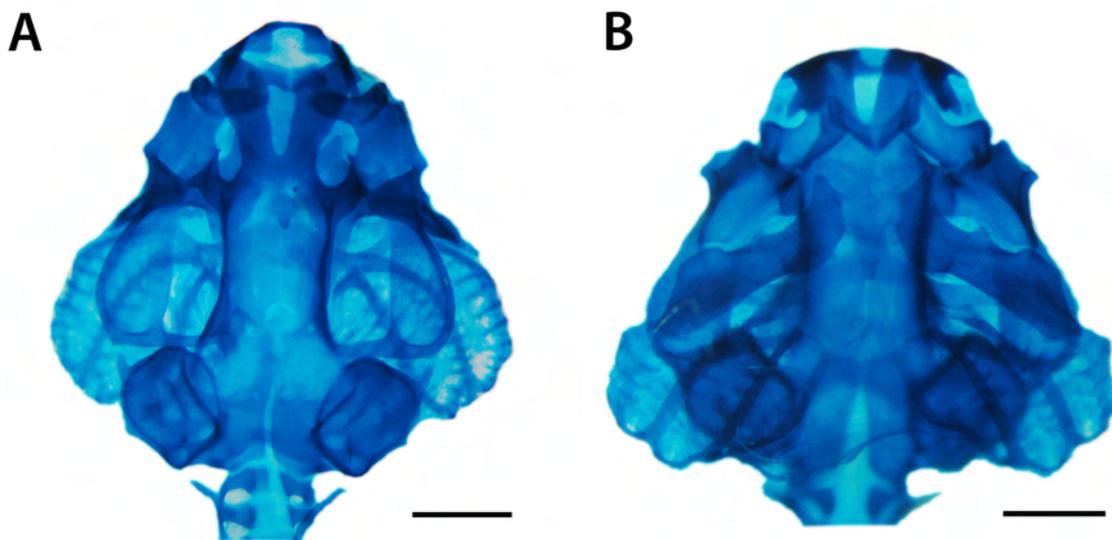


Figura 14. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus furnarius*, estágio 32 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

Morfologia Bucal Interna (Figura 15)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiais. O par anterior localizado na linha mediana apresenta as bases das papilas fundidas. Estas são cilíndricas e com as margens dos ápices irregulares, sendo mais estreitas que as papilas mais posteriores, as quais são triangulares e possuem a margem anterior recoberta por pústulas. Quatro papilas linguais estão presentes. Todas são cilíndricas e estão dispostas transversalmente, sendo as duas mediais ligeiramente maiores que as papilas laterais. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por cinco papilas de cada lado, as quais são cônicas. As três anteriores maiores que as duas posteriores e todas com seus ápices dirigidos para o centro da arena. Três papilas estão presentes lateralmente à arena do assoalho bucal, logo atrás da margem posterior das bolsas bucais. Cerca de 45 pústulas estão dispersas uniformemente por toda a arena do assoalho. As bolsas bucais são profundas, estreitas e estão dispostas de forma ligeiramente oblíqua ao eixo médio do corpo. A região anterior às bolsas bucais contém duas papilas e cerca de 20 pústulas. A zona glandular ventral é pouco perceptível e restringe-se a superfície dorsal das projeções do velum. O velum ventral é estreito, apresenta cinco projeções na margem posterior, de cada lado da glote, e o suporte espicular é conspicuo. A glote encontra-se descoberta e está ligeiramente inclinada no sentido anteroventral.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio. Em sua porção mediana destaca-se uma crista retangular recoberta por pústulas. As coanas são elípticas e estão orientadas transversalmente. A parede anterior da narina é mais alta que a parede posterior e está recoberta por pequenas pústulas. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado, longas e cônicas, com a margem anterior coberta por pústulas e ápices dirigidos para o encontro das arenas pré e pós-nasais. A arena pós-nasal é triangular, curta e ampla, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana estreita, triangular e com a margem superior recoberta por pústulas e a anterior serrilhada. Cerca de cinco pustulações estão presentes na arena pós-nasal. Póstero-lateralmente às papilas pós-nasais estão presentes um par de papilas laterais da crista. Estas são cônicas, de mesmo tamanho que as papilas pós-nasais, com a margem anterior recoberta por pústulas e ápices dirigidos para o centro da arena pós-nasal. A arena do teto bucal é triangular e é delimitada por quatro papilas de cada lado, todas de formato cônico, sendo as duas anteriores ligeiramente maiores que as duas posteriores. Todas apresentam os ápices voltados para o centro da arena. Cerca de 50 pústulas encontram-se dispersas na arena do teto bucal. O velum dorsal é estreito, levemente curvado a partir da linha média, com uma distinta interrupção medial. O bordo velar apresenta de quatro projeções. A zona glandular dorsal ocupa mais de 2/3 de todo o velum dorsal.

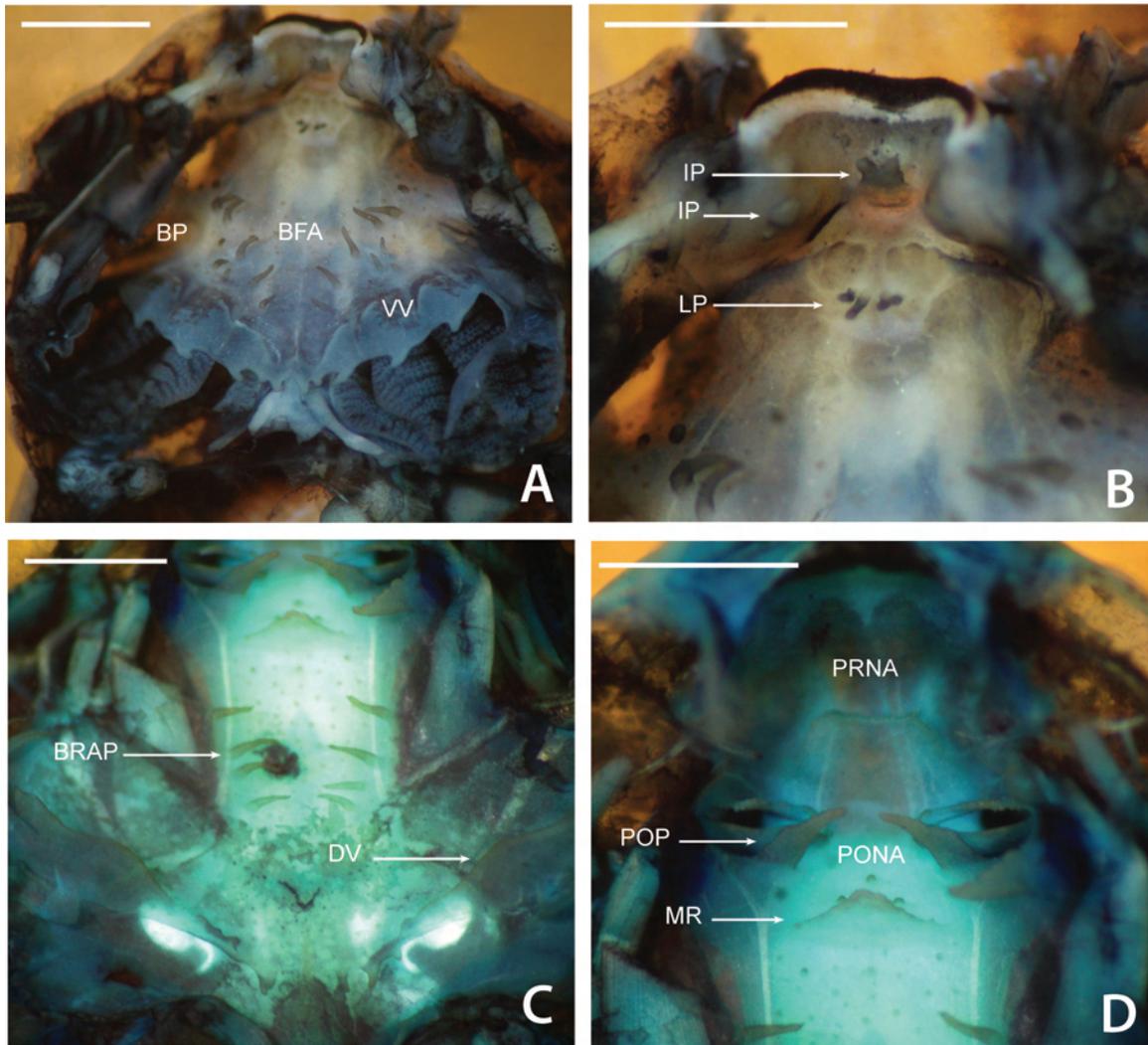


Figura 15. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus fuscus*, estágio 38 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B e Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; MR = crista mediana; PONA = arena pós-nasal; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 17, A-B)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem estreita, com metade da largura dos corpos. Os corpos são mais estreitos na porção mediana e uma projeção pequena e triangular está presente na margem ventrolateral de cada corpo. O espaço entre os corpos tem formato de “U”. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral de largura média. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares, têm o mesmo comprimento e o dobro da largura dos corpos. O *processus dorsalis posterior* é grande, de base ampla, triangular

e com o ápice dirigido para trás. Não apresenta adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 24% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são praticamente regulares e são levemente inclinadas. As margens laterais são ligeiramente convexas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,4. O *processus lateralis trabeculae* é arredondado e pouco proeminente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma separação de largura média em formato de “V”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação pequena e cônica localizada na região central. No estágio 38 a fenestra basicranial está aberta. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. O primeiro é menor e oval, o segundo é arredondado. A fontanela frontoparietal é grande e retangular, com a margem anterior levemente arredondada. É mais estreita na região antes das cápsulas óticas e expandida entre estas. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* pouco condricado de onde se projeta uma *taenia tecti medialis* estreita que se encontra com a *taenia tecti transversalis* três vezes mais larga. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale* estreito. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral é possível visualizar menos de 1/3 da abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* tem dobro do tamanho do *f. oculomotorium*, ambos são ovais. O *f. troclear* é minúsculo.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 26% do comprimento do condrocrânio. A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* e o *p. posterolateralis* são bem visíveis, ambos são triangulares, porém o primeiro é ligeiramente maior e apresenta o ápice arredondado. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro é quatro vezes menor que o segundo, ambos são circulares.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente retangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 90° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do palatoquadrado ultrapassa ligeiramente o ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* pequeno e em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* é pouco proeminente, apresentando-se como uma pequena expansão triangular. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem mais de 2/3 da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior ligeiramente côncava e a posterior

convexa. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares e ligeiramente mais estreitos na porção mediana. A margem anterior é convexa e a posterior côncava. As margens laterais são curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral não estão fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta e é ligeiramente mais larga que os elementos da infrarrostral. Sua margem anterior é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. Os *p. dorsomedialis* e *P. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem 2/3 da largura e é ligeiramente menor que a *pars reuniens*. A cópula II é cilíndrica e a *pars reuniens* é retangular. O *processus urobranchialis* tem 2/3 do comprimento e da largura da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Sua margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* tem 2/3 do comprimento e a mesma largura que o *p. anterior hyalis*. São triangulares. O ápice do primeiro está dirigido anteromedialmente e do segundo anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* é ligeiramente mais largo, abaulado, triangular e com o ápice dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas não estão fusionadas. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U”. As cestas branquiais têm o mesmo comprimento e largura. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e totalmente cobertas por projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular, de base ampla e com o ápice em formato de gancho dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

***Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) – Material 2**

Morfologia Bucal Interna (Figura 16)

Assoalho bucal: Quatro papilas infralabiais estão presentes. As papilas do par externo são cônicas, mais largas que as do par interno e estão recobertas por pústulas. As papilas do par interno são cônicas, apresentam as bases fundidas e a margem anterior recoberta por pústulas. Lateralmente, nos limites anteriores do velum ventral, estão presentes duas papilas de diferentes tamanhos. Cerca de 30 pústulas estão dispersas na arena do assoalho. Duas papilas e algumas pústulas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. As bolsas bucais são profundas, estreitas e estão dispostas transversalmente.

Teto bucal: A parede anterior da narina é mais alta que a parede posterior e está recoberta por pequenas pústulas. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado. Elas são cônicas,

largas, altas e podem apresentar a margem anterior recoberta por pústulas. Três a quatro papilas e algumas pústulas encontram-se dispersas na arena pós-nasal. A crista mediana é semicircular e apresenta a margem anterior recortada. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são triangulares. As margens anteriores podem apresentar algumas pústulas e serem serrilhadas. Pouco mais de 40 pústulas encontram-se dispersas na arena do teto bucal. Três projeções estão presentes no bordo velar. A região posterior ao velum apresenta algumas pústulas dispersas.

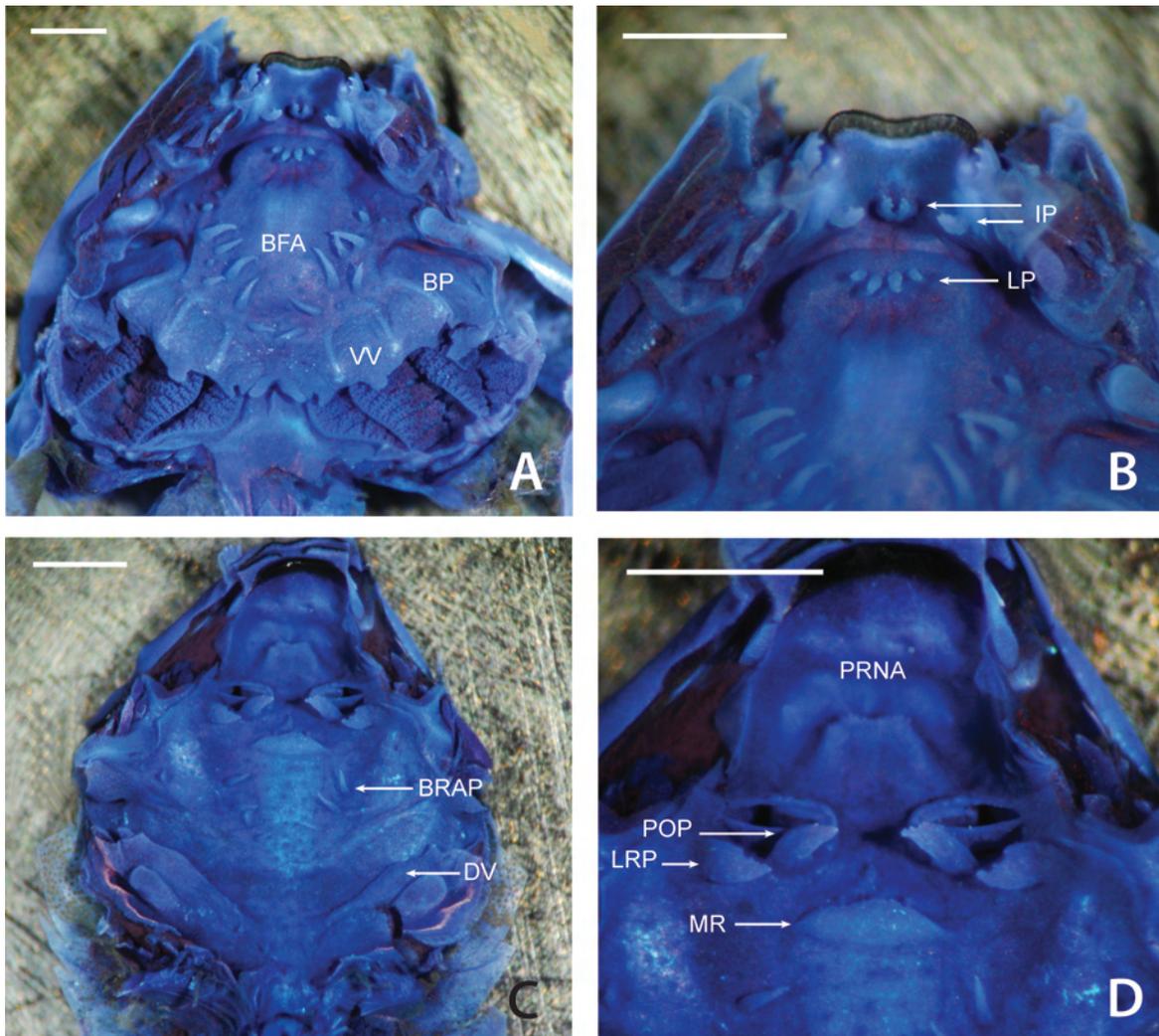


Figura 16. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus fuscus*, estágio 34 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 17, C-D)

O processus dorsalis posterior é grande, estreito, cônico e com o ápice dirigido para trás.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 22% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são praticamente regulares e uma projeção pequena e triangular está presente na margem anterolateral de cada *cornua*. O *processus lateralis trabeculae* é triangular e de tamanho mediano. A placa não apresenta ornamentação. No estágio 37 a fenestra basicranial está aberta. As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 29% do comprimento do condrocrânio. O *processus anterolateralis* é duas vezes mais alto, mais estreito e cônico. O *p. posterolateralis* tem a base ampla e é triangular. A curvatura posterior do palatoquadrado ultrapassa ligeiramente o ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, ultrapassando ligeiramente a margem anterior das cápsulas óticas.

Aparelho Hiobranquial

O *processus urobranchialis* tem metade do comprimento e 1/3 largura da cópula II. É cilíndrico.

***Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) – Material 3**

Morfologia Bucal Interna

A microanatomia bucal de *Leptodactylus fuscus* foi descrita por Miranda & Ferreira (2009).

Condrocrânio (Figura 17, E-F)

A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral de largura média. Logo acima dessa fusão, está presente uma projeção triangular pequena. As alas são retangulares, têm o mesmo comprimento e o dobro da largura dos corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, estreito e cônico com o ápice dirigido para trás. Suas margens anteriores são praticamente regulares e apresentam uma pequena projeção triangular anterolateralmente. As margens laterais são convexas nos 2/3 anteriores e côncava na porção posterior. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,5. O *processus lateralis trabeculae* não está presente. A curvatura posterior do palatoquadrado alcança o ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital.

Aparelho Hiobranquial

A cópula II é ligeiramente maior e mais larga que a *pars reuniens*. A cópula II é cilíndrica e a *pars reuniens* é quadrangular. O *processus urobranchialis* tem 1/3 do comprimento e da largura da cópula II. É cilíndrico. O *p. posterior hyalis* tem a mesma largura, mas é mais baixo que o anterior. É triangular, abaulado e com o ápice dirigido posterolateralmente. As placas hiobranquiais estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas em uma estreita faixa na porção posterior.

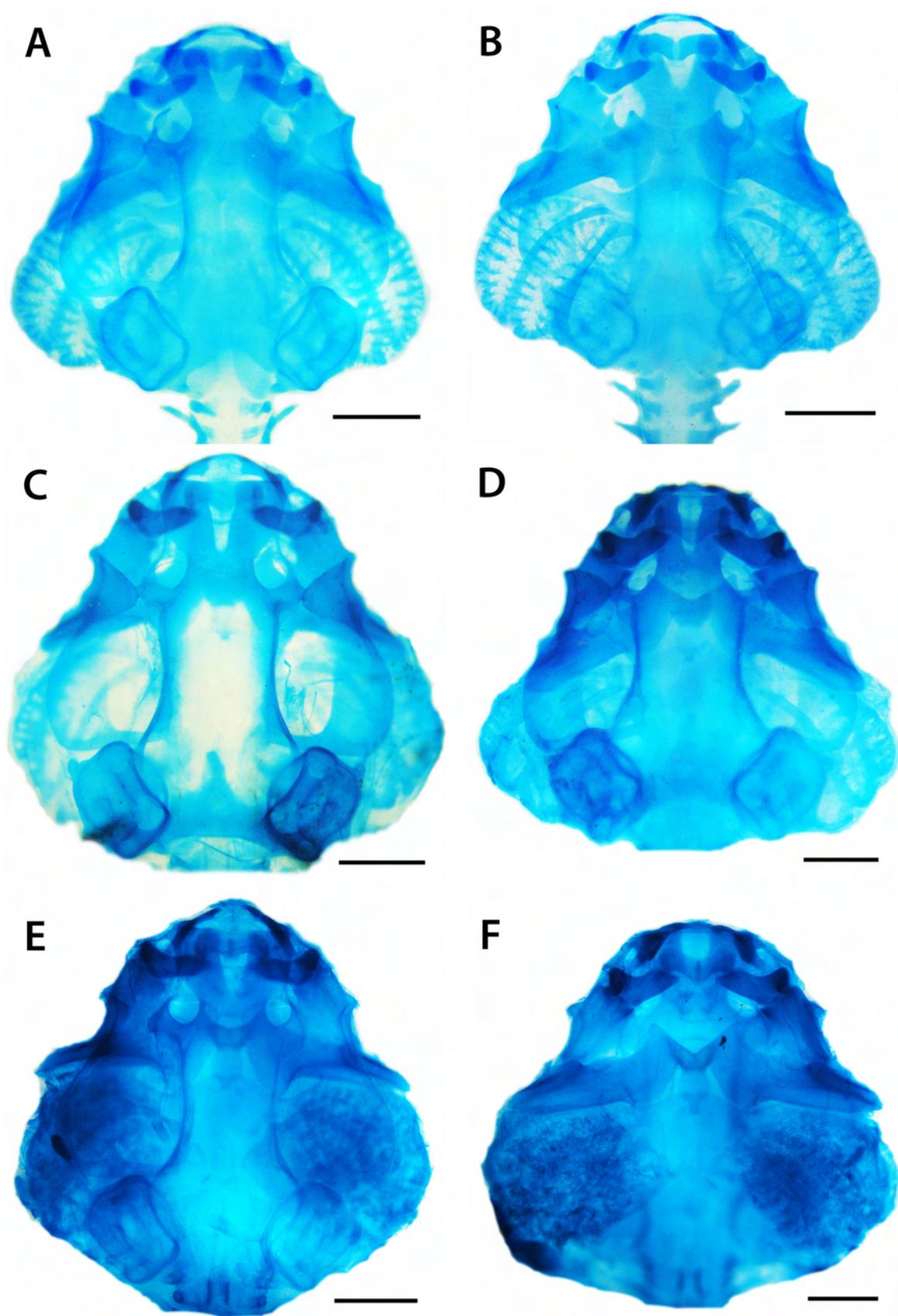


Figura 17. Condrocrânios das larvas de *Leptodactylus fuscus*. Material 1: A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 38 (Gosner, 1960); Material 2: C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 37; Material 3: E - vista dorsal e F - vista ventral, estágio 37. Escala 1,0 mm.

Morfologia Bucal Interna (Figura 18)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e quatro papilas infralabiais estão presentes, o par anterior localizado na linha mediana apresenta as bases das papilas fundidas. Estas são cilíndricas e lisas. As outras duas papilas são quadrangulares, de mesmo tamanho das papilas do par anterior, mais largas e com as bordas lisas. Três papilas linguais estão presentes. As duas papilas linguais laterais são cilíndricas e em menor tamanho do que a papila medial, que é larga e apresenta o ápice bifurcado. A arena do assoalho bucal tem formato de trapézio e é delimitada por seis a sete papilas de cada lado, as quais são cônicas e de tamanhos variados. Cerca de 40 pústulas estão dispersas, principalmente na parte posterior, na arena do assoalho. As bolsas bucais são profundas, largas e dispostas transversalmente. A região anterior às bolsas bucais contém cerca de 10 pústulas e três papilas pequenas. A zona glandular ventral não é conspícua. O velum ventral é estreito, apresenta quatro projeções na margem posterior, de cada lado da glote, e o suporte espicular é ligeiramente conspícuo. A glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio. Em sua porção posterior, à frente e entre as coanas destaca-se uma crista com formato retangular, que apresenta uma ornamentação que varia entre “V” e “T”. As coanas são ovais e estão orientadas ligeiramente oblíquas em relação ao plano transversal. A parede anterior da narina tem a mesma altura que a parede posterior. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado, longas, cônicas, lisas, com ápices arredondados, os quais estão dirigidos para o centro da arena pré-nasal. A arena pós-nasal tem formato de trapézio, é curta e estreita, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana semicircular, a qual apresenta a margem posterior recortada. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado da crista, são muito pequenas, triangulares e com ápices voltados para a arena pós-nasal. A arena do teto bucal não é bem delimitada, apresentando de uma a duas papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas, baixas e com ápices voltados para o centro da arena. Cerca de 60 pústulas encontram-se dispersas por toda a arena do teto bucal. O velum dorsal é estreito, levemente curvado a partir da linha média, com uma interrupção medial distinta, na qual estão presentes algumas pústulas. O bordo velar não apresenta projeções. A zona glandular dorsal ocupa mais de 2/3 de toda a superfície velar.

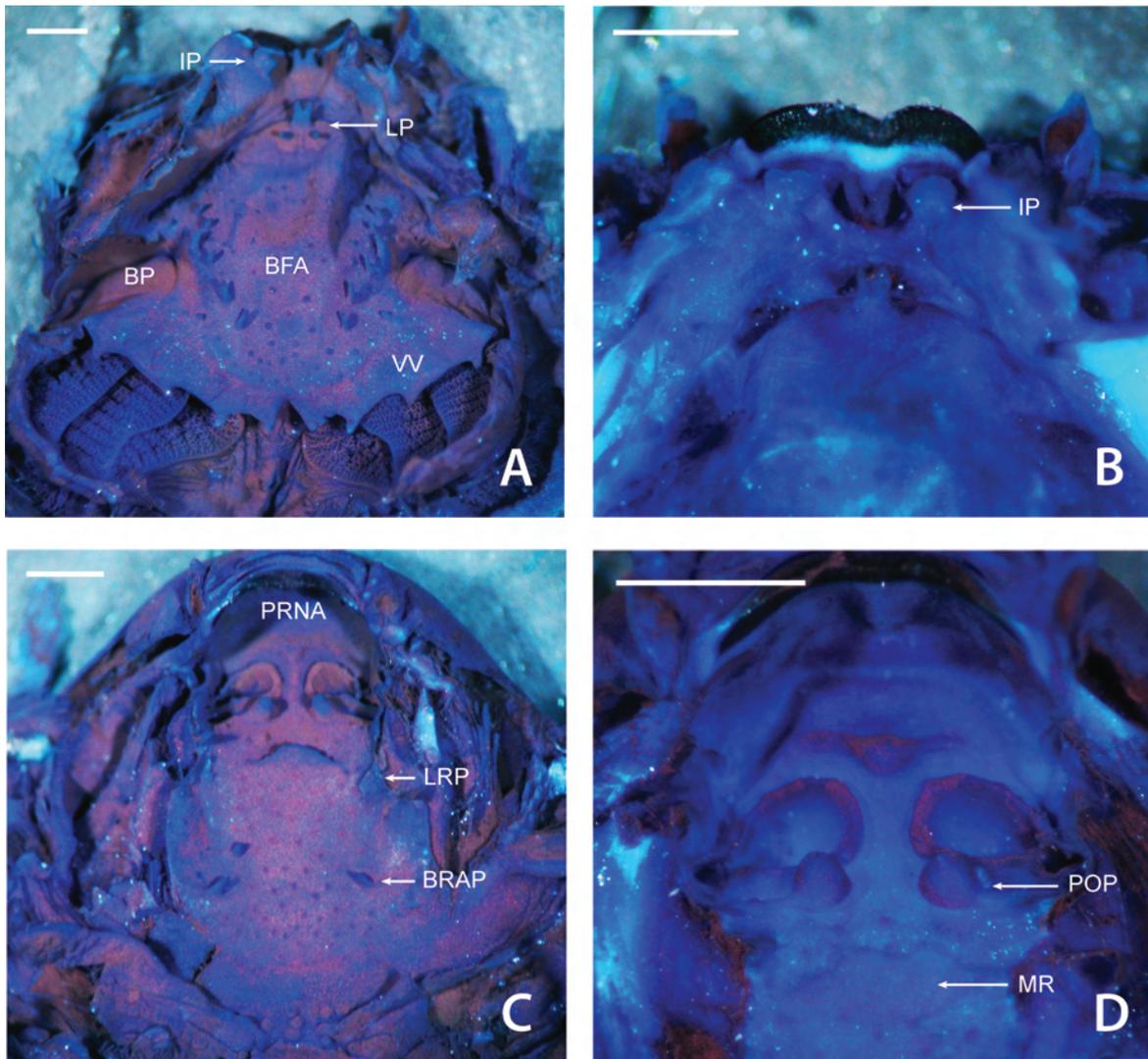


Figura 18. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus knudseni*, estágio 34 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papilas laterais da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 19)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem estreita, que tem 1/3 da largura dos corpos. O espaço entre os corpos tem formato de arco retangular. A região dorsal dos corpos é mais larga. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral larga e por uma fusão ventrolateral estreita. Com essa fusão tem-se a formação de um pequeno foramen oval entre os corpos e as alas. As alas são retangulares, têm o mesmo tamanho que os corpos e são ligeiramente mais largas. O *processus dorsalis* posterior é grande, de base ampla, estreito, triangular e com o ápice arredondado dirigido para trás. Não

estão presentes adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 16% do comprimento do condrocânio. Suas margens anteriores são praticamente regulares e apresentam projeções triangulares anterolateralmente. As margens laterais são retas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,1. O *processus lateralis trabeculae* é pequeno, triangular e pouco conspicuo. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma estreita separação em formato de “V”. A placa etmoidal não apresenta ornamentações. No estágio 33 a fenestra basicranial está aberta. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. São circulares e têm praticamente o mesmo tamanho. A fontanela frontoparietal é grande e retangular. É mais estreita na região mediana e pouco expandida entre as cápsulas óticas. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita, posteriormente pelo *tectum synoticum* bem condricado e anteriormente pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral, é possível visualizar pouco mais da metade da abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 30% do comprimento do condrocânio. A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* é triangular, estreito e grande, quase encosta na curvatura posterior do palatoquadrado. O *p. posterolateralis* é três vezes menor, triangular e com a base ampla. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O segundo tem o triplo do tamanho do primeiro e ambos são ovais.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente retangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de quase 80° com o eixo médio do condrocânio. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se ligeiramente além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital e alcança a margem anterior das cápsulas óticas. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste triangular está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* tem tamanho médio e é triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior em formato de “V” e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares e sua porção média é mais larga. As margens laterais são robustas e curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral não estão fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta e tem a mesma largura dos elementos

da infrarrostral. Sua margem anteromedial é côncava e a posterolateral convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II é ligeiramente mais comprida e mais larga que a *pars reuniens*. Ambas são cilíndricas. O *processus urobranchialis* tem 1/3 do comprimento e da largura da cópula II. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Sua margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* é triangular, amplo, tem metade do tamanho do *p. anterior hyalis*. Ambos apresentam o ápice dirigido para frente. O *p. posterior hyalis* é mais largo e tem o mesmo comprimento que o anterior, o ápice é arredondado e dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas em uma estreita porção na região anterior e posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U” amplo. As cestas branquiais são mais largas que compridas. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e cobertas por pequenas projeções somente na porção posterior. Um conspícuo *p. branchialis anterior* em formato de gancho, com a base ampla e com o ápice dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

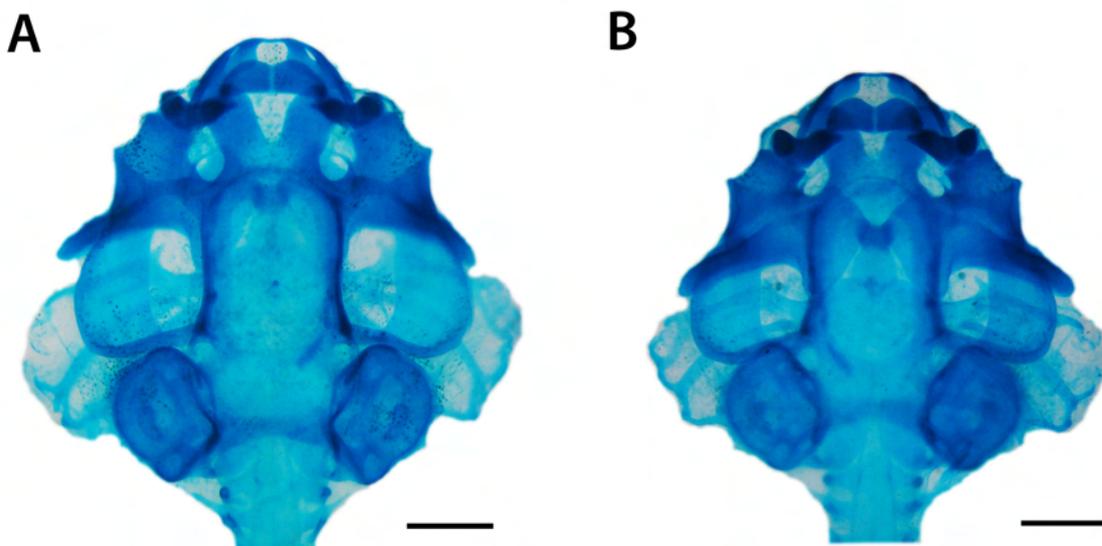


Figura 19. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus knudseni*, estágio 33 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

***Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824)**

Morfologia Bucal Interna

A microanatomia bucal de *Leptodactylus labyrinthicus* foi descrita por Miranda & Ferreira (2008).

Condrocrânio (Figura 20)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem quatro vezes mais estreita que os corpos. O espaço entre os corpos tem formato de arco retangular. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral larga e por uma fusão ventrolateral estreita. Com essa fusão tem-se a formação de um pequeno foramen oval entre os corpos e as alas. As alas são retangulares, têm o mesmo tamanho e largura que os corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, estreito, triangular e com o ápice arredondado dirigido para trás. Não estão presentes adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 17% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são regulares. As margens laterais são retas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,2. O *processus lateralis trabeculae* é pequeno, triangular e pouco conspícuo. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma estreita separação em formato de “V”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação grande e cônica, localizadas na região central. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. O primeiro é menor e oval, o segundo circular. A fontanela frontoparietal é grande, oval e expande-se entre as cápsulas óticas. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* pouco condrificado de onde se projeta uma *taenia tecti medialis* que se encontra com a *taenia tecti transversalis* de mesma largura. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale* estreito. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral, é possível visualizar menos de 1/3 da abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e o primeiro tem o triplo do tamanho do segundo. O *f. troclear* é ligeiramente menor que o *f. oculomotorium*.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 27% do comprimento do condrocrânio. A crista parótica é mediana. O *processus anterolateralis* é triangular, estreito e grande, quase encosta na curvatura posterior do palatoquadrado. O *p. posterolateralis* tem a mesma largura e formato, mas é ligeiramente menor. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. São ovais e têm praticamente o mesmo tamanho. É possível visualizar ossificações no exoccipital, logo atrás do *f. jugulare*.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato semicircular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de quase 80° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se ligeiramente além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, atingindo a margem anterior das cápsulas óticas. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste triangular está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem menos da metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* tem tamanho médio e é triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares. As margens laterais são robustas e curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral não estão fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta e tem a mesma largura dos elementos da infrarrostral. Sua margem anteromedial é côncava e a posterolateral convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II é ligeiramente mais comprida e mais larga que a *pars reuniens*. Ambas são cilíndricas. O *processus urobranchialis* tem 1/4 do comprimento e da largura da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Sua margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* está localizado muito próximo ao *p. anterior hyalis*. Ambos são baixos e poucos diferenciados das ceratohiais. O segundo é mais largo e tem o ápice dirigido para frente. O *p. anterolateralis* tem o ápice voltado para a região medial. O *p. posterior hyalis* é maior que o anterior, é triangular com o ápice arredondado e dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas em uma estreita porção na região posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U”. As cestas branquiais são mais largas que compridas. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e cobertas por pequenas projeções somente na porção posterior. Um conspícuo *p. branchialis anterior* em formato de gancho, com a base ampla e com o ápice dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

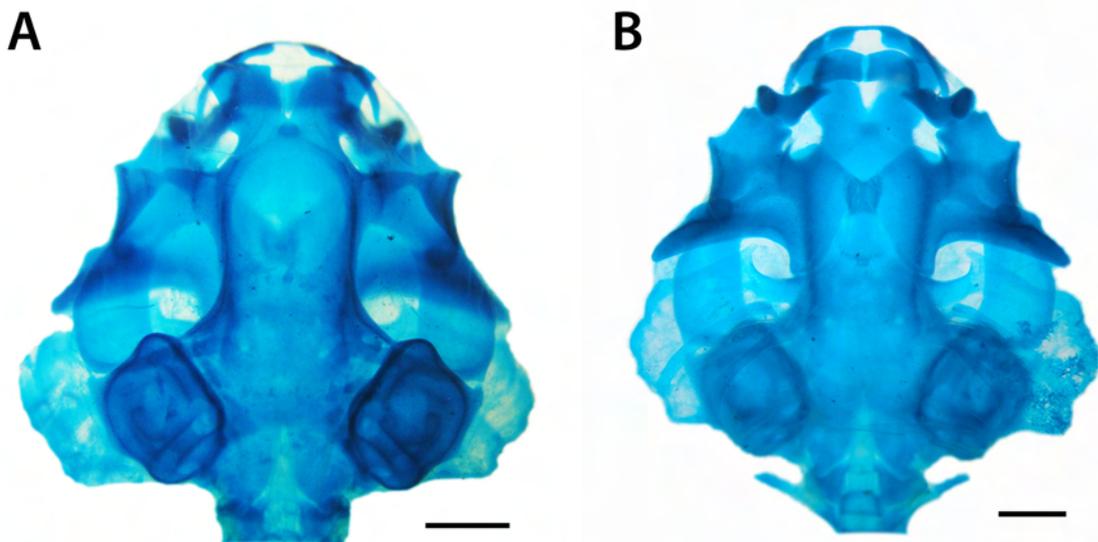


Figura 20. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus labyrinthicus*, estágio 37 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

***Leptodactylus latinasus* Jiménez de la Espada, 1875 - Material 1 e 2**

Morfologia Bucal Interna (Figura 21)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiais. As papilas mais externas são cônicas e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. As papilas do par interno são cilíndricas, apresentam o ápice recoberto por pústulas e têm suas bases fusionadas. Os ápices destas papilas apresentavam frequentemente algumas pústulas. Quatro papilas linguais estão presentes, todas são cônicas e encontram-se distribuídas em fileira transversal na porção mediana do rudimento lingual. As papilas centrais são maiores do que as papilas laterais. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por cinco papilas de cada lado, as quais são cônicas e de tamanhos variados. Lateralmente, nos limites anteriores do velum ventral, podem estar presentes duas papilas. Cerca de 40 pústulas estão dispersas na arena do assoalho. As bolsas bucais são profundas, largas e estão dispostas transversalmente. A zona glandular ventral está restrita à superfície dorsal das projeções do velum ventral. O velum é estreito e apresenta cinco projeções na margem posterior, de cada lado da glote. O suporte espicular é conspicuo e a glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio, a qual em sua porção mediana apresenta uma crista em formato de “M” amplo, recoberta por algumas pústulas. As coanas são elípticas. A parede anterior da narina é alta, recoberta por pequenas pústulas e apresenta uma projeção na lateral interna. A parede posterior da narina é menor que a parede anterior em quase todo seu comprimento, exceto em sua lateral interna, a qual apresenta uma projeção de mesmo tamanho da presente na parede anterior. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma

de cada lado. São cônicas e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. A arena pós-nasal é triangular, curta e estreita, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana levemente semicircular com sua margem superior recoberta por algumas pústulas. Cerca de 10 pústulas estão dispersas na arena pós-nasal. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são triangulares e apresentam a margem anterior recortada. A arena do teto bucal tem formato ligeiramente quadrangular e é delimitada por três papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas e de tamanhos variados. As papilas anteriores são maiores que as posteriores. O velum dorsal é estreito, curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial ampla. Entre duas e três projeções estão presentes na parte mediana do velum dorsal, próximo a região da interrupção. A zona glandular dorsal é conspícua e ocupa mais de 2/3 de todo o velum dorsal. Na região posterior ao velum dorsal e em sua superfície inferior estão presentes várias pústulas.

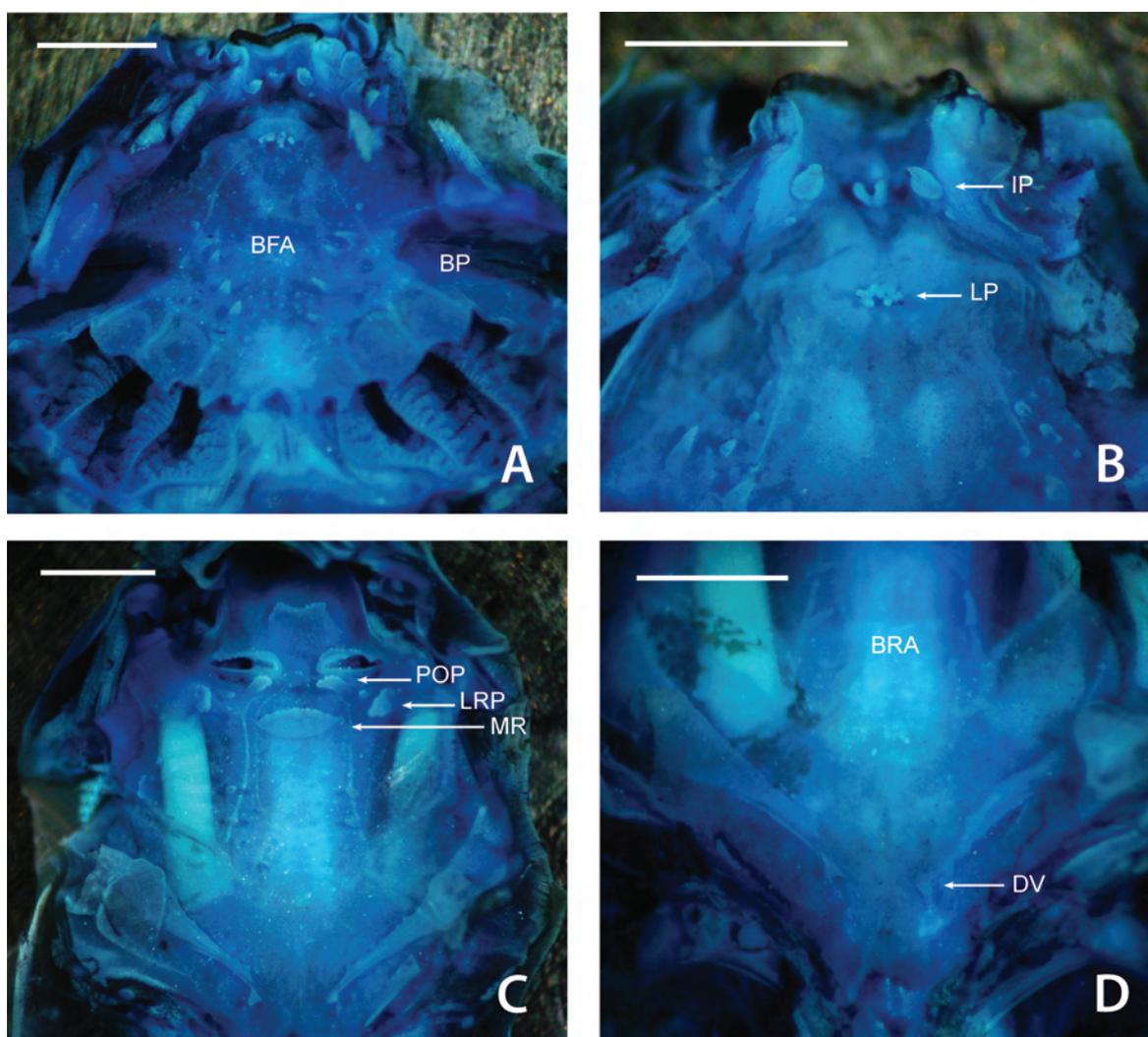


Figura 21. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus latinasus*, estágios 37 e 38 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papila lateral da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 22)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem de largura média, ligeiramente mais estreita do que os corpos. O espaço entre os corpos tem formato de “U”. A região dorsal dos corpos é ligeiramente mais larga. Uma pequena projeção ventrolateral está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral larga. Na região da fusão entre corpos e alas está presente um pequeno processo triangular. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” bem estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares, têm o mesmo tamanho e o dobro da largura dos corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, estreito, cônico e com o ápice dirigido para trás. Não apresenta adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 20% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são praticamente regulares e apresentam uma pequena projeção triangular anterolateralmente. As margens laterais são praticamente retas, exceto por uma estreita porção posterior que é côncava. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,7. O *processus lateralis trabeculae* não está presente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma estreita separação em formato de “U”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação pequena e esférica localizada na região central. No estágio 36 a fenestra basicranial está aberta. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. São circulares e têm praticamente o mesmo tamanho. A fontanela frontoparietal é grande e oval. É mais estreita na região mediana e expandida entre as cápsulas óticas. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita, posteriormente pelo *tectum synoticum* pouco condrificado e anteriormente pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral quase não é possível visualizar a abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 28% do comprimento do condrocrânio. A crista parótica é mediana. O *processus anterolateralis* é grande, estreito, triangular e com o ápice arredondado. O *p. posterolateralis* é estreito, tem metade do tamanho do *p. anterolateralis* e é triangular. Uma grande e estreita *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro é ligeiramente menor, ambos são circulares.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente retangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 90° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do palatoquadrado alcança o ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via

uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente, em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste triangular está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior em formato de “V” aberto e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral, em vista ventral, são retangulares. As margens laterais são robustas, mais largas e curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral são fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta e ligeiramente mais larga que os elementos da infrarrostral. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo. Sua margem anteromedial é côncava e a posterior é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem a mesma largura, mas é ligeiramente mais comprida que a *pars reuniens*. O *processus urobranchialis* tem metade do comprimento e 2/3 da largura da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Sua margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* tem 2/3 do comprimento do anterior e é ligeiramente mais estreito. É triangular e o ápice em formato de gancho está dirigido medialmente. O *p. anterior hyalis* é triangular e apresenta o ápice arredondado dirigido para frente. O *p. posterior hyalis* é mais largo e comprido que o anterior, é abaulado e o ápice é dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas na metade posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U” amplo. As cestas branquiais têm o mesmo comprimento e largura. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e lisas. Um conspícuo *p. branchialis anterior* em formato de gancho, de base ampla e com o ápice dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

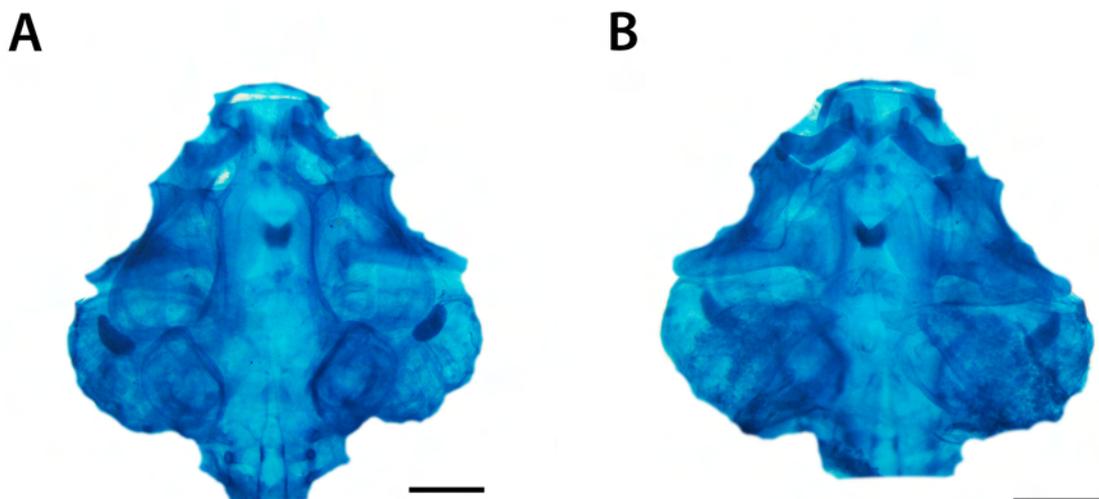


Figura 22. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus latinasus*, estágio 36 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

***Leptodactylus mystacinus* (Burmeister, 1861) – Material 1**

Morfologia Bucal Interna (Figura 23)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiais. As papilas externas são maiores, cônicas e apresentam sua margem anterior recoberta por pústulas. As papilas internas são menores, cônicas, com os ápices e a margem anterior recobertas por pústulas e apresentam suas bases fundidas. Quatro papilas linguais estão presentes, todas são cônicas e de mesmo tamanho. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por seis papilas de cada lado, as quais são cônicas e lisas. A primeira e a sexta papila de cada lado são menores do que as outras que têm praticamente o mesmo tamanho. Lateralmente, nos limites anteriores do velum ventral, estão presentes duas ou três pequenas papilas. Cerca de 60 pústulas estão dispersas na arena do assoalho. As bolsas bucais são profundas, largas e estão dispostas transversalmente. Três a quatro papilas e cerca de 30 pústulas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. A zona glandular ventral restringe-se à superfície dorsal das projeções do bordo velar. O velum ventral é estreito. Apresenta quatro projeções na margem posterior, de cada lado da glote. O suporte espicular é conspicuo. A glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e ligeiramente mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio, a qual em sua porção posterior apresenta uma crista em formato de M recoberta por pequenas pústulas. As coanas são elípticas. A parede anterior da narina é ligeiramente mais alta que a parede posterior, está recoberta por pequenas pústulas e apresenta uma projeção na sua lateral interna. A parede posterior da narina é lisa e também apresenta uma projeção em sua lateral interna. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Quatro papilas pós-nasais estão presentes, duas de cada lado. O par anterior é constituído por

papilas grandes, cônicas e com a margem anterior recoberta por pústulas. As papilas do par posterior são minúsculas, cônicas e também apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. A arena pós-nasal é triangular, curta e ampla, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana triangular, a qual apresenta sua margem superior recoberta por pequenas pústulas. Algumas pústulas estão dispersas na arena pós-nasal. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são grandes, cônicas e apresentam a margem anterior recortada. A arena do teto bucal tem formato ligeiramente quadrangular e é delimitada por quatro papilas de cada lado. Todas são cônicas e lisas, sendo que as papilas anteriores são maiores que as posteriores. O velum dorsal é estreito, curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial conspícua. Duas projeções estão presentes de cada lado do velum dorsal. A zona glandular dorsal é bem conspícua e ocupa quase que toda a superfície do velum dorsal. Várias pústulas encontram-se dispersas na região posterior ao velum dorsal.

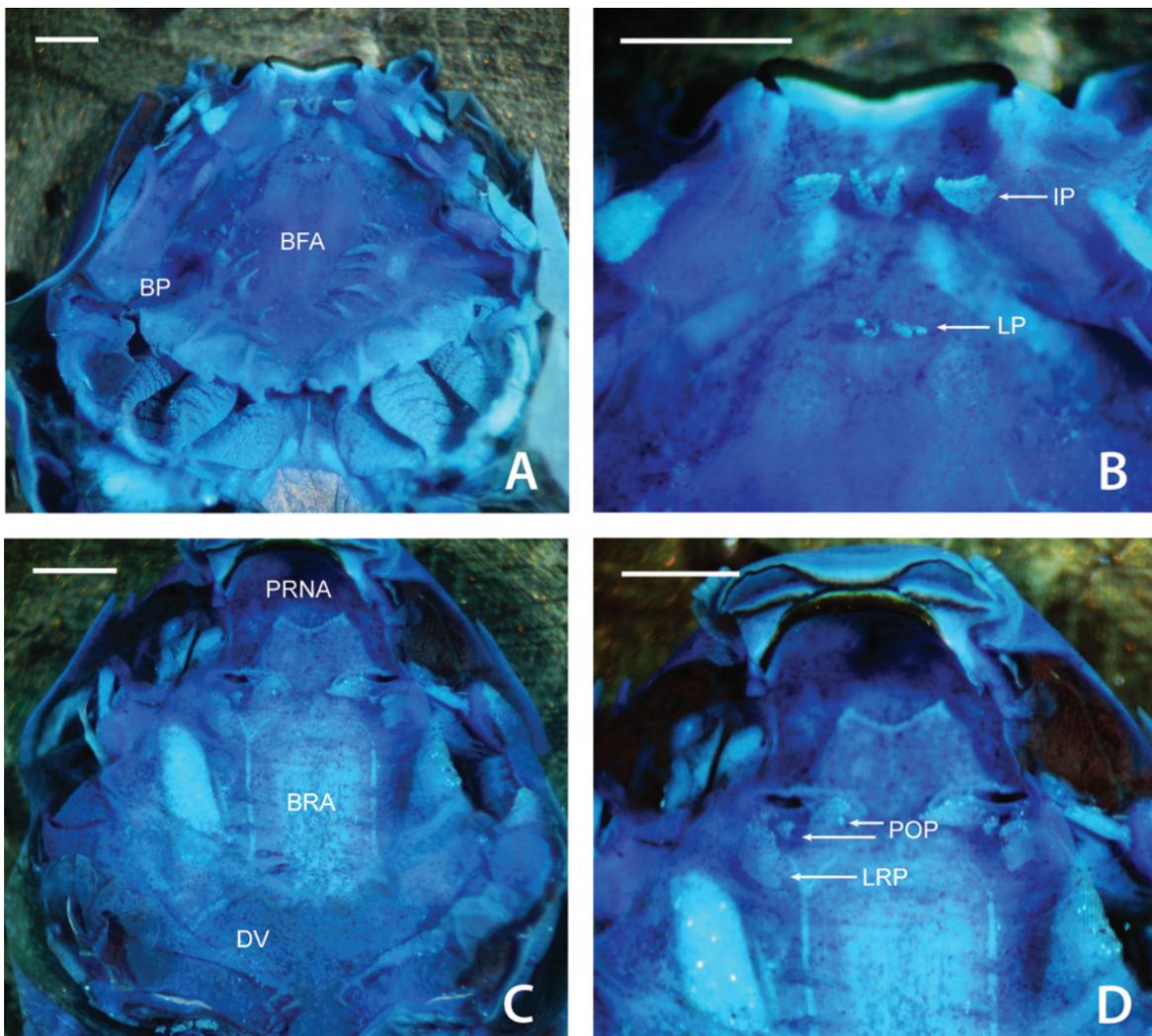


Figura 23. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus mystacinus*, estágio 39 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 24)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem com a mesma largura dos corpos. O espaço entre os corpos tem formato de “U”. A região dorsal dos corpos é ligeiramente mais larga. Uma projeção ventrolateral mediana está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral larga. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares, têm o mesmo tamanho e ligeiramente mais largas que os corpos. O *processus dorsalis* posterior tem tamanho mediano, é cônico, estreito e com o ápice dirigido para trás. Não apresenta adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 20% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são praticamente regulares e apresentam uma pequena projeção triangular anterolateralmente. As margens laterais são ligeiramente convexas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,6. O *processus lateralis trabeculae* é triangular e pouco proeminente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma estreita separação em formato de “V”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação pequena e cônica localizada na região central. No estágio 36 a fenestra basicranial está aberta. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. São circulares e têm praticamente o mesmo tamanho. A fontanela frontoparietal é grande e retangular, com a margem anterior levemente triangular. É mais estreita na região mediana e expandida entre as cápsulas óticas. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais, estas últimas estão cobertas por uma delgada placa cartilaginosa. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* bem condrificado de onde se projeta uma *taenia tecti medialis* larga que se encontra com a *taenia tecti transversalis* de mesma largura. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral quase não é possível visualizar a abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo. As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 28% do comprimento do condrocrânio.

A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* é grande, estreito, cônico e encosta-se à curvatura posterior do palatoquadrado. O *p. posterolateralis* é ligeiramente mais largo e tem pouco mais da metade do tamanho do *p. anterolateralis*. É triangular e tem a base ampla. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro tem metade do tamanho do segundo, ambos são circulares.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente semicircular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de quase 90° com

o eixo médio do condrocânio. A curvatura posterior do palatoquadrado alcança o ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente, de base ampla e em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* é pouco proeminente, apresentando-se como uma pequena expansão triangular. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem 2/3 da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior ligeiramente côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares. A margem anterior é convexa e a posterior côncava. As margens laterais são curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral não estão fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta e tem a mesma largura dos elementos da infrarrostral. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo e é paralela aos elementos da infrarrostral. Sua margem anterior é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem praticamente a mesma largura e comprimento que a *pars reuniens*. Ambas são cilíndricas. O *processus urobranchialis* tem pouco mais da metade do comprimento e 2/3 da largura da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Sua margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* tem 2/3 do comprimento e pouco mais da metade da largura do anterior. É triangular e o ápice em formato de gancho está dirigido medialmente. O *p. anterior hyalis* é triangular e apresenta o ápice arredondado dirigido anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* tem o mesmo tamanho e largura do anterior, é triangular, abaulado e o ápice arredondado está dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas não estão fusionadas. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U”. As cestas branquiais têm o mesmo comprimento e largura. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e totalmente cobertas por projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular, baixo e de base ampla e com o ápice em formato de gancho dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

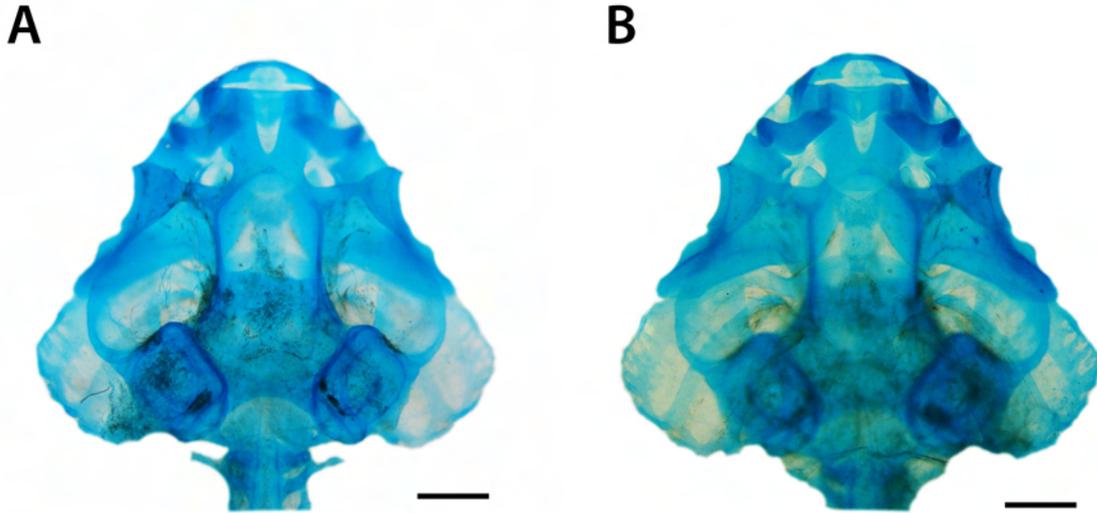


Figura 24. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus mystacinus*. A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 37 (Gosner, 1960). Escala 1,0 mm.

***Leptodactylus mystacinus* (Burmeister, 1861) – Material 2**

Morfologia Bucal Interna (Figura 25)

Assoalho bucal: Quatro papilas infralabiais estão presentes. As papilas do par externo são cônicas, mais largas, porém mais baixas que as papilas do par interno e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. As papilas do par interno são cônicas e apresentam as bases fusionadas. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por seis papilas de cada lado, as quais são cônicas, lisas e de tamanhos variados. As papilas anteriores são maiores que as localizadas posteriormente. Lateralmente, nos limites anteriores do velum ventral, podem estar presentes duas a três papilas pequenas. Cerca de 30 pústulas estão dispersas na arena do assoalho bucal. Quatro a cinco papilas pequenas e cerca de 20 pústulas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. O velum ventral é estreito. Apresenta cinco projeções na margem posterior, de cada lado da glote.

Teto bucal: Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio, a qual em sua porção mediana apresenta uma crista retangular, a qual apresenta seu ápice recoberto por pequenas pústulas. As coanas são elípticas. A parede anterior da narina é mais alta que a parede posterior, é recoberta por pequenas pústulas e apresenta uma projeção medianamente. A parede posterior da narina só apresenta pústulas em sua projeção mediana. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado. Elas são altas, cônicas e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas.

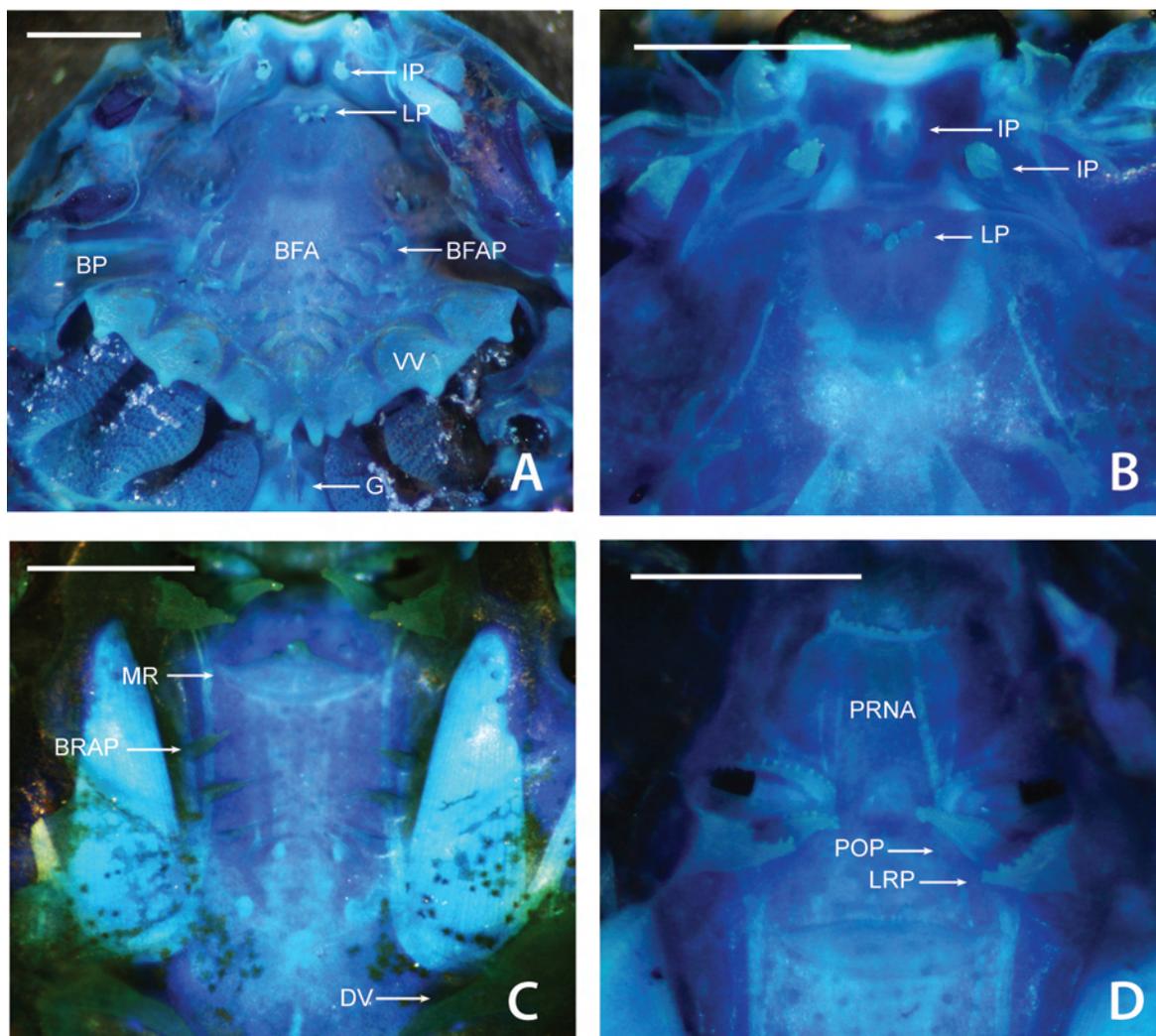


Figura 25. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus mystacinus*, estágio 37 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; G = glote; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papila lateral da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 26)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem ligeiramente mais estreita que os corpos. Logo acima do *processus dorsalis* posterior está presente uma adostril pequena e oval. O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 21% do comprimento do condrocrânio. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,9. No estágio 36 a fenestra basicranial está fechada. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. O primeiro é menor, ambos são circulares. As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 26% do comprimento do condrocrânio. O *p. posterolateralis* é ligeiramente mais largo e tem

1/3 do tamanho do *p. anterolateralis*. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro tem 1/3 do tamanho do segundo, ambos são circulares. O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente retangular. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 90° com o eixo médio do condrocânio. A curvatura posterior do palatoquadrado se estende ligeiramente além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. Os elementos da infrarrostral são fusionados apenas por uma estreita faixa na porção posterior da cartilagem infrarrostral.

Aparelho Hiobranquial

O *processus urobranchialis* tem metade da largura e do comprimento da cópula II. É cônico. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* é triangular com o ápice voltado para frente. O *p. anterior hyalis* é amplo, tem a mesma largura do *p. anterolateralis*, mas é duas vezes mais comprido. É triangular e seu ápice está dirigido anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* tem o dobro da largura do anterior, é triangular, abaulado e o ápice arredondado está dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas em uma estreita porção na região posterior. As cestas branquiais são mais largas que compridas.

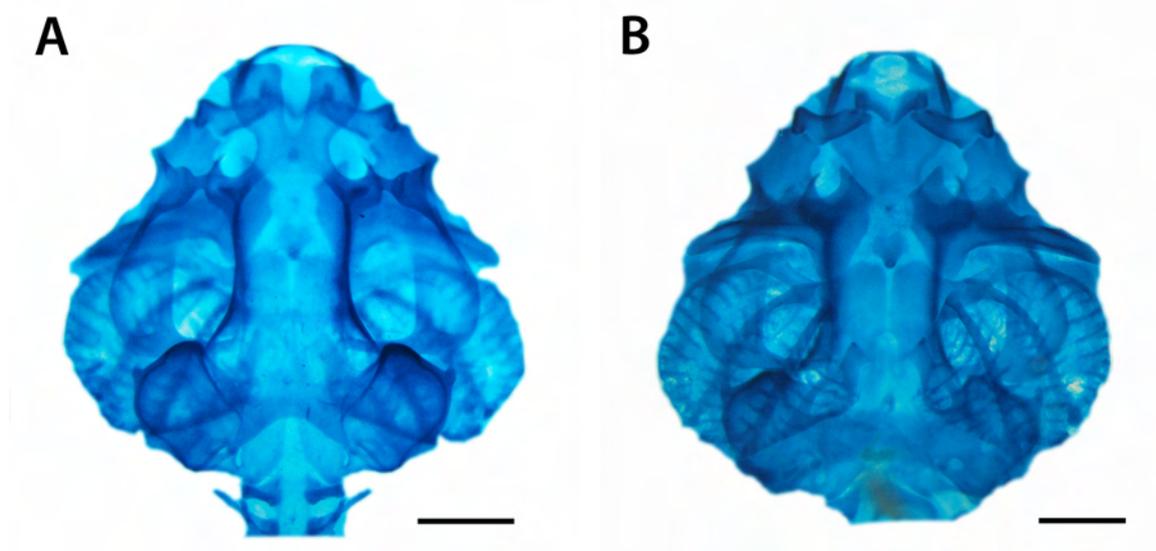


Figura 26. Condrocânio da larva de *Leptodactylus mystacinus*. A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 36 (Gosner, 1960). Escala 1,0 mm.

Leptodactylus natalensis Lutz, 1930

Morfologia Bucal Interna (Figura 27)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiais. As papilas do par externo são menores, cônicas e com a margem anterior recoberta por pústulas. As papilas do par interno são cilíndricas, com a margem anterior recoberta por pústulas e podem apresentar o ápice recortado. O rudimento lingual é circular e não apresenta papilas linguais. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por sete papilas altas e cônicas de cada lado. Algumas papilas menores encontram-se dispersas entre estas, muitas vezes perfazendo um total de dez a onze papilas de cada lado. Cerca de seis a sete papilas, de tamanhos variados, agrupam-se lateralmente nos limites anteriores do velum ventral. Cerca de 20 pústulas estão dispersas na arena do assoalho bucal. No limites anteriores do velum ventral cerca de 10 pústulas estão presentes. As bolsas bucais são rasas, estreitas e estão dispostas transversalmente. Quatro papilas e cerca de 15 pústulas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. A zona glandular ventral é pouco conspícua e restringe-se a superfície dorsal das projeções do bordo velar. O velum ventral é muito estreito. Apresenta quatro a cinco projeções na margem posterior, de cada lado da glote. O suporte espicular é levemente conspícua. A glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio, a qual em sua porção posterior apresenta uma crista retangular recoberta por pústulas e com o ápice recortado. As coanas são elípticas. A parede anterior da narina é mais alta que a posterior, está recoberta por pequenas pústulas e apresenta uma projeção medianamente. A parede posterior da narina é lisa. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Uma papila pós-nasal está presente de cada lado. Elas são cônicas e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. A arena pós-nasal é triangular, curta e estreita, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana quadrangular e estreita, a qual apresenta seu ápice recoberto por pequenas pústulas. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são cônicas e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. A arena do teto bucal é triangular e delimitada por quatro a cinco papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas e de tamanhos variados. Cerca de 20 pústulas encontram-se dispersas na arena do teto bucal. O velum dorsal é amplo, levemente curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial estreita. Cerca de 10 pequenas projeções estão presentes no bordo velar, e algumas pústulas estão presentes na região posterior ao velum. A zona glandular dorsal é bem conspícua, e ocupa metade de todo o velum dorsal.

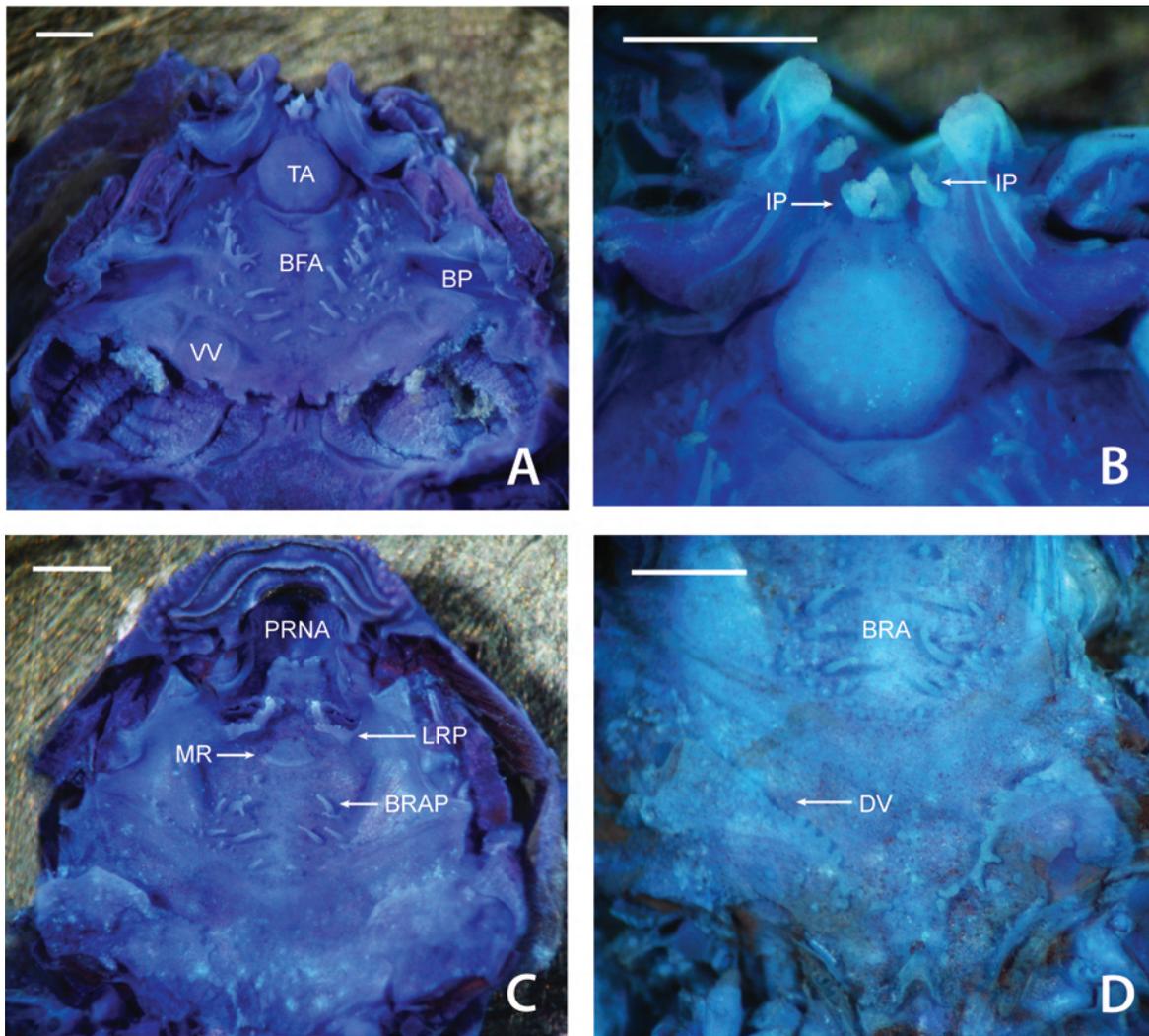


Figura 27. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus natalensis*, estágio 39 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LRP = papila lateral da crista; MR = crista mediana; PRNA = arena pré-nasal; TA = rudimento lingual; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 28)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem ligeiramente mais estreita que os corpos. O espaço entre os corpos tem formato de “U” amplo. Uma projeção ventrolateral pequena está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral estreita. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares e a margem ventral é ligeiramente triangular. Elas têm o mesmo tamanho, porém, são quatro vezes mais largas que os corpos. O *processus dorsalis* posterior tem tamanho mediano, é cônico, estreito e com o ápice dirigido para trás. Não apresenta adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 24% do comprimento do condrocânio. Suas margens anteriores são regulares e bastante inclinadas. As margens laterais são côncavas na região posterior e convexas na anterior. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 2,4. O *processus lateralis trabeculae* não está presente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma estreita separação em formato de “U”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação pequena e esférica localizada na região central. No estágio 37 a fenestra basicranial está aberta. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. São ovais e têm praticamente o mesmo tamanho. A fontanela frontoparietal é grande e retangular, sendo pouco expandida entre as cápsulas óticas. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* pouco condrificado e anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral é possível visualizar metade da abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 24% do comprimento do condrocânio. A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* é ligeiramente maior e mais estreito que o *p. posterolateralis*. Ambos são triangulares. Uma grande e estreita *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. Têm praticamente o mesmo tamanho e são circulares. O exoccipital apresenta ponto de ossificação logo atrás do *f. jugulare*.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente semicircular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital abaixo da margem posteroventral do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 65° com o eixo médio do condrocânio. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, ultrapassando a margem anterior das cápsulas óticas. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente, de base ampla e em formato de gancho. Não apresenta o *p. pseudopterygoideus*. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é baixo e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é grande e triangular com o ápice arredondado.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior com formato de arco amplo e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares e apresentam a porção medial mais estreita. As margens anteromedial e posteromedial são côncavas. As margens laterais são robustas e curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral são fusionados apenas

em uma estreita porção na região central. A cartilagem de Meckel é robusta e mais larga que os elementos da infrarrostral. Sua margem anteromedial é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem o mesmo comprimento, porém, é ligeiramente mais estreita que a *pars reuniens*. Ambas são cilíndricas. O *processus urobranchialis* tem 2/3 do comprimento e 1/3 da largura da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* é pouco diferenciado das ceratohiais, é triangular, largo e com o ápice arredondado. O *p. anterior hyalis* é ligeiramente mais estreito, alto, triangular e com o ápice arredondado dirigido anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* é menor e mais estreito que o anterior, é triangular e o ápice arredondado está dirigido para trás. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas em uma estreita porção anterior e outra posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U” amplo. As cestas branquiais são mais largas que compridas. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e totalmente cobertas por projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular e com o ápice arredondado dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* fechado. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

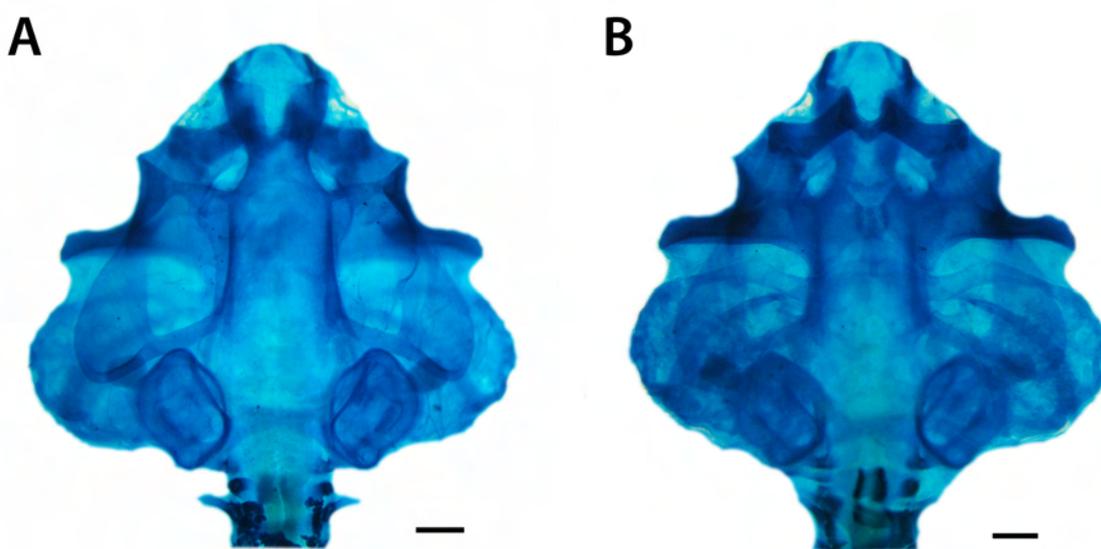


Figura 28. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus natalensis*, estágio 37 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

Morfologia Bucal Interna (Figura 29)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e em sua região anterior, logo atrás da cobertura da mandíbula, podem estar presentes duas protuberâncias esféricas. Estas são baixas e estão localizadas uma de cada lado da abertura bucal. Três papilas infralabiais estão presentes. A papila medial é menor e pode apresentar o ápice bifurcado. As laterais são cônicas e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. Algumas pústulas estão presentes nesta região. Quatro papilas linguais estão presentes. Todas são cônicas e estão dispostas transversalmente. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por 12 a 13 papilas de cada lado. Todas são cônicas, de tamanhos variados e apresentam seus ápices dirigidos para o centro da arena. Lateralmente, nos limites anteriores do velum, estão presentes cerca de sete papilas. Cerca de 20 pústulas estão dispostas na arena do assoalho bucal, principalmente em sua parte posterior. As bolsas bucais são profundas, largas e dispostas transversalmente. A região anterior às bolsas bucais contém quatro papilas e cerca de 10 pústulas. A zona glandular ventral está restrita às projeções do bordo velar. O velum ventral é estreito, apresenta seis projeções na margem posterior, de cada lado da glote. O suporte espicular está ligeiramente conspícuo. A glote encontra-se descoberta e está ligeiramente inclinada no sentido anteroventral.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal retangular. Em sua porção posterior, à frente das coanas destaca-se uma crista em formato de “M” amplo, recoberta por pustulações. As coanas são elípticas e estão orientadas transversalmente. A parede anterior da narina é bem mais alta que a parede posterior está recoberta por pequenas pústulas. Quatro papilas pós-nasais estão presentes, duas de cada lado. As papilas anteriores são maiores e as posteriores estão localizadas logo atrás destas. Todas são cônicas, com a margem anterior serrilhada e ápices dirigidos para o encontro das arenas pré e pós-nasais. A arena pós-nasal é triangular, curta e estreita, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana estreita, semicircular e com ápice recoberto por pústulas. Algumas pústulas estão presentes na arena pós-nasal. Lateralmente às papilas pós-nasais está presente um par de papilas laterais da crista. As quais são maiores que as papilas pós-nasais, apresentam três ramificações, as duas posteriores apresentam algumas pústulas na superfície, a anterior apresenta a borda anterior serrilhada. A arena do teto bucal é oval, sendo delimitada por 13 papilas de cada lado, de formato cônico, tamanhos variados e com ápices voltados para o centro da arena. Cerca de 50 pústulas encontram-se dispersa na arena do teto bucal. A zona glandular é bem conspícua, ocupando cerca de 2/3 do velum dorsal. O velum dorsal é amplo, ocupando cerca de 1/3 de todo o teto bucal, curvado a partir da linha média e com uma estreita interrupção medial. O bordo velar apresenta seis projeções pouco conspícuas e cinco projeções mais altas próximas à interrupção medial. A porção inferior e posterior do velum dorsal é altamente pustulada. A zona glandular dorsal ocupa 2/3 de toda a superfície velar.

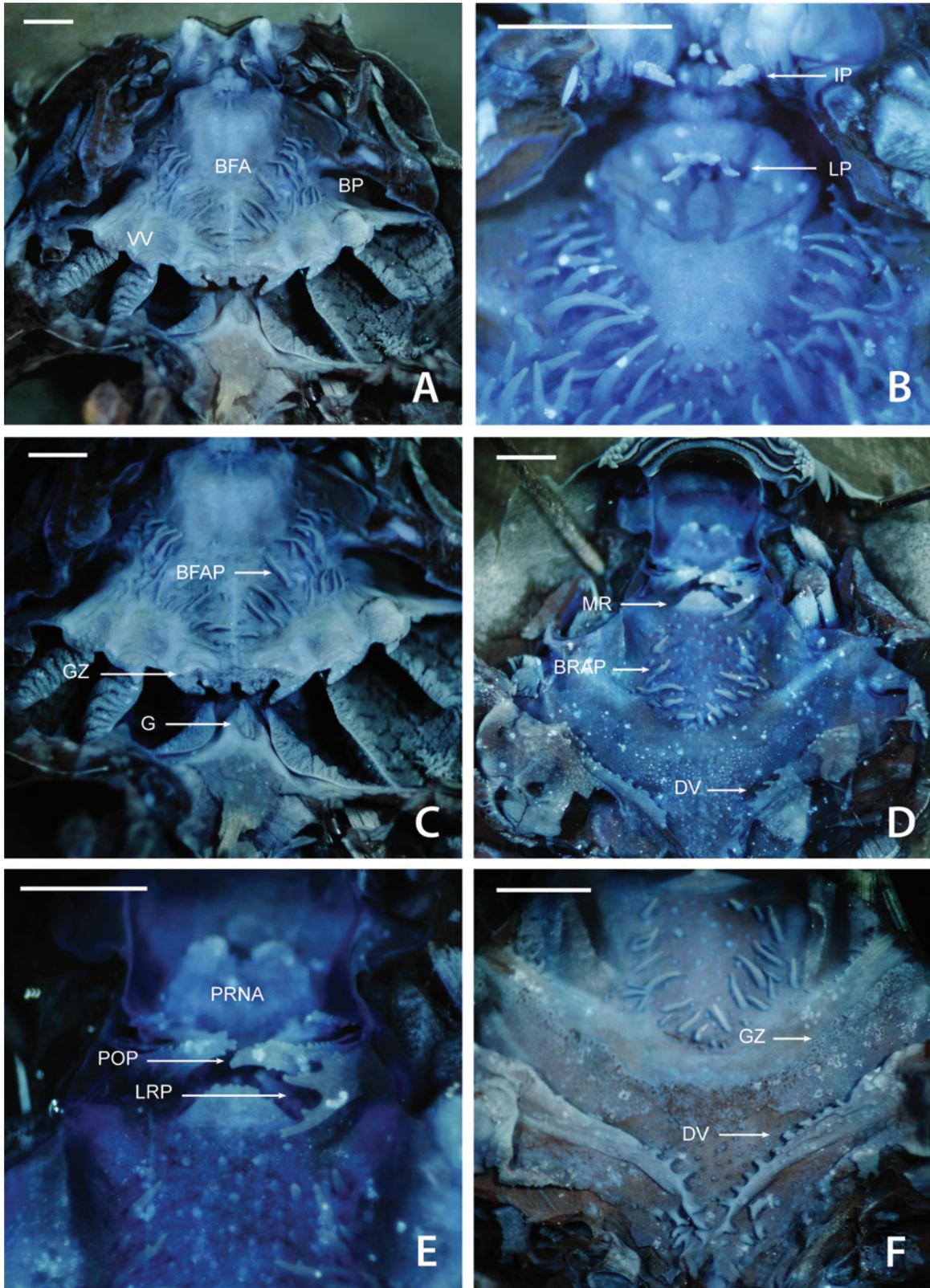


Figura 29. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus ocellatus*, estágio 36 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-C) e Teto bucal (D-F). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; G = glote; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 30)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem com metade da largura dos corpos. O espaço entre os corpos tem formato de arco amplo, semicircular. Os corpos são ligeiramente mais estreitos em sua porção mediana. Uma projeção ventrolateral pequena e triangular está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral de largura média. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares, ligeiramente menores e mais largas que os corpos. O *processus dorsalis* posterior é pequeno, cônico, estreito e com o ápice dirigido para trás. Não apresenta adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 22% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são praticamente regulares e apresentam uma leve inclinação. As margens laterais são ligeiramente convexas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,7. O *processus lateralis trabeculae* não está presente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma ampla separação em formato de “V”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação pequena e esférica localizada na região central. No estágio 36 a fenestra basicranial está aberta. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. São circulares e o segundo é maior. A fontanela frontoparietal é grande e retangular, com a margem anterior levemente arredondada. É mais estreita na região anterior e expandida entre as cápsulas óticas. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* bem condrificado de onde se projeta uma *taenia tecti medialis* larga que se encontra com a *taenia tecti transversalis* de mesma largura. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral quase não é possível visualizar a abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são circulares e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 22% do comprimento do condrocrânio. A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* é estreito e ligeiramente maior que o *p. posterolateralis*, é ligeiramente mais largo e tem pouco mais da metade do tamanho do *p. anterolateralis*. São triangulares e com o ápice arredondado. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro é ligeiramente menor, ambos são circulares.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente retangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de cerca de 80° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, ultrapassando a margem

anterior da cápsula ótica. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente, de base ampla e em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem 2/3 da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior ligeiramente côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares e sua porção medial é mais estreita. A margem anterior é convexa e a posterior côncava. As margens laterais são robustas e curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral são fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta mais larga que os elementos da infrarrostral. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo e é paralela aos elementos da infrarrostral. Sua margem anterior é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem 2/3 da largura e do comprimento da *pars reuniens*. Ambas são cilíndricas. O *processus urobranchialis* é minúsculo e cônico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Sua margem anterolateral apresenta um processo lateral semicircular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* é pouco conspícuo. O *p. anterior hyalis* é grande, amplo, triangular e apresenta o ápice dirigido para frente. O *p. posterior hyalis* é mais estreito e baixo que o anterior, é triangular e apresenta o ápice dirigido para trás. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra e quase que totalmente fusionadas. A divergência posterior entre as placas é minúscula e apresenta formato de “U”. As cestas branquiais têm o mesmo comprimento e largura. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e totalmente cobertas por projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular, baixo e de base ampla e com o ápice em formato de gancho dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* fechado. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

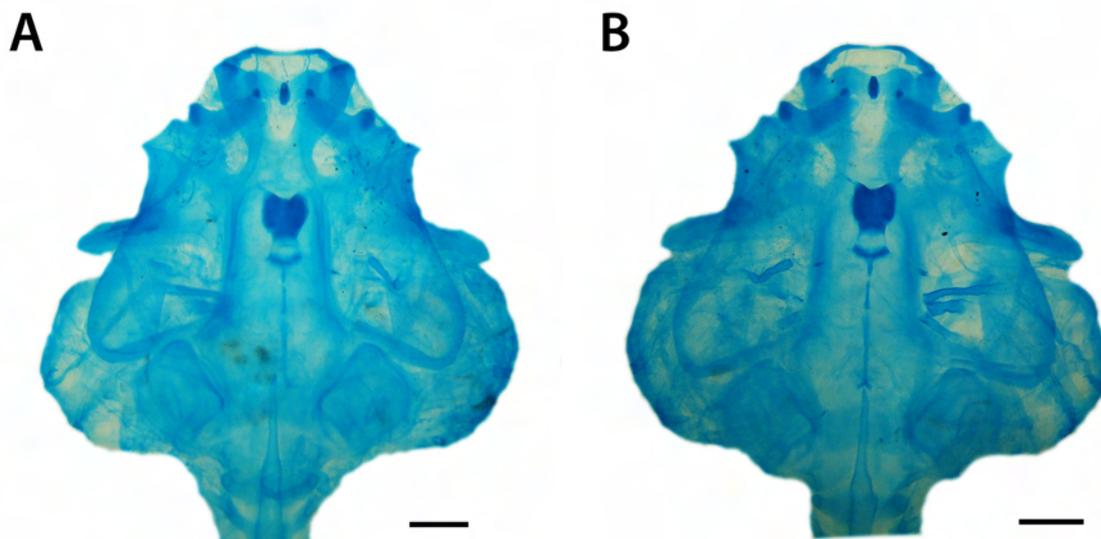


Figura 30. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus ocellatus*, estágio 36 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

***Leptodactylus* aff. *ocellatus* (Linnaeus, 1758) – Material 3**

Morfologia Bucal Interna (Figura 31)

Assoalho bucal: Cinco papilas infralabiais estão presentes. As anteriores são cilíndricas com os ápices arredondados, a papila medial é cilíndrica e minúscula. As papilas póstero-laterais não têm formato definido, são ramificadas e algumas pustulações. Três papilas linguais estão presentes. Todas são cilíndricas, as duas papilas póstero-laterais são menores que a medial, que é larga e comprimida no sentido póstero-anterior. Lateralmente, nos limites do velum, estão presentes cerca de 10 papilas. Cerca de 60 pústulas estão dispersas uniformemente por toda a arena do assoalho.

Teto bucal: A parede anterior da narina é mais alta que a parede posterior, é triangular e apresenta a margem pustulada. Quatro papilas pós-nasais estão presentes, duas de cada lado, as papilas mediais são bem maiores que as localizadas lateralmente. Todas são cônicas e apresentam pustulações, os ápices estão voltados para a arena pré-nasal. A arena pós-nasal é triangular, curta e ampla, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana estreita, triangular com a margem irregular. Póstero-lateralmente às papilas pós-nasais estão presentes um par de papilas laterais da crista. Estas são de mesmo tamanho que as papilas pós-nasais mediais, porém, mais largas e podem apresentar até três ramificações. Cerca de 40 pústulas encontram-se dispersas na arena do teto bucal, destas quatro localizadas na parte anterior da arena são maiores. O velum dorsal é amplo, levemente curvado a partir da linha média, com uma interrupção medial pouco distinta. O bordo velar apresenta oito projeções, sendo as posteriores mais conspícuas. A zona glandular dorsal ocupa cerca de 2/3 de todo o velum dorsal.

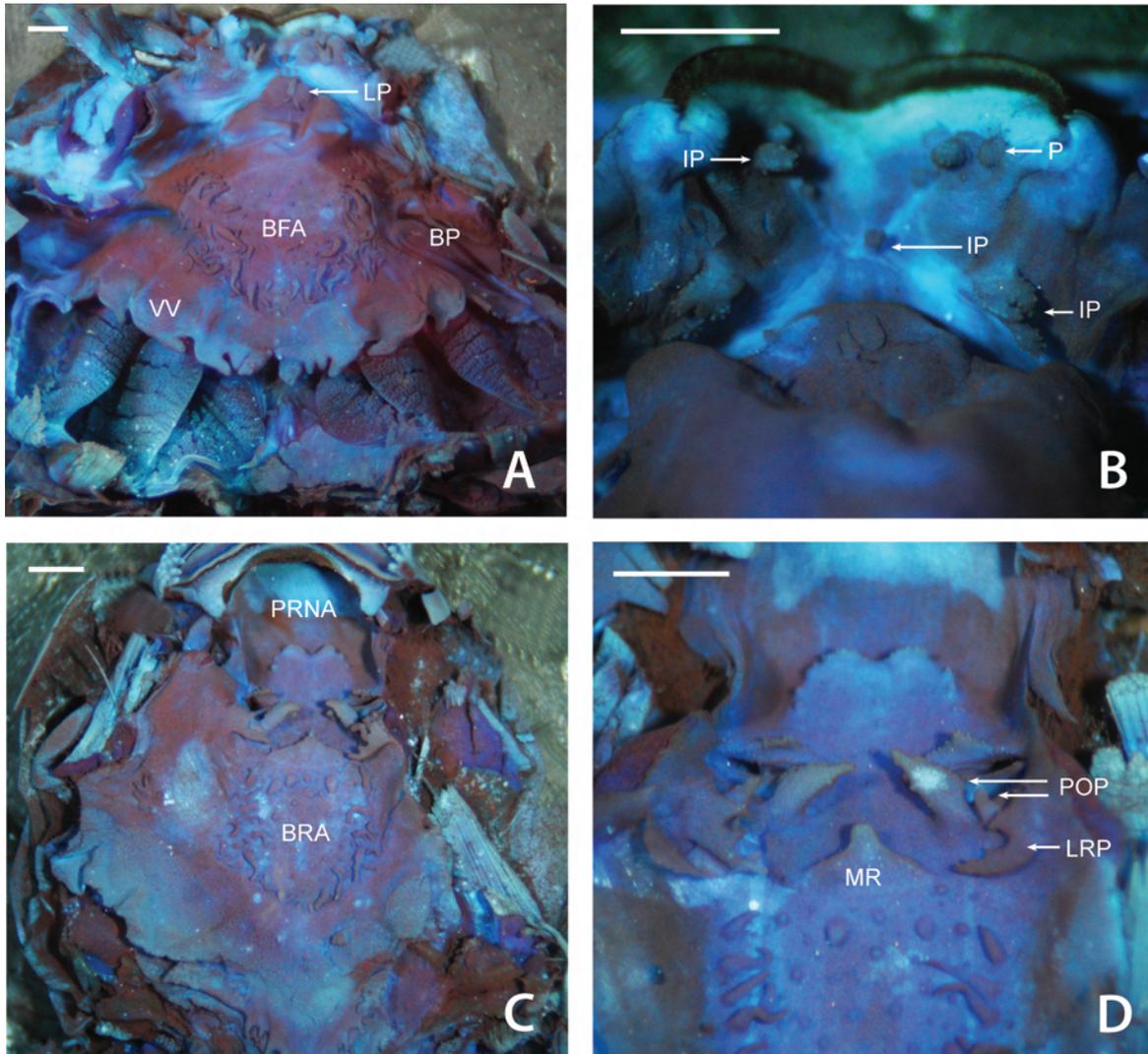


Figura 31. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus* aff. *ocellatus*, estágio 38 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; P = protuberâncias esféricas; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 33, A - B)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem ligeiramente mais estreita que os corpos. As alas são retangulares, ligeiramente menores e tem o triplo da largura dos corpos. O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 23% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são praticamente regulares, apresentam uma leve inclinação e uma pequena projeção triangular está presente na margem anterolateral. As margens laterais são retas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,8. A placa etmoidal não apresenta ornamentações. No estágio 38 a fenestra basicranial está aberta. A fontanela frontoparietal é grande e retangular, com a margem anterior levemente arredondada. É mais estreita na região anterior e expandida entre as cápsulas

óticas. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* pouco condricado e anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro tem metade do tamanho do segundo, ambos são ovais. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, alcança a margem anterior da cápsula ótica. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* tem tamanho mediano e é triangular. A cartilagem de Meckel é robusta e ligeiramente mais estreita que os elementos da infrarrostral.

Aparelho Hiobranquial

A divergência posterior entre as placas hipobranquiais é minúscula e apresenta formato de “V”. Um conspícuo *p. branchialis anterior* amplo, baixo e triangular, está presente na margem anterior da ceratobranquial I.

***Leptodactylus* aff. *ocellatus* (Linnaeus, 1758) – Material 4**

Morfologia Bucal Interna (Figura 32)

Assoalho bucal: Quatro papilas linguais estão presentes, todas são cilíndricas e de mesmo tamanho. As papilas centrais estão situadas ligeiramente à frente das papilas laterais, na porção posterior do rudimento lingual. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por 10 a 12 papilas de cada lado, as quais são cônicas, lisas e de tamanhos variados. As papilas mediais são maiores que as localizadas anterior e posteriormente. Lateralmente, nos limites anteriores do velum, estão presentes 11 a 13 papilas. Cerca de 60 pústulas estão dispersas uniformemente na arena do assoalho bucal. As bolsas bucais são estreitas e profundas e estão dispostas ligeiramente oblíquas em relação ao eixo médio do corpo. Quatro a cinco papilas e cerca de 10 pústulas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. A zona glandular ventral é estreita, restringindo-se à superfície dorsal das projeções do bordo velar. O velum ventral é estreito. Apresenta cinco projeções na margem posterior, de cada lado da glote.

Teto bucal: A parede anterior da narina é bem mais alta que a parede posterior, é recoberta por pequenas pústulas e mais alta em sua porção medial. A parede posterior é lisa. Quatro papilas pós-nasais estão presentes, duas de cada lado. O par anterior é composto por papilas cônicas, grandes e com a margem anterior recoberta por pústulas. As outras duas papilas são bem menores, também são cônicas e estão recobertas por pequenas pústulas. A arena pós-nasal é triangular, curta e ampla, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana triangular, a qual apresentam seu ápice recortado. Algumas pústulas encontram-se dispersas na arena pós-nasal. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são grandes em forma de quela e apresentam a margem anterior recoberta por algumas pústulas. A arena do teto bucal tem formato oval e é delimitada por 11 a 12 papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas e de

tamanhos variados. Na região frontal da arena do teto bucal, logo atrás da crista mediana, estão presentes algumas pústulas e quatro papilas pequenas. O velum dorsal é amplo, curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial ampla. Cerca de oito projeções estão presentes de cada lado do velum dorsal.

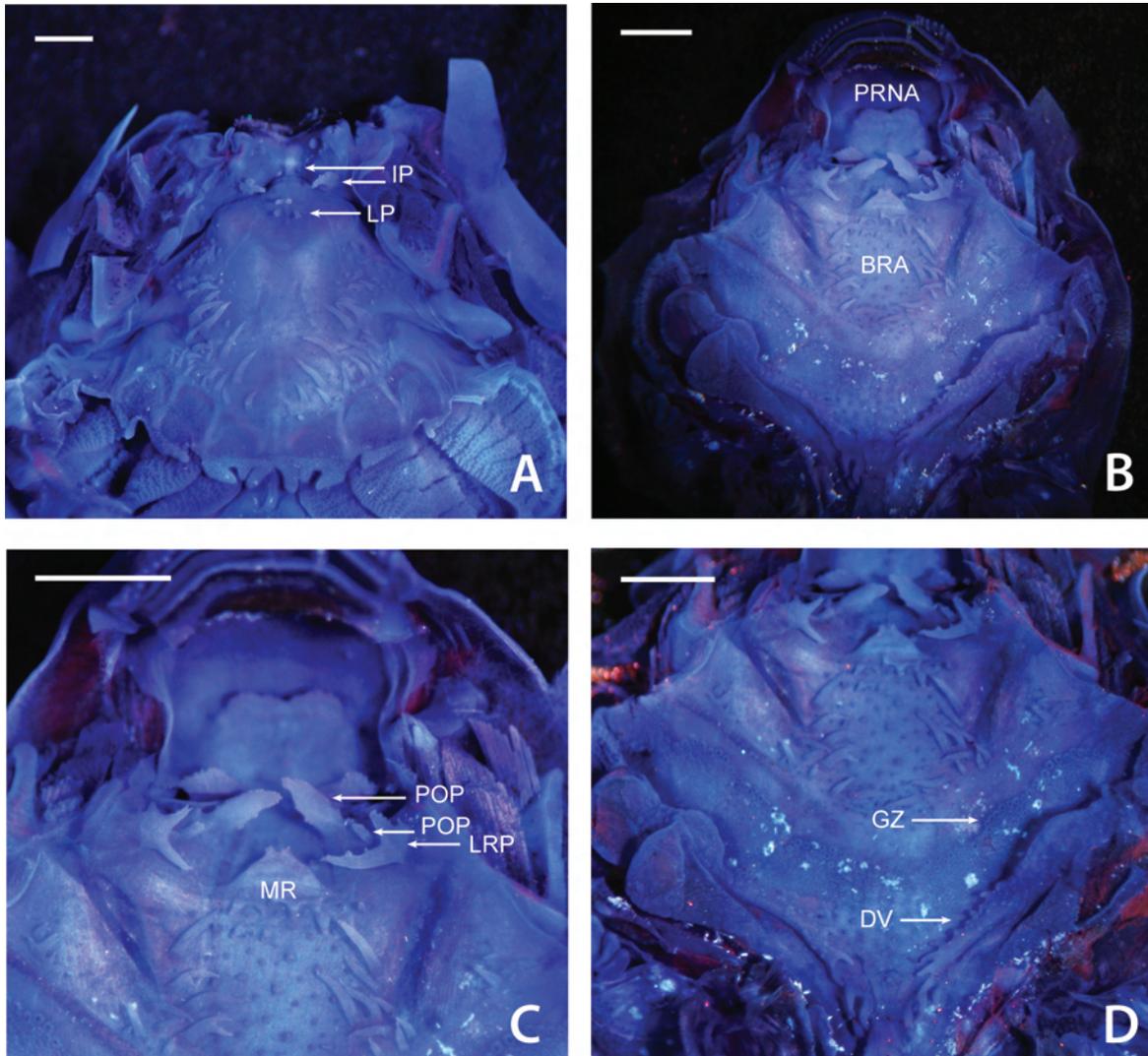


Figura 32. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus* aff. *ocellatus*, estágio 36 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A) e Teto bucal (B-D). BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 33, C-D)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem com $\frac{2}{3}$ da largura dos corpos. As alas são retangulares, ligeiramente menores e três vezes mais largas que os corpos. O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 23% do comprimento do condrocrânio. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior

é igual a 1,9. As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 24% do comprimento do condrocrânio. O *processus anterolateralis* é mais largo e três vezes maior que o *posterolateralis*. É triangular e o ápice arredondado quase alcança a curvatura posterior do palatoquadrado. O exoccipital apresenta pontos de ossificação logo atrás do *f. jugulare*. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, alcançando a margem anterior da cápsula ótica. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico.

Aparelho Hiobranquial

A cópula II tem 2/3 da largura e é ligeiramente mais comprida que a *pars reuniens*. A *par reuniens* é retangular e a cópula II cilíndrica. O *processus urobranchialis* é minúsculo e tem 1/3 da largura da cópula II. É cilíndrico. As placas hipobranquiais estão muito próximas uma da outra mas, não estão fusionadas. A divergência posterior entre as placas é minúscula e apresenta formato de “V”. As cestas branquiais são mais largas que compridas.

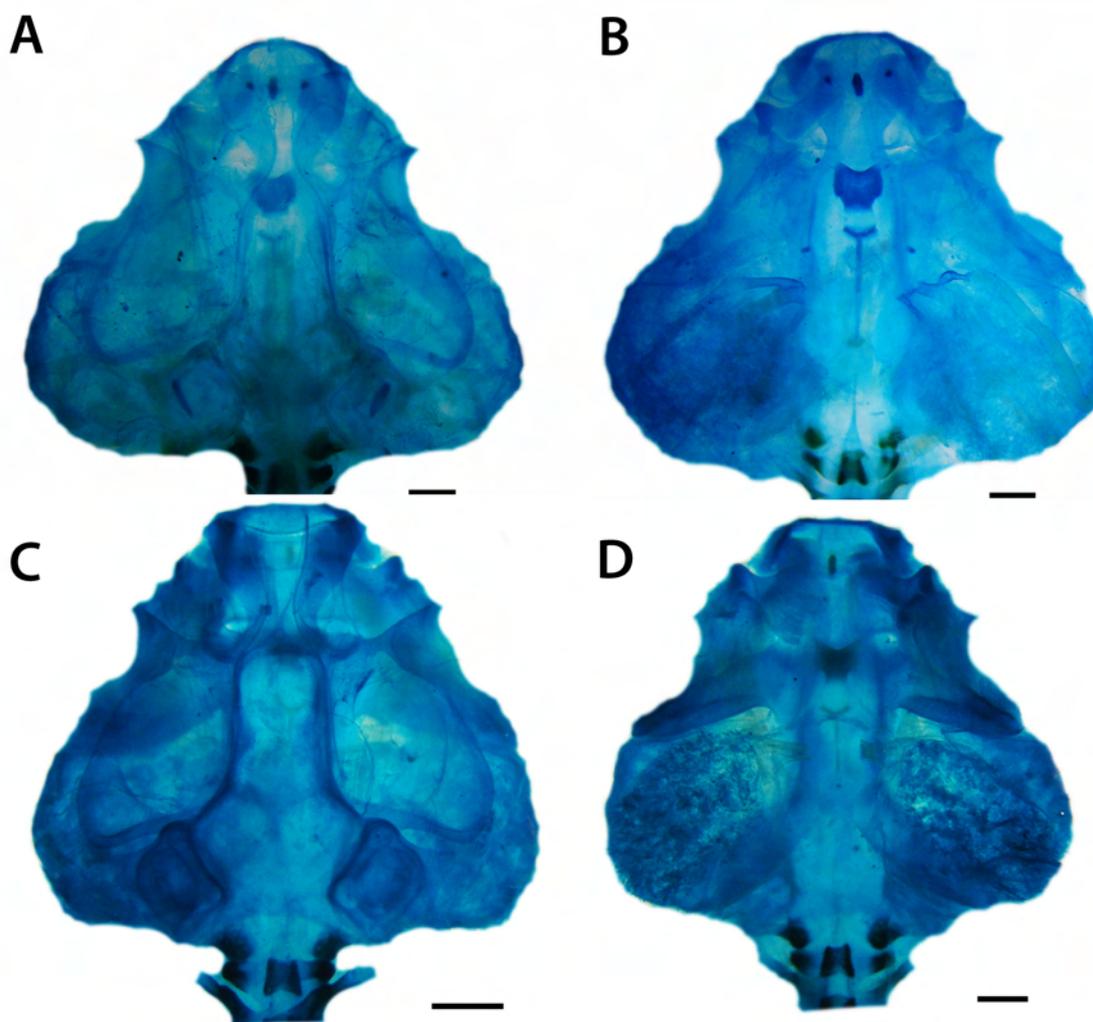


Figura 33. Condrocrânios das larvas de *Leptodactylus ocellatus*. Material 3: A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 38 (Gosner, 1960); Material 4: C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 38. Escala 1,0 mm.

***Leptodactylus petersii* (Steindachner, 1864)**

Morfologia Bucal Interna

A anatomia bucal interna de *Leptodactylus petersii* foi descrita por Miranda & Ferreira (2009).

Condrocrânio (Figura 34)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem ligeiramente mais estreita que os corpos. Os corpos são estreitos. O espaço entre os corpos tem formato de arco amplo, trapezoidal. Uma projeção ventrolateral triangular e de tamanho mediano, está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral estreita. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares e a margem ventral é triangular. Elas têm o mesmo tamanho, porém, são quatro vezes mais largas que os corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, cônico, estreito e com o ápice dirigido para trás. As adostrais são pequenas e retangulares.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 18% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores apresentam pequenas ondulações. As margens laterais são côncavas na região posterior e retas na anterior. Uma projeção triangular e pequena está presente na margem anterolateral de cada *cornua*. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 2,1. O *processus lateralis trabeculae* é arredondado e pouco conspicuo. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma estreita separação em formato de “U”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação pequena e esférica localizada na região central. No estágio 36 a fenestra basicranial está aberta. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. São circulares e o segundo é maior. A fontanela frontoparietal é grande e retangular, sendo pouco expandida entre as cápsulas óticas. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* bem condrificado de onde se projeta uma *taenia tecti medialis* larga que se encontra com a *taenia tecti transversalis* de mesma largura. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral quase não é possível visualizar a abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo. As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 32% do comprimento do condrocrânio. A crista parótica é estreita, o *p. anterolateralis* é minúsculo e o *p. posterolateralis* não está presente. Uma grande e estreita *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro é

oval e tem metade do tamanho do segundo, que é circular.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente semicircular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital abaixo da margem posteroventral do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de quase 70° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do palatoquadrado ultrapassa o ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital e alcança 1/3 do comprimento das cápsulas óticas. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* pouco proeminente, em formato de gancho. Não apresenta o *p. pseudopterygoideus*. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é baixo e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é mediano e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior com formato de arco amplo e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares e apresentam a porção lateral mais larga. A margem anteromedial é praticamente reta e a posteromedial côncava. As margens laterais são robustas e curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral são fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta e mais estreita que os elementos da infrarrostral. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo. Sua margem anterior é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventomedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem o mesmo comprimento, porém, é ligeiramente mais estreita que a *pars reuniens*. O *processus urobranchialis* tem metade da largura e 2/3 do comprimento da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. A margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* é baixo, triangular, largo e com o ápice dirigido anteromedialmente. O *p. anterior hyalis* é quase três vezes maior, de mesma largura, é triangular e o ápice arredondado está dirigido anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* é menor e mais estreito que o anterior, é triangular e o ápice arredondado está dirigido lateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas na metade posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U” amplo. As cestas branquiais são mais largas que compridas. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas, que só apresentam projeções no terço posterior. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular e com

o ápice arredondado dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* fechado. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

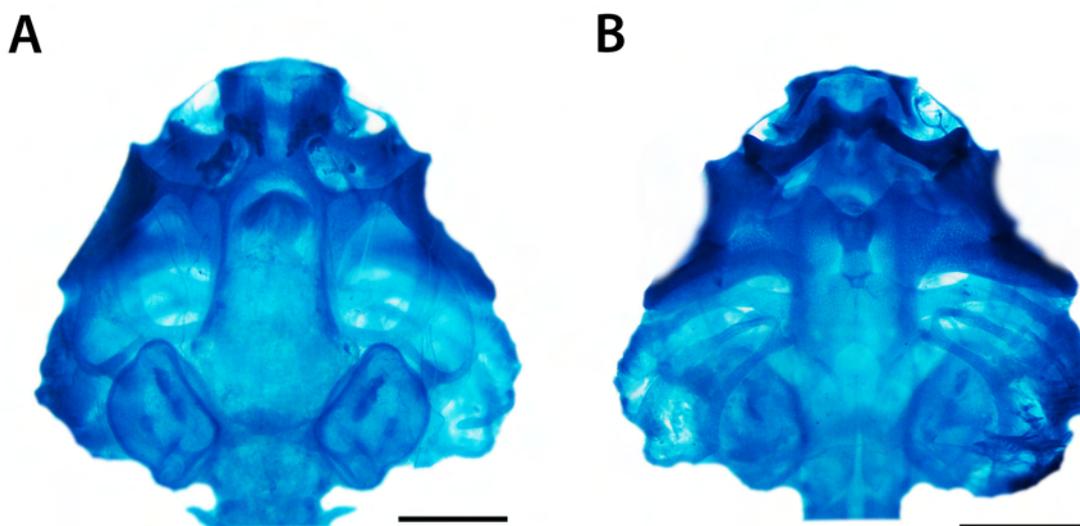


Figura 34. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus petersii*. A - vista dorsal e B - vista ventral, estágio 36 (Gosner, 1960).

Leptodactylus podicipinus (Cope, 1862) - Material 1

Morfologia Bucal Interna (Figura 35)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e em sua região anterior, logo atrás da cobertura da mandíbula, podem estar presentes duas protuberâncias esféricas. Estas são baixas e estão localizadas uma de cada lado da abertura bucal. Três papilas infralabiais estão presentes. A papila localizada medialmente é alta, cilíndrica e com ápice ligeiramente ramificado. As duas papilas laterais são cônicas, mais baixas que a central, lisas e com ápices arredondados. Nenhuma papila lingual está presente. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por sete a oito papilas de cada lado, de tamanhos variados, sendo o último par constituído de papilas muito menores que as outras. Todas são cônicas e apresentam seus ápices dirigidos para o centro da arena. Cerca de 12 papilas estão presentes póstero-lateralmente à arena do assoalho bucal, logo atrás da margem posterior das bolsas bucais. Cerca de 25 pústulas estão dispostas na arena do assoalho bucal, principalmente em sua parte posterior. As bolsas bucais são profundas, estreitas e dispostas transversalmente. A região anterior às bolsas bucais contém três papilas e cerca de 10 pústulas. A zona glandular ventral está restrita ao terço posterior do velum ventral e às projeções do bordo velar. O velum ventral é estreito, apresenta sete projeções

na margem posterior, de cada lado da glote. O suporte espicular está ligeiramente conspícuo. A glote encontra-se descoberta e está ligeiramente inclinada no sentido anteroventral.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal retangular. Em sua porção posterior, à frente das coanas destaca-se uma crista retangular recoberta por pustulações, acompanhada por duas pústulas de cada lado. As coanas são elípticas e estão orientadas transversalmente. A parede anterior da narina é mais alta que a parede posterior e está recoberta por pequenas pústulas. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado, longas e cônicas, com a margem anterior serrilhada e ápices dirigidos para o encontro das arenas pré e pós-nasais. A arena pós-nasal é triangular, curta e estreita, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana estreita, triangular e com ápice recoberto por pústulas. Cerca de cinco pustulações estão presentes na arena pós-nasal. Lateralmente às papilas pós-nasais está presente um par de papilas laterais da crista. Estas são cônicas, menores que as papilas pós-nasais, porém mais largas. A margem anterior destas papilas é coberta por pústulas e os ápices estão dirigidos para o encontro das arenas pré e pós-nasais. A arena do teto bucal é triangular e delimitada por oito a nove papilas de cada lado, de formato cônico, tamanhos variados e com ápices voltados para o centro da arena. Cerca de 45 pústulas encontram-se dispersas na arena do teto bucal. A zona glandular é bem conspícuo, ocupando cerca de 2/3 do velum dorsal. O velum dorsal é amplo, ocupando cerca de 1/3 de todo o teto bucal, levemente curvado a partir da linha média e com uma interrupção pouco conspícuo. O bordo velar apresenta de seis a sete projeções pouco conspícuas e três projeções mais altas próximas à interrupção medial. A porção inferior e posterior do velum dorsal é altamente pustulada.

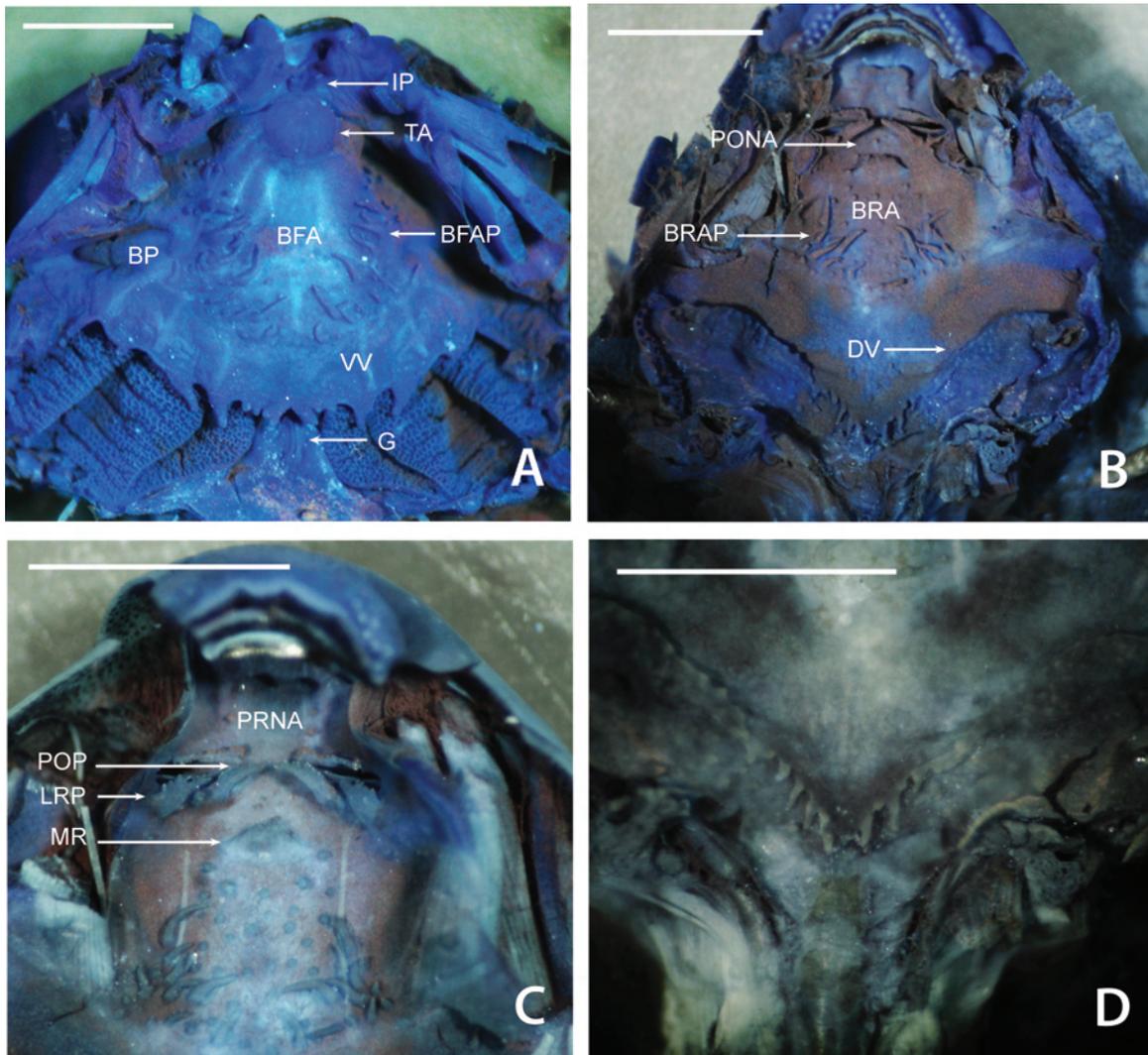


Figura 35. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus podicipinus*, estágio 39 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B e Sudan Black B + Azul de Metileno. Assoalho (A) e Teto bucal (B-D). BFA = arena do assoalho bucal; BFAP = papilas da arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; G = glote; IP = papila infralabial; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; PONA = arena pós-nasal; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; TA = rudimento lingual; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 36, A-B)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem com pouco mais da metade da largura dos corpos. O espaço entre os corpos tem formato de arco amplo, semicircular. Uma projeção ventrolateral triangular e de tamanho mediano, está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral estreita. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares e a margem ventral é triangular. Elas têm o mesmo tamanho, porém, são quatro vezes mais largas que os corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, cônico, estreito e com o ápice dirigido para trás. Não estão presentes as adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 21% do comprimento do condrocânio. Suas margens anteriores são regulares e apresentam uma leve inclinação. As margens laterais são côncavas na região posterior e retas na anterior. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,7. O *processus lateralis trabeculae* não está presente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma separação mediana em formato de “U”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação pequena e esférica localizada na região central. No estágio 38 a fenestra basicranial está fechada. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. São circulares e o segundo é maior. A fontanela frontoparietal é grande e retangular, expandida entre as cápsulas óticas. Está subdividida em uma fontanela frontal e duas parietais. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* pouco condrificado, de onde se projeta a *taenia tecti medialis* que se encontra com a *taenia tecti transversalis*. Ambas têm a mesma largura e são pouco condrificadas. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral é possível visualizar mais de 2/3 da abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais. O primeiro é ligeiramente maior. O *f. troclear* é minúsculo. As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 30% do comprimento do condrocânio. A crista parótica é estreita e só apresenta o *processus anterolateralis*, que é pequeno e triangular. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. Têm praticamente o mesmo tamanho e são ovais. O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente semicircular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital abaixo da margem posteroventral do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 75° com o eixo médio do condrocânio. A curvatura posterior do se estende além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, ultrapassando ligeiramente a margem anterior da cápsula ótica. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* em formato de gancho. Não apresenta o *p. pseudopterygoideus*. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem mais de 2/3 da largura da *pars articularis quadrati* e é cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* tem tamanho mediano, base ampla e é triangular com o ápice arredondado.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares e apresentam a porção lateral mais larga. As margens anteromedial e posteromedial são côncavas. As margens laterais são robustas e curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral são fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta e mais larga que os elementos da infrarrostral. Está orientada perpendicularmente

ao eixo médio do corpo. Sua margem anterior é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II é ligeiramente menor e tem praticamente a mesma largura que a *pars reuniens*. O *processus urobranchialis* tem pouco mais da metade da largura e 2/3 do comprimento da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. A margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* tem 1/3 do tamanho e é ligeiramente mais estreito que o *p. anterior hyalis*. São triangulares e com o ápice arredondado dirigido para frente. O *p. posterior hyalis* é ligeiramente mais largo que o anterior, é triangular, abaulado e com o ápice dirigido lateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas por uma estreita região na porção anterior e outra na porção posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U” amplo. As cestas branquiais são mais largas que compridas. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas, cobertas por projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular, baixo e com o ápice em formato de gancho dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* fechado. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

***Leptodactylus podicipinus* (Cope, 1862) – Material 2**

Morfologia Bucal Interna

A anatomia bucal interna de girinos *Leptodactylus podicipinus*, provenientes de Corumbá - MS, foi descrita por Miranda & Ferreira (2009).

Condrocrânio (Figura 36, C-D)

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 20% do comprimento do condrocrânio. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,8. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma separação estreita em formato de “U”. No estágio 39 a fenestra basicranial está fechada. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 29% do comprimento do condrocrânio. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital abaixo

da margem posteroventral do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 75° com o eixo médio do condrocânio. O *p. muscularis quadrati* tem $2/3$ da largura da *pars articularis quadrati* e é cônico.

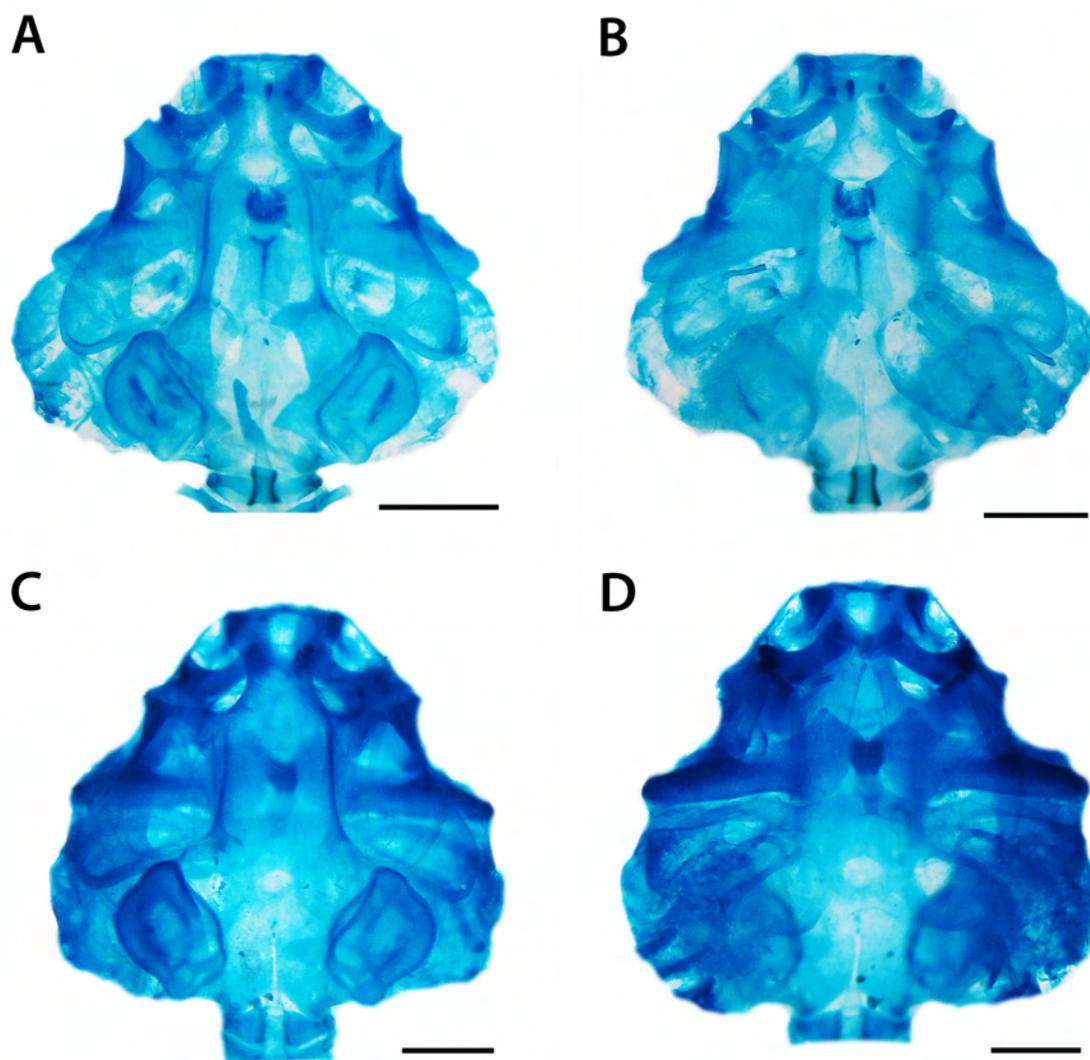


Figura 36. Condrocrânios de larvas de *L. podicipinus*. Material 1: A - vista dorsal e B - vista ventral, estágio 38; Material 2: C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 39. Escala 1,0 mm.

Morfologia Bucal Interna (Figura 37)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiais. O par medial é composto por papilas altas, estritas, cônicas e com as bases fusionadas. As papilas laterais têm a base ampla, formato ligeiramente quadrangular e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. O rudimento lingual tem formato circular e em sua porção anterior, dispostas em fileira transversal, estão presentes quatro papilas linguais. Estas são cônicas e as centrais são ligeiramente maiores. A arena do assoalho bucal é ampla, triangular e é delimitada por cinco papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas e pequenas, sendo as posteriores ainda menores. Lateralmente, nos limites anteriores do velum, estão presentes duas pequenas papilas. Cerca de 30 pústulas encontram-se dispersas na arena do assoalho bucal. As bolsas bucais são profundas e largas e estão dispostas transversalmente. Cerca de três pequenas papilas e 10 pústulas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. A zona glandular ventral é pouco conspícua e restringe-se à superfície dorsal das projeções do bordo velar. O velum ventral é estreito, em sua porção central quase inexistente. Apresentam quatro projeções pouco proeminentes, de cada lado da glote, em sua margem posterior. O suporte espicular é conspícuo. A glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal retangular, que em sua porção posterior apresenta uma crista em formato de “V” recoberta por pústulas. As coanas são elípticas. A parede anterior da narina é ligeiramente mais alta que a posterior. Ambas estão recobertas por pústulas e apresentam uma projeção medialmente, sendo esta mais pronunciada na parede anterior. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Possui um par de papilas pós-nasais. As papilas são medianas, ligeiramente mais baixas e mais estreitas que as papilas laterais da crista, cônicas, lisas e com o ápice arredondado. A arena pós-nasal é triangular, curta e ampla, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana semicircular que apresenta o ápice recoberto por pústulas. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, têm tamanho mediano e são triangulares. A arena do teto bucal é pequena e triangular. É delimitada por quatro a cinco papilas de cada lado, todas são cônicas, lisas e pequenas. As localizadas posteriormente são menores. Cerca de 40 pústulas encontram-se dispersas na arena do teto bucal. O velum dorsal é estreito, porém mais amplo que o ventral. É curvado a partir da linha média e apresenta uma interrupção medial estreita. O bordo velar apresenta três minúsculas projeções. Algumas pústulas estão presentes na região posterior ao velum. A zona glandular é conspícua e ocupa pouco mais da metade da superfície do velum dorsal.

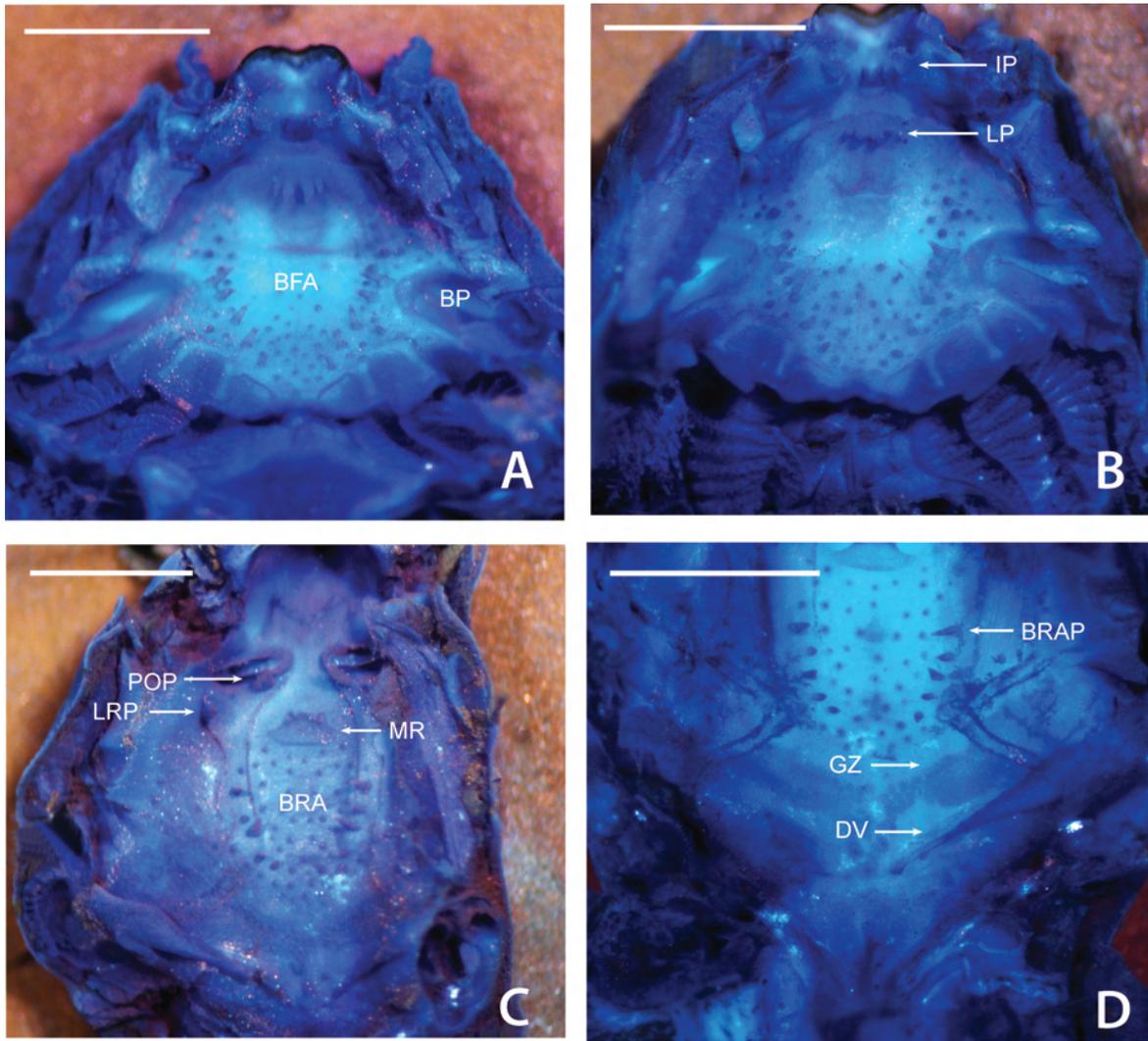


Figura 37. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus rhodomystax*, estágio 27 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 38)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem estreita, com metade da largura dos corpos. Os corpos são mais largos nas extremidades. O espaço entre os corpos tem formato de arco retangular. Uma pequena projeção ventrolateral triangular está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral larga. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares. Elas têm o mesmo tamanho e o dobro da largura dos corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, largo, cônico e com o ápice dirigido para trás. As adostrais são pequenas e ovais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 17% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são regulares. As margens laterais são retas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,9. O *processus lateralis trabeculae* não está presente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma separação estreita em formato de “V”. A placa etmoidal não apresenta ornamentação. No estágio 27 a fenestra basicranial está aberta. A fontanela frontoparietal é grande e retangular. É ligeiramente mais estreita na porção mediana e pouco expandida entre as cápsulas óticas. Está subdividida em uma fontanela frontal e duas parietais. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* bem condrificado, de onde se projeta a *taenia tecti medialis* que se encontra com a *taenia tecti transversalis*. Ambas têm a mesma largura. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas apenas ventralmente. O contrário das outras espécies, nas quais a cartilagem orbital se une à cápsula ótica através de dois prolongamentos (ventral e dorsal) que acabam por formar o *f. prooticum*. Devido a isso, o *f. prooticum* apresenta-se como um espaço em forma de arco aberto. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais. O primeiro é três vezes menor.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 27% do comprimento do condrocrânio. A crista parótica é estreita e só apresenta o *processus anterolateralis*, que é pequeno, triangular e pouco conspícuo. Uma grande e estreita *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro é ligeiramente menor e são circulares.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente semicircular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 80° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do se estende além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, alcançando 1/3 do comprimento da cápsula ótica. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Não estão presentes o *p. quadratoethmoidalis* nem o *p. pseudopterygoideus*. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem 2/3 da largura da *pars articularis quadrati* é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior côncava e a posterior convexa. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares. A margem anteromedial é convexa e a posteromedial côncava. As margens laterais são curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral são fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta e tem a mesma largura que os elementos da infrarrostral. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo. Sua

margem anterior é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem 2/3 da largura e do comprimento da *pars reuniens*. O *processus urobranchialis* tem 2/3 da largura e o mesmo comprimento da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. A margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular e pequeno. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* tem 2/3 do tamanho e é ligeiramente mais estreito que o *p. anterior hyalis*. São triangulares e com o ápice arredondado dirigido para frente. O *p. posterior hyalis* é ligeiramente mais alto que o anterior, é triangular e com o ápice dirigido lateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas por uma estreita região na porção posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U”. As cestas branquiais têm a mesma largura e comprimento. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas, cobertas por projeções em sua metade posterior. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular e com o ápice arredondado dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

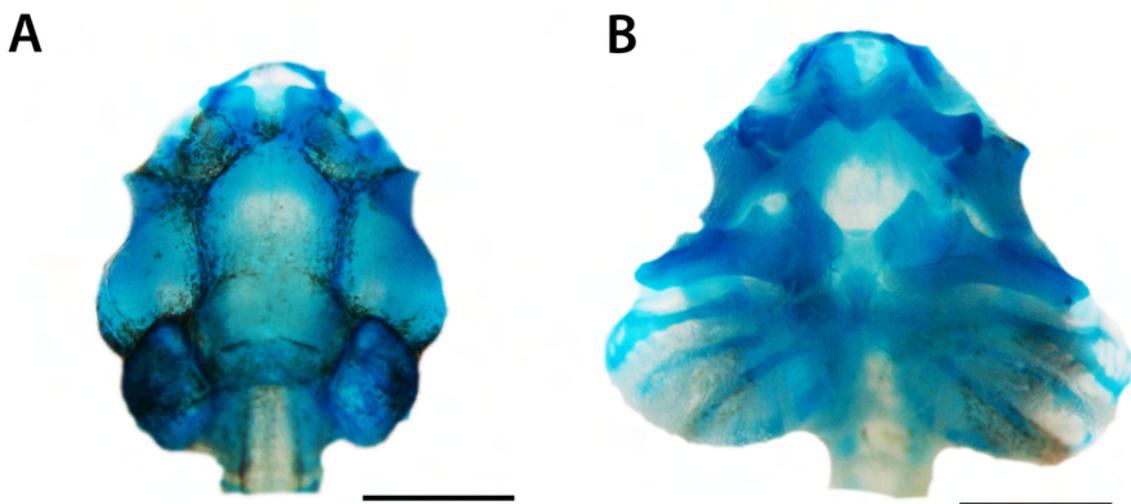


Figura 38. Condrocânio da larva de *Leptodactylus rhodomystax*, estágio 27 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

Morfologia Bucal Interna (Figura 39)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiais. Não apresenta papila medial. O par anterior é composto por papilas pequenas, cilíndrica e com a margem anterior recoberta por pústulas. O par posterior é composto por papilas altas com o ápice bifurcado e com a margem anterior recoberta por pústulas. Cerca de quatro a cinco pústulas estão localizadas anteriormente a cada uma das papilas do par anterior. O rudimento lingual tem formato de elipse e em sua região mediana, dispostas em fileira transversal, estão presentes duas papilas linguais. Estas são cônicas e lisas. A arena do assoalho bucal é ampla, triangular e é delimitada por sete papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas e de tamanho mediano. Três papilas pequenas estão presentes póstero-lateralmente à arena do assoalho bucal. Cerca de 30 pústulas encontram-se dispersas na arena do assoalho bucal. As bolsas bucais são estreitas e rasas e estão dispostas transversalmente. Cerca de duas papilas e seis pústulas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. A zona glandular está restrita a uma estreita faixa central no bordo velar. O velum ventral é estreito. Apresenta três minúsculas projeções de cada lado da glote. O suporte espicular é conspícuo. A glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal retangular, que em sua porção mediana apresenta duas projeções esféricas uma do lado da outra. As coanas são elípticas e estão dispostas de forma ligeiramente oblíqua em relação ao eixo médio do corpo. A parede anterior da narina é ligeiramente mais alta que a posterior. Está recoberta por pústulas e apresenta uma projeção medialmente. A parede posterior é lisa. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Apresenta três pares de papilas pós-nasais. O par anterior é composto por papilas minúsculas, cônicas e lisas. O par medial é composto por papilas altas, cilíndricas e com o ápice recoberto por pústulas. O par posterior é composto por papilas cônicas, lisas e de tamanho médio. A arena pós-nasal é triangular, curta e ampla, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana quadrangular, que apresenta o ápice recortado. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, têm tamanho mediano, são triangulares e apresentam a margem anterior recoberta de pústulas. Não apresenta uma arena do teto bucal delimitada, uma vez que não há a presença de papilas na região. Cerca de 80 pústulas encontram-se dispersas no teto bucal. O velum dorsal é estreito, porém mais amplo que o ventral. É curvado a partir da linha média e apresenta uma interrupção medial quase inconspícua. O bordo velar não apresenta projeções. A zona glandular é conspícua e ocupa metade da superfície do velum dorsal.

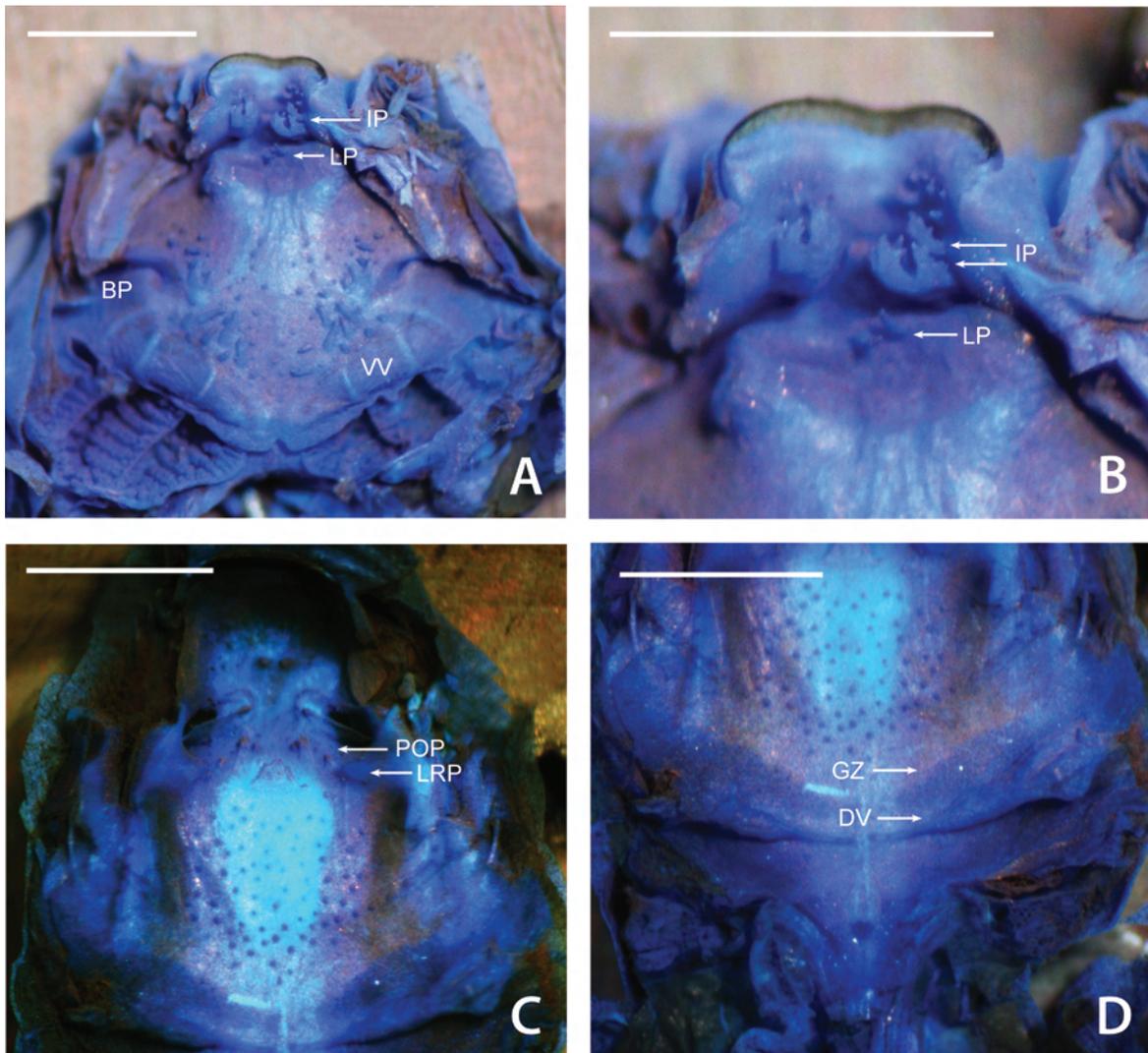


Figura 39. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus riveroi*, estágio 26 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BP = bolsa bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; POP = papilas pós-nasais; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 40)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem estreita, com metade da largura dos corpos. O espaço entre os corpos tem formato de arco semicircular. Uma pequena projeção ventrolateral pouco conspícua está presente em cada corpo. Os corpos e as alas não estão fusionados. As alas são retangulares. Elas têm o mesmo tamanho e o dobro da largura dos corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, estreito, cônico e com o ápice dirigido para trás. Não estão presentes adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 17% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são regulares. As margens laterais são côncavas na porção posterior e ligeiramente convexas na porção anterior. A razão entre a largura da região

anterior e da região posterior é igual a 1,2. O *processus lateralis trabeculae* é arredondado e pouco conspícuo. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma separação ampla em formato de “V”. A placa etmoidal não apresenta ornamentação. No estágio 26 a fenestra basicranial está aberta. A fontanela frontoparietal é grande e retangular. É pouco expandida entre as cápsulas óticas. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita e posteriormente pelo *tectum synoticum* bem condrificado. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral é possível visualizar 1/3 da abertura do *f. prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 35% do comprimento do condrocânio. A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* forma o *processus oticus larval*, ao se fundir com a curvatura posterior do palatoquadrado. É estreito. O *p. posterolateralis* é amplo, baixo e triangular com o ápice arredondado. Uma grande e estreita *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro tem metade do tamanho do segundo e são circulares.

O palatoquadrado tem a mesma largura ao longo de todo seu comprimento. A porção posterior tem formato retangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital abaixo da margem posteroventral do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 70° com o eixo médio do condrocânio. A curvatura posterior do se estende além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, ultrapassando a margem anterior da cápsula ótica. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular, que em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* pequeno e triangular. Não apresenta o *p. pseudopterygoideus*. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta e estreita está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem pouco mais da metade da largura da *pars articularis quadrati* e é cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* tem tamanho mediano e é triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior côncava e a posterior convexa. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares. A margem anterior é convexa e a posterior côncava. As margens laterais são curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral não estão fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta, mais estreita que os elementos da infrarrostral. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo. Sua margem anterior é côncava e a posterior é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são medianos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma ampla *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem o mesmo comprimento e pouco mais de 1/3 da

largura da *pars reuniens*. A cópula II é cilíndrica e a *pars reuniens* é retangular. O *processus urobranchialis* tem metade da largura e do comprimento da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. A margem anterolateral apresenta um processo lateral pequeno e triangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* tem 2/3 do tamanho e da largura do *p. anterior hyalis*. São triangulares e com o ápice arredondado dirigido para frente. O *p. posterior hyalis* é ligeiramente mais alto e largo que o anterior, é triangular, abaulado e com o ápice dirigido lateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas não estão fusionadas. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U” amplo. As cestas branquiais têm a mesma largura e comprimento. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas, cobertas por projeções em sua metade posterior. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular, baixo e com o ápice arredondado dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* fechado. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

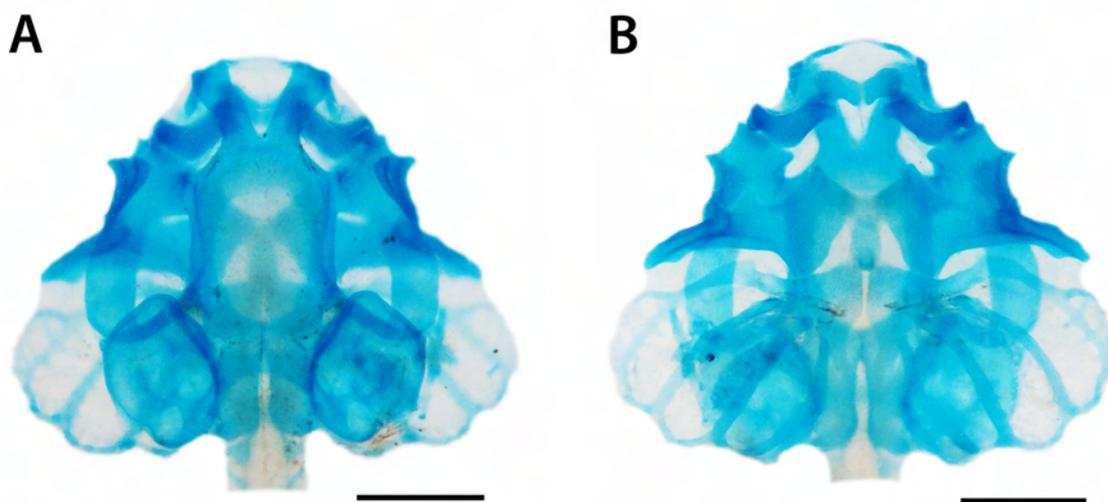


Figura 40. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus riveroi*, estágio 26 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

***Leptodactylus spixi* Heyer, 1983**

Morfologia Bucal Interna (Figura 41)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiais. As papilas laterais são cônicas, ligeiramente mais altas e largas que as papilas mediais e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. As papilas mediais são cilíndricas e encontram-se muito próximas uma da outra. Quatro papilas linguais estão presentes, todas são cilíndricas e as papilas mediais são ligeiramente maiores. Estão distribuídas em fileira transversal na porção

mediana do rudimento lingual. A arena do assoalho bucal é ampla e tem formato triangular. É delimitada por cinco papilas de cada lado, as quais são cônicas, altas e lisas. Menos de 20 pústulas estão dispersas na arena do assoalho bucal. As bolsas bucais são rasas e estreitas e estão dispostas de forma ligeiramente oblíqua em relação ao eixo médio do corpo. A zona glandular ventral é pouco conspícua e está restrita à superfície dorsal das projeções do bordo velar. O velum ventral é estreito. Apresenta quatro projeções na margem posterior, de cada lado da glote. O suporte espicular é conspícuo. A glote encontra-se descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio, que em sua porção mediana apresenta uma crista retangular. As coanas são elípticas e estão dispostas perpendicularmente em relação ao eixo médio do corpo. A parede anterior da narina é mais alta que a parede posterior e está recoberta por pústulas. A parede posterior é lisa. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Um par de papilas pós-nasais. São altas, cônicas e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. A arena pós-nasal é triangular, curta e estreita, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana levemente triangular, que apresenta seu ápice recoberto por pequenas pústulas. Algumas pústulas encontram-se dispersas na arena pós-nasal. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são triangulares e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. A arena do teto bucal é pequena e triangular. É delimitada por quatro papilas de cada lado. Todas são cônicas, lisas e de tamanhos variados. As papilas localizadas anteriormente são maiores. O velum dorsal é estreito, curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial ampla. Não apresenta projeções no bordo velar. A zona glandular é conspícua e ocupa praticamente toda a superfície do velum dorsal. Algumas pústulas estão presentes na superfície inferior do velum dorsal.

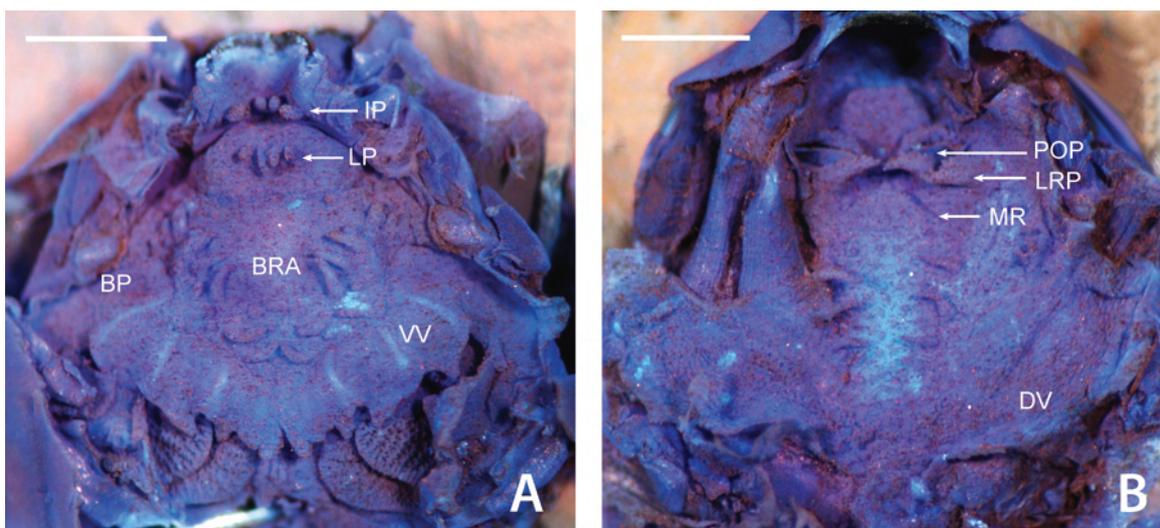


Figura 41. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus spixi*, estágio 31 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A) e Teto bucal (B). BP = bolsa bucal; DV = velum dorsal; IP = papila infralabial; LP = papila lingual; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 43, A-B)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem estreita, com metade da largura dos corpos. Os corpos são mais estreitos na porção mediana. O espaço entre os corpos tem formato de “U”. Uma pequena projeção ventrolateral triangular está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral de largura média. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares. Elas têm o mesmo tamanho e são ligeiramente mais largas que os corpos. O *processus dorsalis* posterior é médio, estreito, cônico e com o ápice dirigido para trás. As adostrais não estão presentes.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 18% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são regulares e anterolateralmente apresentam projeções triangulares. As margens laterais são convexas nos 2/3 anteriores e côncava após o *p. lateralis trabeculae*. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,7. O *processus lateralis trabeculae* é triangular e pouco proeminente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma separação estreita em formato de “V”. A placa etmoidal não apresenta ornamentação. No estágio 36 a fenestra basicranial está aberta. Os *f. craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. São circulares e o segundo é ligeiramente maior. A fontanela frontoparietal é grande e retangular. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* pouco condrificado e anteriormente pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral, é possível visualizar metade da abertura do *f. prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm praticamente o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 29% do comprimento do condrocrânio. A crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* funde-se à curvatura posterior do palatoquadrado formando o *p. oticus larval*. O *p. posterolateralis* tem a base ampla e é triangular com o ápice amplo. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro tem 1/3 do tamanho do segundo, ambos são circulares.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente retangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de quase 90° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do se estende além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, atingindo a margem anterior da cápsula ótica. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular, que em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente, estreito e em forma de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura*

quadratoorbitalis em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem 2/3 da largura da *pars articularis quadrati* é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior praticamente reta e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares com a porção medial ligeiramente mais larga. A margem anterior é convexa e a posterior côncava. As margens laterais são curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral são parcialmente fusionados por uma estreita porção na região posterior. A cartilagem de Meckel é robusta, ligeiramente mais larga que os elementos da infrarrostral. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo. Sua margem anteromedial é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem o dobro do comprimento e a mesma largura da *pars reuniens*. O *processus urobranchialis* tem 1/3 da largura e do comprimento da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. A margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* tem 2/3 do tamanho e é ligeiramente mais estreito que o *p. anterior hyalis*. São triangulares e com o ápice arredondado. O primeiro tem o ápice dirigido anteromedialmente e o segundo anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* tem a mesma largura e tamanho do anterior, é triangular e com o ápice arredondado dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas por uma estreita região na porção posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U”. As cestas branquiais são mais largas que compridas. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e totalmente cobertas por projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular, grande, largo e com o ápice dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

Morfologia Bucal Interna (Figura 42)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiais. As papilas do par interno são estreitas, cilíndricas e apresentam suas bases fundidas. As papilas do par externo são quadrangulares e apresentam a margem recortada. Quatro papilas linguais encontram-se distribuídas em fileira transversal na região anterior do rudimento lingual. As papilas são cônicas, as localizadas medialmente são maiores e em algumas é possível perceber a presença de pústulas. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por nove a 10 papilas de cada lado, as quais são cônicas e de tamanho variado. Lateralmente, nos limites anteriores do velum, estão presentes três a quatro papilas pequenas. Cerca de 30 pústulas estão dispersas na arena do assoalho. As bolsas bucais são fundas, largas e estão dispostas transversalmente. Seis a sete papilas estão presentes na região anterior às bolsas bucais. A zona glandular ventral é pouco conspicua, restringindo-se a superfície dorsal do bordo velar, na região próxima à glote. O velum ventral apresenta quatro projeções na margem posterior, de cada lado da glote. E esta se encontra descoberta.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito do que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio, e em sua porção posterior, em frente às coanas, destaca-se uma crista em formato de “M” recoberta por pústulas. As coanas são elípticas. A parede anterior da narina é mais alta que a parede posterior, ambas são recobertas por pústulas. Nenhuma papila pré-nasal está presente. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado, longas, cônicas e com a margem anterior recoberta por pústulas. A arena pós-nasal é triangular, curta e estreita e apresenta algumas pústulas dispersas. A crista mediana é triangular e apresenta a margem recortada. As duas papilas laterais da crista, localizadas uma de cada lado, são cônicas, largas e apresentam sua margem anterior recoberta por pústulas. A arena do teto bucal tem formato de trapézio e é delimitada por quatro papilas de cada lado. Todas são cônicas e lisas. As papilas anteriores são maiores. Cerca de 90 pústulas encontram-se dispersas por toda a arena do teto bucal. O velum dorsal é estreito, curvado a partir da linha média e com uma interrupção medial pouco distinta. O bordo velar apresenta pequenas projeções. A zona glandular é bem conspicua sendo mais perceptível na parte mediana do velum. Ocupa praticamente toda a superfície velar.

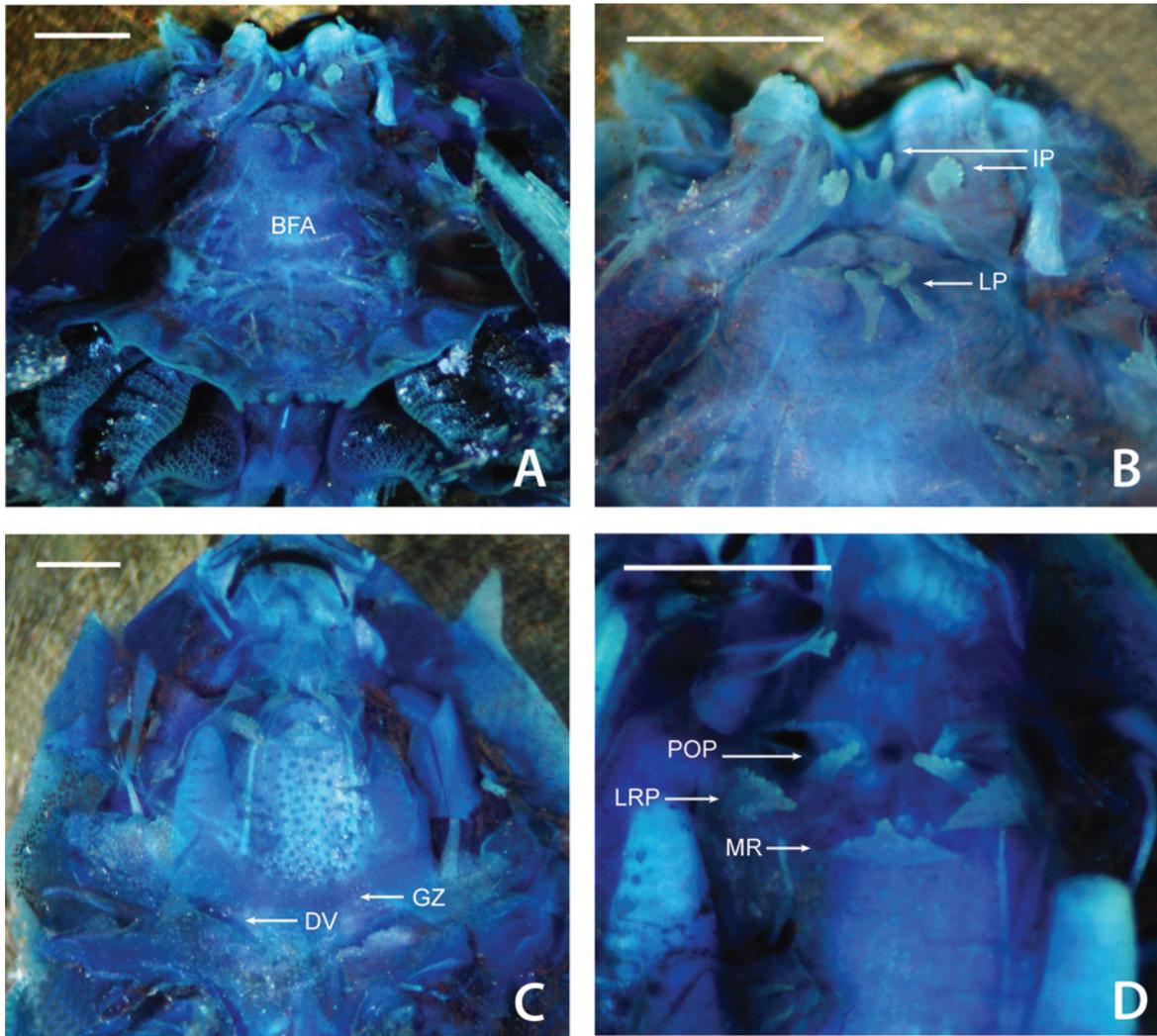


Figura 42. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus tapiti*, estágio 37 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; DV = velum dorsal; GZ = zona glandular; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papila lateral da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 43, C-D)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem quatro vezes mais estreita que os corpos. Os corpos são mais estreitos na porção mediana e apresentam uma projeção ventrolateral minúscula. O espaço entre os corpos tem formato de “U”. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral. Com essa fusão tem-se a formação de um espaço em forma de “U” estreito entre corpos e alas. As alas são retangulares. Elas são ligeiramente menores e mais largas que os corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, estreito, cônico e com o ápice dirigido para trás. As adostrais são pequenas e arredondadas.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 24% do comprimento do

condrocânio. Suas margens anteriores são regulares e apresentam uma expansão anterolateral triangular e de tamanho mediano. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,7. O *processus lateralis trabeculae* não está presente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma separação estreita em formato de “V”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação esférica, de tamanho médio na região central. Os *f. craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. São ovais e o segundo tem o dobro do tamanho do primeiro. A fontanela frontoparietal é grande e retangular. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais, estas últimas estão cobertas por uma delgada placa cartilaginosa. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* bem condrificado de onde se projeta uma *taenia tecti medialis* larga que se encontra com a *taenia tecti transversalis* de mesma largura. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral, não é possível visualizar a abertura do *f. prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais. O primeiro tem o dobro do tamanho do segundo. As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa 24% do comprimento do condrocânio. O *processus anterolateralis* é cônico e grande. O *p. posterolateralis* é uma simples expansão triangular baixa na crista parótica. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro tem 2/3 do tamanho do segundo, ambos são ovais. O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente retangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 90° com o eixo médio do condrocânio. A curvatura posterior está no mesmo nível do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular, que em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente, estreito e em forma de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati* é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares e mais estreitos na porção medial. As margens laterais são curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral são parcialmente fusionados por uma estreita porção na região posterior. A cartilagem de Meckel é robusta e mais larga que os elementos da infrarrostral. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo. Sua margem anterior é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são medianos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. A cópula II é ligeiramente menor e tem a mesma largura da *pars reuniens*. Ambas são cilíndricas. O *processus urobranchialis* tem 1/3 da largura e do comprimento da cópula II. É cônico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. A margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. O *p. anterolateralis hyalis* é triangular e apresenta o ápice dirigido para a região anteromedial. O *p. anterior hyalis* é três vezes maior, amplo, triangular e como o ápice dirigido anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* é mais largo que o anterior, é triangular, abaulado e com o ápice arredondado dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas não são fusionadas. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U”. As cestas branquiais são mais largas que compridas. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e totalmente cobertas por projeções. Um conspicuo *p. branchialis anterior* triangular, de base ampla e com o ápice em forma de gancho dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

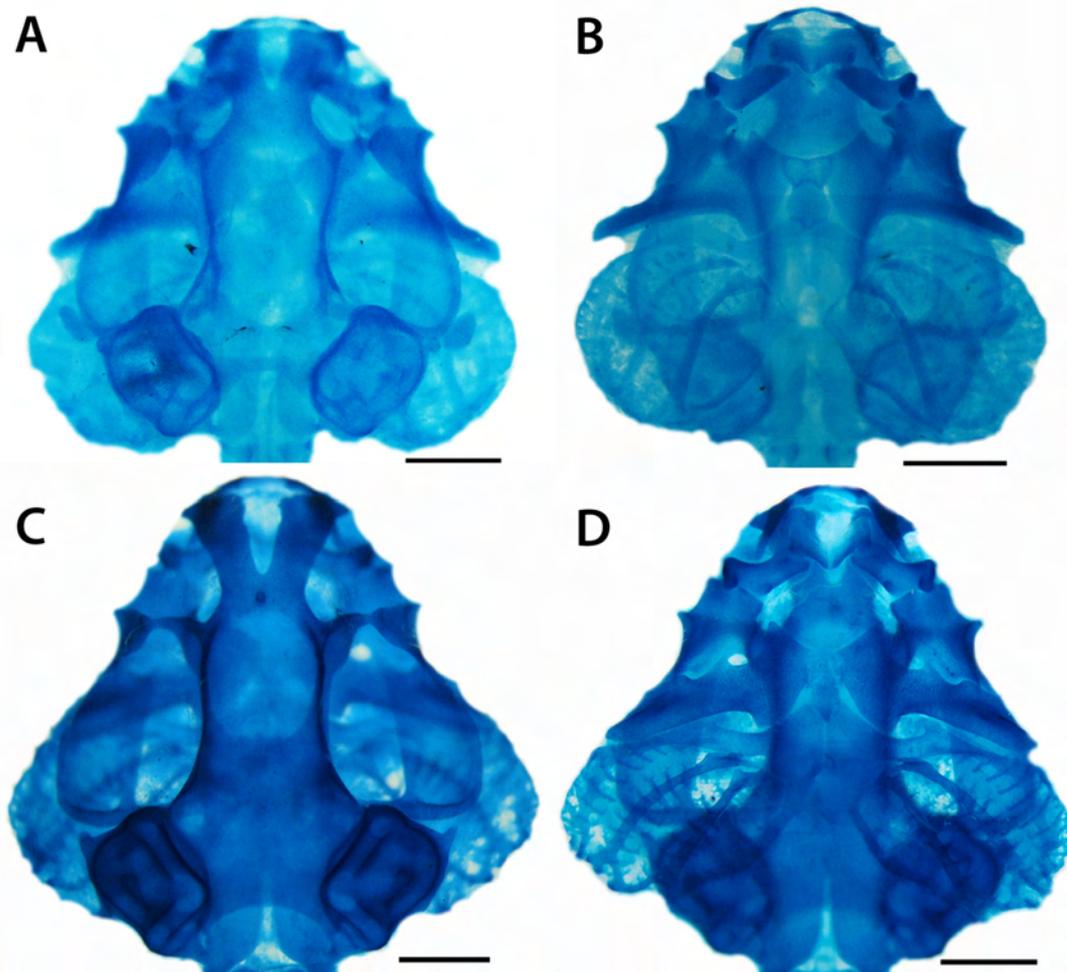


Figura 43. Condrocrânios das larvas de *Leptodactylus spixi*, A - vista dorsal e B - vista ventral, estágio 36 (Gosner, 1960); e *L. tapiti*, C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 39. Escala 1,0 mm.

Morfologia Bucal Interna (Figura 44)

Assoalho bucal: O assoalho bucal é triangular e apresenta quatro papilas infralabiaais. O par anterior localizado na linha mediana apresenta as bases das papilas fusionadas. Estas são cônicas e lisas. As outras duas papilas são cônicas, mais baixas e mais largas, tendo quase o dobro da largura das papilas do par anterior, com a margem anterior recoberta por pústulas. Quatro papilas linguais estão presentes. Todas são cilíndricas e estão dispostas transversalmente, sendo as duas mediais ligeiramente maiores que as papilas laterais. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por oito papilas de cada lado, as quais são cônicas, de tamanhos variados e com os ápices dirigidos para o centro da arena. Lateralmente, nos limites anteriores do velum, estão presentes três papilas pequenas. Cerca de 100 pústulas estão dispersas uniformemente por toda a arena do assoalho. As bolsas bucais são profundas, estreitas e estão dispostas transversalmente. A região anterior às bolsas bucais contém de duas a três papilas e cerca de 10 pústulas. A zona glandular ventral é pouco perceptível e está restrita a superfície das projeções do bordo velar. O velum ventral é estreito, apresenta cinco projeções na margem posterior, de cada lado da glote, e o suporte espicular conspícuo. A glote encontra-se descoberta e está ligeiramente inclinada no sentido anteroventral.

Teto bucal: O teto bucal é triangular e mais estreito que o assoalho. Apresenta uma arena pré-nasal em formato de trapézio. Em sua porção mediana destaca-se uma crista em formato de “M” amplo recoberta por pústulas. As coanas são elípticas e estão orientadas transversalmente. A parede anterior da narina é mais baixa que a parede posterior e é coberta por pequenas pústulas. Não apresenta papilas pré-nasais. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado, longas e cônicas, com a margem anterior recortada e ápices dirigidos para o encontro das arenas pré e pós-nasais. A arena pós-nasal é triangular, curta e estreita, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana ampla, levemente triangular e que apresenta a margem serrilhada e algumas pústulas. Umhas poucas pústulas estão presentes na arena pós-nasal. Pósterio-lateralmente as papilas pós-nasais estão presentes um par de papilas laterais da crista. Estas são cônicas, mais baixas que as papilas pós-nasais, com a margem anterior recortada e ápices dirigidos para o centro da arena pós-nasal. A arena do teto bucal tem formato de trapézio e é delimitada por quatro papilas de cada lado, todas de formato cônico, sendo as duas anteriores maiores que as duas posteriores. Todas apresentam os ápices voltados para o centro da arena. Cerca de 50 pústulas encontram-se dispersas no centro da arena. O velum dorsal é estreito, curvado gradualmente a partir da linha média, com uma distinta interrupção medial. O bordo velar apresenta de seis a sete pequenas projeções. Pústulas estão distribuídas na superfície inferior e na região posterior ao velum dorsal. A zona glandular dorsal é conspícua e ocupa mais de 2/3 de todo o velum dorsal.

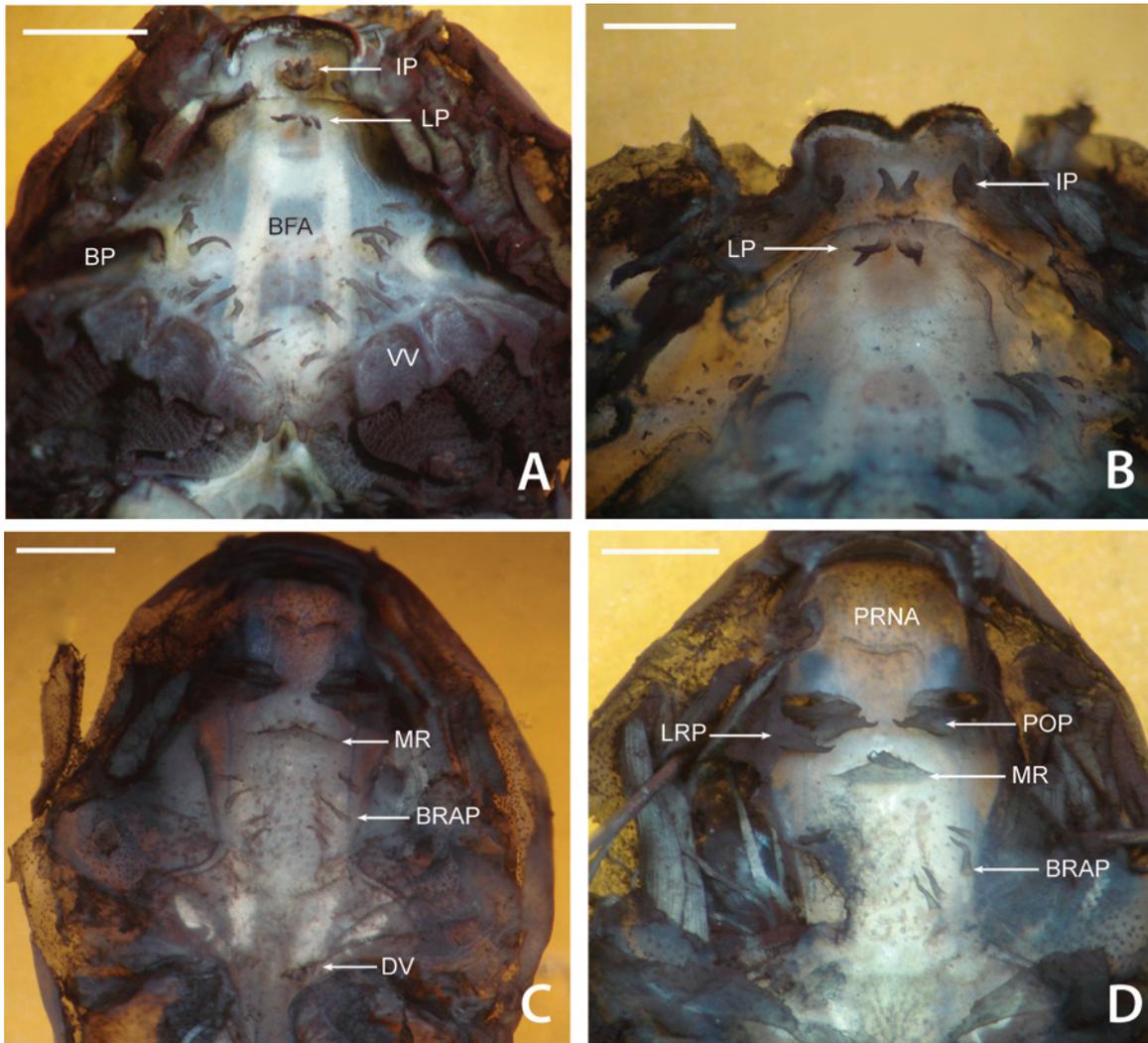


Figura 44. Cavity oral da larva de *Leptodactylus troglodytes*, estágio 36 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRAP = papilas da arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiais; LP = papilas linguais; LRP = papila lateral à crista mediana; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais; PRNA = arena pré-nasal; VV = velum ventral. Escala 1,0 mm.

Condrocrânio (Figura 46, A-B)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem com metade da largura dos corpos. O espaço entre os corpos tem formato de “U”. A região dorsal dos corpos é ligeiramente mais larga. Uma projeção ventrolateral triangular, comprida e estreita está presente em cada corpo. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral larga e uma ventrolateral estreita. Com essa fusão tem-se a formação de um foramen oval grande entre corpos e alas. As alas são retangulares, têm o mesmo tamanho e são ligeiramente mais largas que os corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, estreito, cônico e com o ápice dirigido para trás. As adostrais são minúsculas e arredondadas.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 21% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores irregulares, levemente inclinadas e apresentam anterolateralmente uma pequena projeção triangular. As margens laterais são retas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,4. O *processus lateralis trabeculae* tem tamanho mediano e é triangular. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma ampla separação em formato de “V”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação pequena e esférica localizada na região central. No estágio 35 a fenestra basicranial está fechada. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. São ovais e têm praticamente o mesmo tamanho. A fontanela frontoparietal é grande e retangular e levemente expandida entre as cápsulas óticas. Está dividida em uma fontanela frontal e duas parietais. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita. Posteriormente, pelo *tectum synoticum* bem condrificado de onde se projeta uma *taenia tecti medialis* larga que se encontra com a *taenia tecti transversalis* de mesma largura. Anteriormente é limitada pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral é possível visualizar 1/3 da abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo e circular.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 27% do comprimento do condrocrânio. A crista parótica é mediana. O *processus anterolateralis* e o *p. posterolateralis* são triangulares e o primeiro é ligeiramente maior e mais largo. Uma grande e estreita *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro é minúsculo, ambos são circulares.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato ligeiramente semicircular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 85° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se além do ponto de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, alcançando a margem anterior da cápsula ótica. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente, estreito e em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste curta está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem 2/3 da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* é pequeno e triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior ligeiramente côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares. A margem anterior é convexa e a posterior côncava. As margens laterais são curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral não estão fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta e tem a mesma largura

que os elementos da infrarrostral. Está orientada perpendicularmente ao eixo médio do corpo e tem formato sigmóide. Sua margem anterior é côncava e a posterolateral é convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem praticamente a mesma largura e é ligeiramente maior que a *pars reuniens*. Ambas são quadrangulares. O *processus urobranchialis* tem 2/3 do comprimento e 1/3 da largura da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Sua margem anterolateral apresenta um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* tem pouco menos da metade do comprimento e é um pouco mais largo que o *p. anterior hyalis*. São triangulares e apresentam o ápice dirigido anterolateralmente. O *p. posterior hyalis* tem a mesma largura e é ligeiramente menor que o anterior, é triangular, abaulado e o ápice arredondado está dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas não estão fusionadas. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U”. As cestas branquiais têm o mesmo comprimento e largura. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e totalmente cobertas por projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular, de base ampla e com o ápice dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

***Leptodactylus troglodytes* Lutz, 1926 – Material 2**

Morfologia Bucal Interna (Figura 45)

Assoalho bucal: Quatro papilas linguais estão presentes. Todas são cilíndricas, têm o mesmo tamanho e estão dispostas transversalmente. A arena do assoalho bucal tem formato triangular e é delimitada por sete papilas de cada lado, as quais são cônicas, lisas e de tamanhos variados. Lateralmente, nos limites anteriores do velum ventral, podem estar presentes três papilas. Cerca de 30 pústulas estão dispersas na arena do assoalho.

Teto bucal: A parede anterior da narina é mais alta que a parede posterior e está recoberta por pequenas pústulas. Duas papilas pós-nasais estão presentes, uma de cada lado. Elas são grandes, cônicas e apresentam a margem anterior recoberta por pústulas. A arena pós-nasal é triangular, curta e estreita, sendo delimitada posteriormente por uma crista mediana semicircular, a qual apresenta sua margem superior recoberta por pequenas pústulas. Algumas pústulas estão dispersas na arena pós-nasal. Póstero-lateralmente as papilas pós-nasais estão presentes um par

de papilas laterais da crista. Estas são cônicas, mais baixas que as papilas pós-nasais e com a margem anterior serrilhada e com algumas pústulas. Cerca de seis projeções estão presentes de cada lado do velum dorsal.

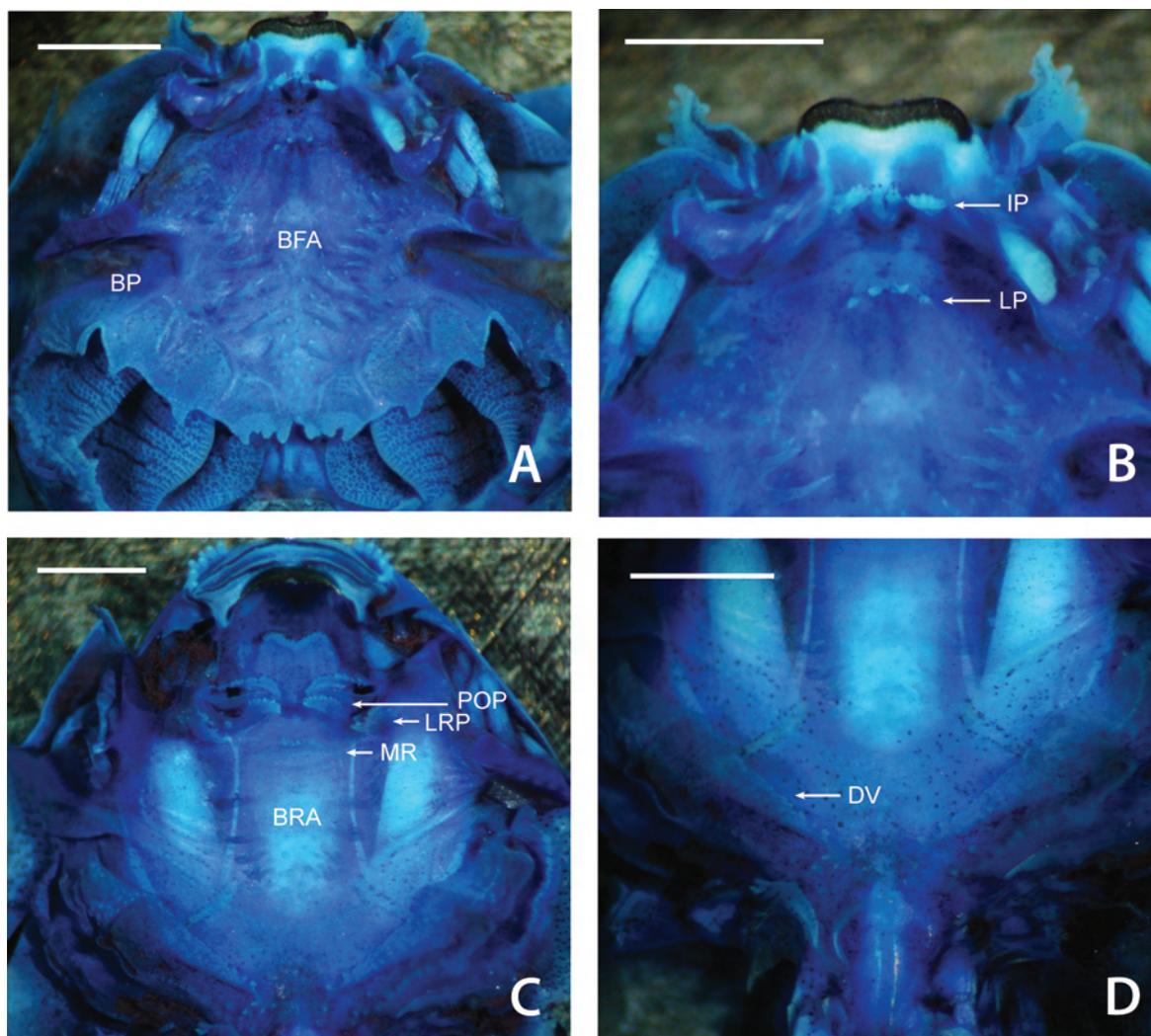


Figura 45. Cavidade oral da larva de *Leptodactylus troglodytes*, estágio 33 (Gosner, 1960), corada por Sudan Black B + Azul de Metileno e Azul de Bromofenol. Assoalho (A-B) e Teto bucal (C-D). BFA = arena do assoalho bucal; BP = bolsa bucal; BRA = arena do teto bucal; DV = velum dorsal; IP = papilas infralabiaais; LP = papilas linguais; LRP = papila lateral da crista; MR = crista mediana; POP = papilas pós-nasais. Escala 1,0 mm.

Condrocânio (Figura 46, C-D)

Não apresenta adostrais. O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 25% do comprimento do condrocânio. O *processus lateralis trabeculae* é pouco conspícuo, pequeno e triangular. A placa etmoidal não apresenta ornamentação. No estágio 35 a fenestra basicranial está aberta na porção posterior. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral quase não é possível visualizar a abertura do *foramen prooticum*. A

crista parótica é estreita. O *processus anterolateralis* e o *p. posterolateralis* são triangulares e o primeiro é ligeiramente maior e mais estreito.

Aparelho Hiobranquial

O *p. anterolateralis hyalis* tem $2/3$ do comprimento e a mesma largura do *p. anterior hyalis*. O *p. posterior hyalis* tem a mesma largura e comprimento que o anterior, é triangular, abaulado e o ápice arredondado está dirigido posterolateralmente. Um conspícuo *p. branchialis anterior* triangular, de base ampla e com o ápice em formato de gancho dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I.

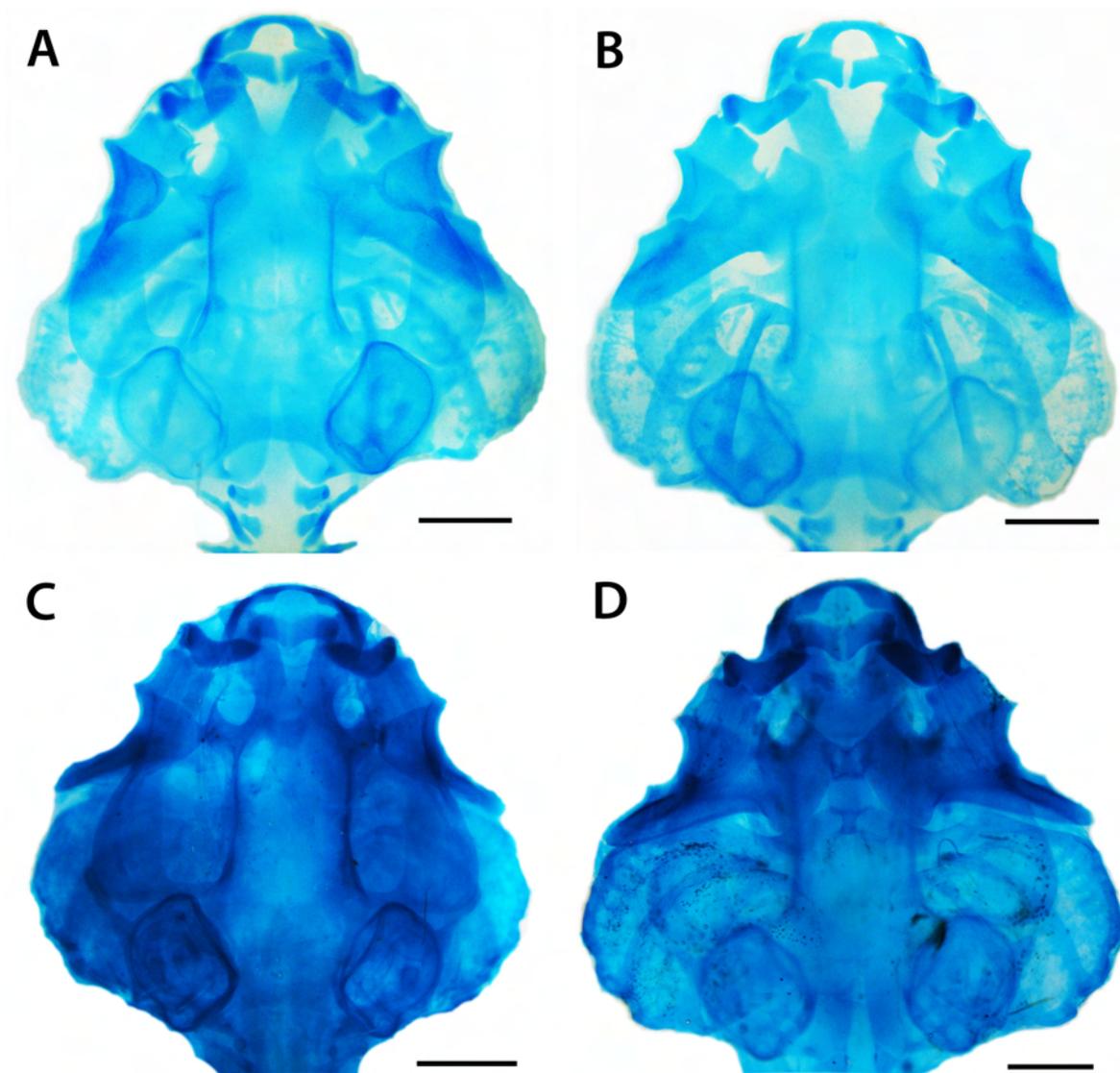


Figura 46. Condrocrânios das larvas de *Leptodactylus troglodytes*. Material 1: A - vista dorsal e B - vista ventral de larva no estágio 35 (Gosner, 1960); Material 2: C - vista dorsal e D - vista ventral, estágio 34. Escala 1,0 mm.

***Leptodactylus vastus* Lutz, 1930**

Morfologia Bucal Interna

A microanatomia bucal de *Leptodactylus vastus* foi descrita por Vieira *et al.* (2007).

Condrocrânio (Figura 47)

A cartilagem suprarrostral apresenta os corpos fundidos medianamente por uma faixa de cartilagem quatro vezes mais estreita que os corpos. O espaço entre os corpos tem formato de arco retangular. A união dos corpos e alas se dá por uma fusão dorsolateral larga e por uma fusão ventrolateral estreita. Com essa fusão tem-se a formação de um pequeno foramen oval entre os corpos e as alas. As alas são retangulares, têm o mesmo tamanho e largura que os corpos. O *processus dorsalis* posterior é grande, de base ampla, estreito, triangular e com o ápice arredondado dirigido para trás. Não estão presentes adostrais.

O comprimento da *cornua trabeculae* representa cerca de 17% do comprimento do condrocrânio. Suas margens anteriores são regulares. As margens laterais são retas. A razão entre a largura da região anterior e da região posterior é igual a 1,6. O *processus lateralis trabeculae* arredondado e pouco proeminente. A divergência entre as *cornua trabeculae* resulta de uma estreita separação em formato de “V”. A placa etmoidal apresenta uma ornamentação grande e esférica, localizadas na região central. No estágio 35 a fenestra basicranial está aberta. Os *foramen craniopalatina* e o *f. caroticaprimaria* são visíveis ventralmente. O primeiro é menor, ambos são ovais. A fontanela frontoparietal é grande, oval e expande-se entre as cápsulas óticas. Está margeada lateralmente por uma *taenia tecti marginalis* estreita, posteriormente pelo *tectum synoticum* bem condrificado e anteriormente pelo *planum ethmoidale*. A cartilagem orbital é bem desenvolvida e se une às cápsulas óticas. Em vista lateral, é possível visualizar o início da abertura do *foramen prooticum*. Os *f. opticum* e o *f. oculomotorium* são ovais e têm o mesmo tamanho. O *f. troclear* é minúsculo.

As cápsulas óticas são retangulares e seu comprimento representa cerca de 26% do comprimento do condrocrânio. A crista parótica é mediana. O *processus anterolateralis* e o *p. posterolateralis* têm o mesmo tamanho, são largos e triangulares. Uma grande *fenestra ovalis* é visível ventrolateralmente na cápsula ótica. Um *f. perilymphaticum inferior* é encontrado lateralmente ao *f. jugulare* na margem ventromedial da cápsula ótica. O primeiro é três vezes menor que o segundo, ambos são ovais.

O palatoquadrado é mais estreito anteriormente expandindo-se ligeiramente em direção posterior. A porção posterior tem formato retangular. As margens, lateral e posterior, do palatoquadrado são curvadas dorsalmente. O *p. ascendens* se une à cartilagem orbital atrás do *f. oculomotorium* e sua margem posterior forma um ângulo de 85° com o eixo médio do condrocrânio. A curvatura posterior do palatoquadrado estende-se ligeiramente além do ponto

de ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital, ultrapassando a margem anterior das cápsulas óticas. Anteriormente, o palatoquadrado se conecta à caixa craniana via uma *comissura quadratocranialis anterior* quadrangular. Esta em sua margem anterior apresenta um *p. quadratoethmoidalis* proeminente em formato de gancho. O *p. pseudopterygoideus* não está presente. Uma *comissura quadratoorbitalis* em formato de haste triangular está presente. O palatoquadrado apresenta dois processos anteriores distintos. O *p. muscularis quadrati* tem metade da largura da *pars articularis quadrati*, é alto e cônico. A *pars articularis quadrati* é retangular. O *p. hioquadrado* da *facies articularis hyalis* tem tamanho médio e é triangular.

A cartilagem infrarrostral apresenta a margem anterior côncava e a posterior triangular. Os elementos da cartilagem infrarrostral são retangulares e mais estreitos na porção medial. As margens laterais são robustas e curvadas dorsalmente. Os elementos da infrarrostral não estão fusionados. A cartilagem de Meckel é robusta e mais larga que os elementos da infrarrostral. Sua margem anterolateral é côncava e a posteromedial convexa. Na margem posterolateral está presente um robusto e cilíndrico *processus retroarticularis*. O *p. dorsomedialis* e o *p. ventromedialis* são pouco desenvolvidos.

Aparelho Hiobranquial

A cópula I está ausente. As ceratohiais estão conectadas por uma *pars reuniens* que é contínua com a cópula II. A cópula II tem o mesmo tamanho e largura que a *pars reuniens*. Ambas são cilíndricas. O *processus urobranchialis* tem 1/4 do comprimento e 1/3 da largura da cópula II. É cilíndrico. As ceratohiais são amplas. Sua margem posterolateral é robusta e apresenta uma protuberância retangular. Na margem anterolateral está presente um processo lateral retangular. Possui três processos distintos. O *p. anterolateralis hyalis* está localizado muito próximo ao *p. anterior hyalis*. Ambos são baixos e poucos diferenciados das ceratohiais. O segundo é mais largo e tem o ápice dirigido anteromedialmente. O *p. anterolateralis* tem o ápice dirigido para frente. O *p. posterior hyalis* tem a mesma largura e é ligeiramente maior que o anterior, é triangular com o ápice arredondado e dirigido posterolateralmente. As placas hipobranquiais estão inseridas na porção terminal da cópula II. Elas estão muito próximas uma da outra, mas só estão fusionadas em uma estreita porção na região posterior. A divergência posterior entre as placas apresenta formato de “U”. As cestas branquiais são mais largas que compridas. Estão presentes quatro ceratobranquiais bem desenvolvidas e totalmente cobertas por pequenas projeções. Um conspícuo *p. branchialis anterior* em formato de gancho, com a base ampla e com o ápice dirigido medialmente, está presente na margem anterior da ceratobranquial I. As ceratobranquiais II e III apresentam o *p. branchialis* aberto. Espículas estão presentes entre as ceratobranquiais I e II, II e III, III e IV.

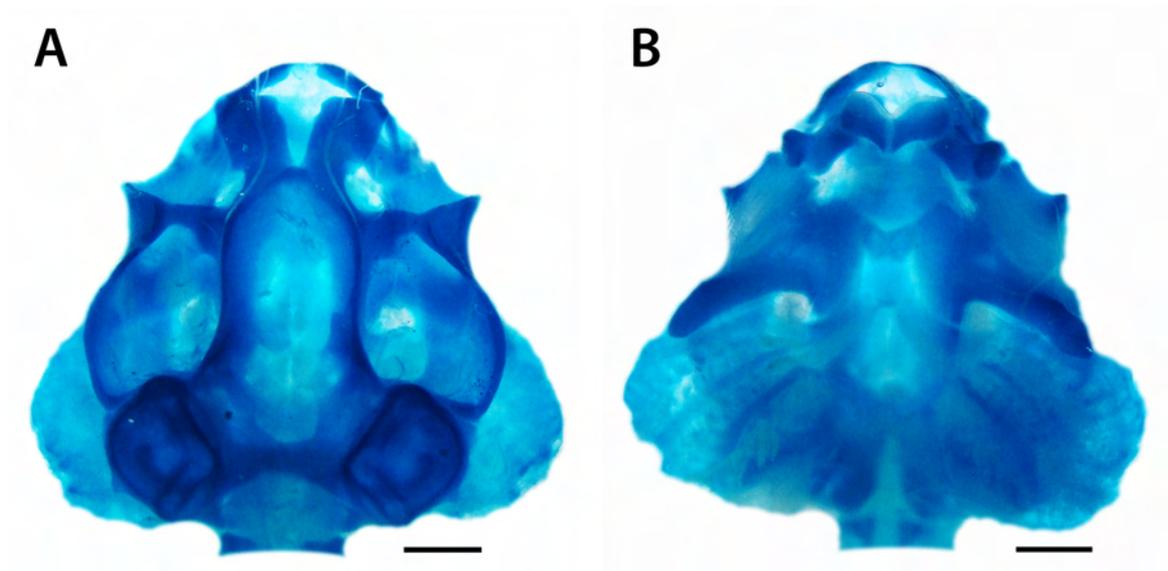


Figura 47. Condrocrânio da larva de *Leptodactylus vastus*, estágio 34 (Gosner, 1960). A - vista dorsal e B - vista ventral. Escala 1,0 mm.

***Leptodactylus pustulatus* (Peters, 1870)**

A microanatomia bucal interna e o condrocrânio de *Leptodactylus pustulatus* foi descrita por de Sá *et al.* (2007a). Foi relatada a ausência de papilas laterais da crista nos girinos da espécie. Contudo, as imagens de MEV apresentadas no artigo suscitaram dúvidas e girinos da espécie provenientes de região próxima à localidade tipo foram analisados para a confirmação ou não da ausência desta estrutura. Confirmamos a presença desta estrutura na espécie (Figura 48).

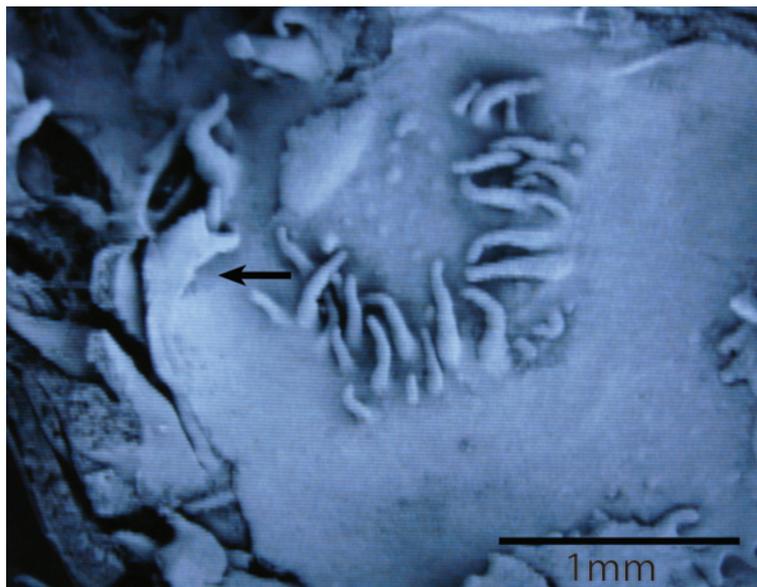


Figura 48. Teto bucal da larva de *Leptodactylus pustulatus* no estágio 33 (Gosner, 1960). A seta está indicando a papila lateral da crista. MEV.

3.2. Análise Filogenética

3.2.1. Caracteres Morfológicos Larvários

De um total de 84 caracteres e 27 táxons, três são caracteres não informativos e 81 informativos. A análise de parcimônia resultou em quatro cladogramas mais parcimoniosos, cada um com 417 passos (Fig. 49). O cladograma de consenso estrito (Fig. 50) apresentou 423 passos, índice de consistência de 0.3712, índice de consistência excluindo os caracteres não informativos de 0.3667 e índice de retenção de 0.4845.

O gênero *Leptodactylus* de acordo com os caracteres morfológicos larvários nas análises de parcimônia apresentou-se como um grupo monofilético (Figuras 49 e 50) suportado pelos seguintes caracteres (caractere na matriz I: estado): arena do assoalho bucal triangular (10:1), projeções pouco proeminentes na margem posterior do velum ventral (17:1), arena pós-nasal do teto bucal pequena (27:0), papilas laterais da crista pequenas (30:1) e zona glandular do velum dorsal ocupando metade da superfície velar (41:1), na anatomia bucal interna. E pelos seguintes caracteres do condrocrânio: fusão ventromedial dos corpos da suprarrostral mais estreita que os corpos (43:1), presença de projeções ventrolaterais nos corpos da suprarrostral (44:1), extensão posterolateral do palatoquadrado ultrapassando a margem anterior das cápsulas óticas (63:3), ângulo da margem posterior do *processus ascendens* formando um ângulo entre 70 e 80° com a caixa craniana (65:1), presença da *comissura quadratoorbitalis* (70:1), cartilagem de Meckel comprida e curva (71:1), cópula II e *pars reuniens* com o mesmo comprimento (74:0), *p. urobranchialis* grande (77:1), processo lateral da ceratobranquial triangular (78:1) e presença de projeções apenas na porção posterior das ceratobranquiais (84:2). Os caracteres 10, 27, 41, 43, 44, 65, 70 e 71 promoveram mudanças de estado não ambíguas. Dentro do clado *Leptodactylus* foi possível distinguir dois grandes clados detalhados a seguir.

Um dos clados (Fig. 50) é composto pelas espécies alocadas tradicionalmente no grupo de espécies de *L. fuscus* (*L. bufonius*, *L. camaquara*, *L. latinasus*, *L. troglodytes*, *L. notoaktites*, *L. mystacinus*, *L. tapiti*, *L. furnarius*, *L. gracilis*, *L. spixi* e *L. fuscus*), do grupo de espécies de *L. ocellatus* (*L. chaquensis* e *L. ocellatus*) e do grupo de espécies de *L. melanonotus* (*L. pustulatus*, *L. podicipinus*, *L. natalensis* e *L. petersii*). *Leptodactylus bufonius* seguida por *L. camaquara* são as espécies mais basais dentro deste clado. Esse clado foi suportado pelos seguintes caracteres: papilas infralabiais posterolaterais cônicas ou triangulares (5:1), crista mediana triangular (28:3) e ausência de pústulas e/ou papilas na região posterior e/ou inferior do velum dorsal (42:0), na anatomia bucal interna; e, cápsula ótica representando 30% ou mais do comprimento do condrocrânio, cornua trabeculae representando mais de 20% do comprimento do condrocrânio (60:0), extensão posterolateral do palatoquadrado alcançando o nível de ligação do *processus ascendens* à caixa craniana (63:1) e placas hipobranquiais separadas (80:0), no condrocrânio. Os caracteres 5, 28, 30, 60 e 63 promoveram mudanças não ambíguas.

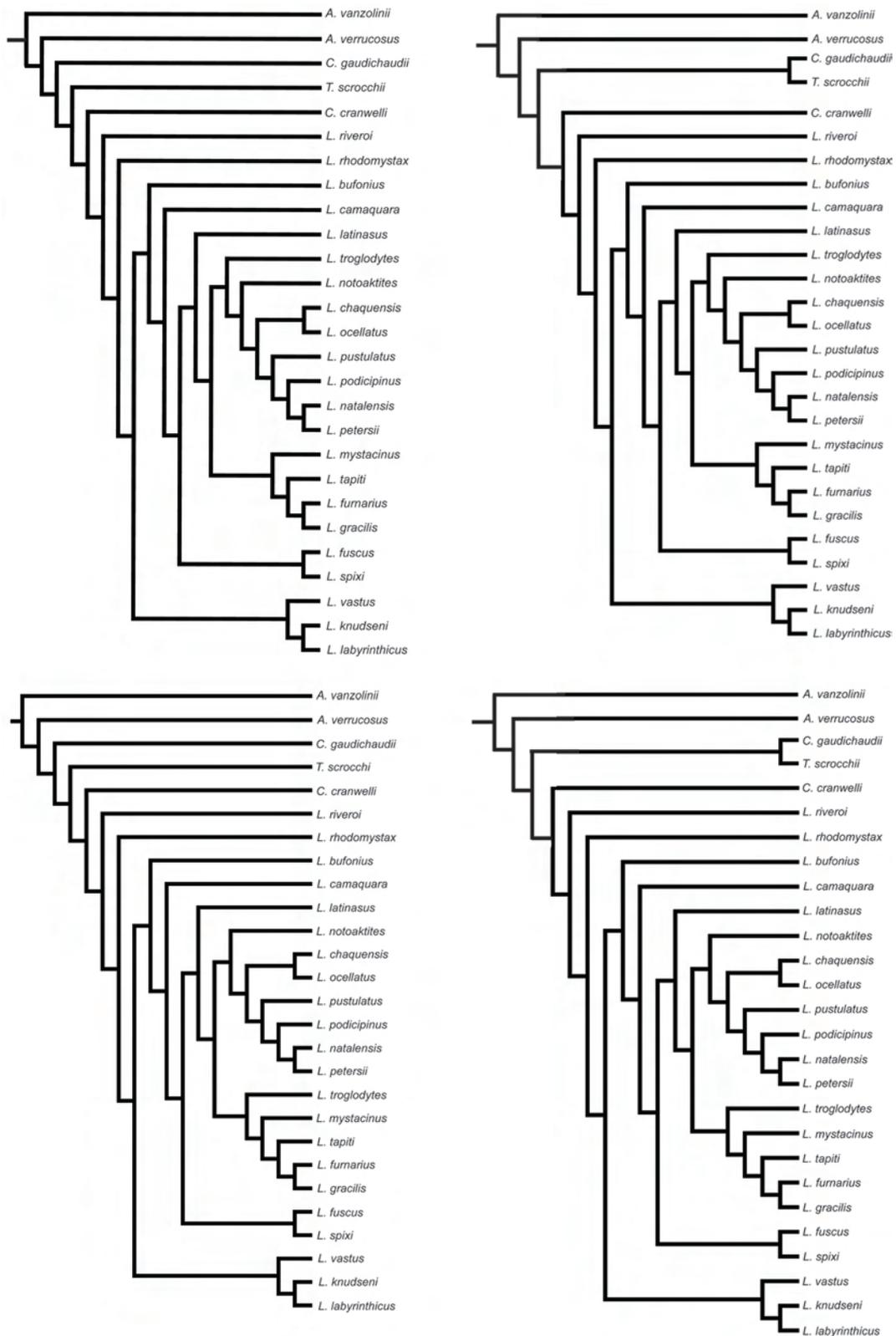


Figura 49. Cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise de parcimônia de 84 caracteres larvários (Comprimento = 417 passos, CI = 0,3765 e RI = 0,4961).

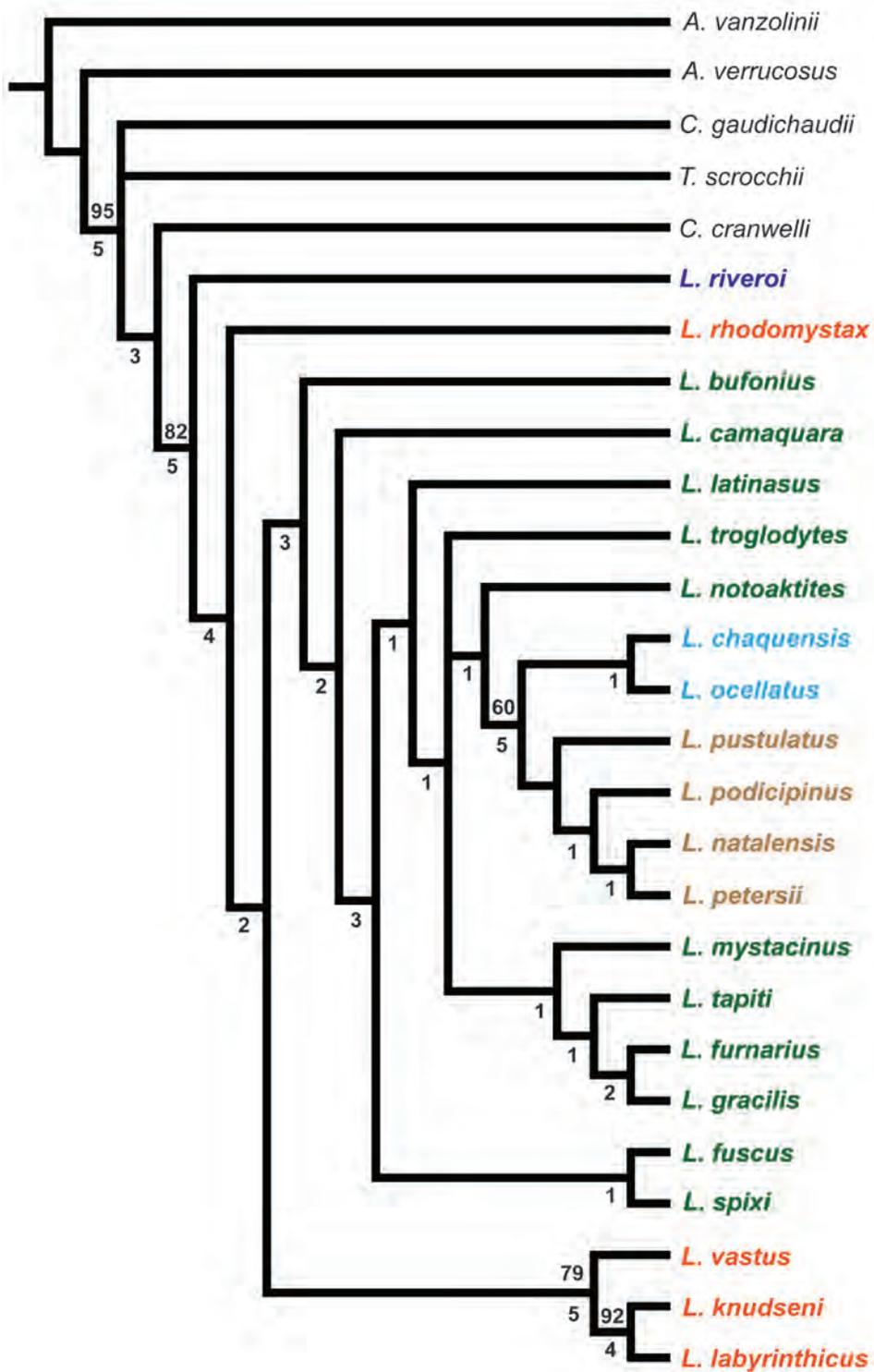


Figura 50. Cladograma de consenso estrito da análise de parcimônia resultante da análise de 84 caracteres larvários (Comprimento = 423 passos, CI = 0,3712 e RI = 0,4845). Os números indicam os valores de suporte dos ramos, acima dos nós os valores de *bootstrap* provenientes de 10000 replicações e abaixo os valores de Bremer. Cores representam os grupos de espécies: verde (grupo *L. fuscus*), marrom (gr. *L. melanonotus*), laranja (gr. *L. pentadactylus*) e azul claro (gr. *L. ocellatus*).

A primeira dicotomia dentro deste grupo é representada pelo clado *L. fuscus* + *L. spixi* definido apenas pela extensão posterolateral do palatoquadrado se estendendo além do ponto de ligação do *p. ascendens* à caixa craniana (63:2) (mudança ambígua). O clado que engloba as espécies dos grupos de espécies de *L. ocellatus* e *L. melanonotus* é suportado por 13 caracteres: três papilas infralabiais (2:0), papilas linguais de tamanhos diferentes (8:1), mais de 10 papilas (por lado) limitando a arena do assoalho bucal (13:2), arena do teto bucal oval ou arredondada (33:2), número de papilas limitando a arena do teto bucal (35:2) e projeções proeminentes na margem posterior do velum dorsal (39:2), na anatomia bucal interna; e, espaço entre os corpos da suprarrostral amplo (49:1), visibilidade do *foramen prooticum* em vista lateral (58:1), *p. posterolateralis* da crista parótica (62:1), extensão posterolateral do palatoquadrado (63:2), margem posterior do *p. ascendens* formando um ângulo entre 70 e 80° com a caixa craniana (65:1), cópula II mais estreita que a *pars reuniens* (75:1) e *p. branchialis* fechado (82:1), no condrocânio. Os caracteres 2, 33, 35, 39, 49, 63, 65, 75 e 82 promoveram mudanças não ambíguas. O clado das espécies *L. chaquensis* + *L. ocellatus* é suportado por sete caracteres: presença de protuberâncias esféricas na porção anterior da região infrarrostral (1:1), quantidade de pústulas distribuídas na arena do assoalho bucal (11:2) e papilas laterais da crista em formato de quebra (31:1), na anatomia bucal interna; e, corpos da suprarrostral maiores que as alas (46:1), cápsulas óticas representando menos de 30% do comprimento do condrocânio (54:0), divergência entre as *cornua trabeculae* ampla (56:1) e divergência posterior entre as placas hipobranquiais ampla (81:1), no condrocânio. Os caracteres 1, 31, 46, 56 e 81 promoveram mudanças não ambíguas. O clado (*L. pustulatus* + (*L. podicipinus* + (*L. natalensis* + *L. petersii*))) é suportado por quatro caracteres: ausência de papilas linguais (7:0) na anatomia bucal interna; ligação do *p. ascendens* à cartilagem orbital (64:0), ausência de projeções na margem anterolateral da *cornua trabeculae* (68:0) e cópula II e *pars reuniens* com o mesmo comprimento (74:0), no condrocânio. Destes, só o primeiro caractere tem mudança ambígua. O clado (*L. mystacinus* + (*L. tapiti* + (*L. furnarius* + *L. gracilis*))) é suportado por sete caracteres: poucas projeções na margem posterior do velum dorsal (40:0) na anatomia bucal interna; presença da adrostral (51:1), largura do condrocânio representando entre 80 a 85% do seu comprimento (52:0), *p. anterolateralis* da crista parótica (61:2), *p. muscularis quadrati* com metade da largura da *pars articularis quadrati* (69:0), cópula II e *pars reuniens* com o mesmo comprimento (74:0) e *p. urobranchialis* cônico (76:1), no condrocânio. Somente os caracteres 61 e 74 promoveram mudanças de estado não ambíguas.

O segundo clado (Fig. 50) é composto pelas espécies *L. vastus*, *L. knudseni* e *L. labyrinthicus*. Este clado é definido por oito caracteres e somente o caractere 47 promoveu mudança ambígua. Na anatomia bucal interna: disposição das papilas linguais (9:1), arena do assoalho bucal trapezoidal ou retangular (10:3), número de pústulas na arena do assoalho bucal em número superior à 30 (11:2), quantidade de papilas limitando a arena do teto bucal (13:1) e parede posterior das narinas baixa (24:0). Dentre os caracteres do condrocânio: corpos e alas da suprarrostral com a mesma largura (47:0), *p. posterolateralis* da crista parótica distinto (62:0) e

cartilagem de Meckel curta e curva (71:0). O clado das espécies *L. knudseni* + *L. labyrinthicus* é suportado por 10 caracteres: três papilas linguais (7:2), margem das papilas pós-nasais (caractere 26:0), crista mediana com a margem recortada/irregular (29:1) e margem das papilas laterais da crista (32:0), na anatomia bucal interna; e, razão entre a largura das regiões anterior e da posterior da *cornua trabeculae* (53:1), extensão posterolateral do palatoquadrado (63:2), ângulo da margem posterior do *processus ascendens* em relação à caixa craniana (65:1), cópula II maior que a *pars reuniens* (74:2), cópula II mais larga que as *pars reuniens* (75:2) e projeções presentes apenas na porção posterior da superfície das ceratobranquiais (84:2), no condrocrânio. Os caracteres 7, 26, 29, 32 e 75 promoveram mudanças de estado não ambíguas.

O clado das espécies do grupo de *L. pentadactylus* é um clado irmão do clado formado pelas espécies dos grupos de *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* (Fig. 50). Esse clado, é suportado por nove caracteres: ausência de projeções agrupando-se lateralmente nos limites anteriores do velum ventral (15:0) e zona glandular do velum dorsal bem desenvolvida (41:2), na anatomia bucal interna; e, corpos e alas da suprarrostral fusionados ventralmente (44:2), *processus anterolateralis* da crista parótica grande e triangular (61:1), ângulo da margem posterior do *p. ascendens* em relação à caixa craniana entre 81 e 90° (65:2), cópula II de mesma largura que a *pars reuniens* (75:0), *p. branchialis anterior* proeminente e com o ápice em formato de gancho (83:0) e projeções cobrindo toda a superfície das ceratobranquiais (84:1), no condrocrânio. Os caracteres 15, 41, 75 e 83 promoveram mudanças não ambíguas.

Nas análises de *bootstrap* e Bremer, o clado do gênero *Leptodactylus* apresentou-se bem suportado com 82% e índice de decaimento igual a 5. O clado (*L. vastus* + (*L. knudseni* + *L. labyrinthicus*)) apresentou um suporte de 79% e índice de Bremer de 5. O clado composto pelas espécies dos grupos de *L. fuscus*, *L. melanonotus* e *L. ocellatus* apresentou um índice de Bremer igual a 3. O clado ((*L. chaquensis* + *L. ocellatus*) + (*L. pustulatus* + (*L. podicipinus* + (*L. natalensis* + *L. petersii*)))) apresentou um suporte de 60% e índice de Bremer igual a 5.

Os dados provenientes da anatomia larvária demonstram possuir sinal filogenético segundo o valor obtido através do PTP (*permutation test probability*) (P = 0.001). Esse valor indica que a chance de obtermos outros cladogramas tão ou mais curtos quanto os encontrados em nossas análises é de 0,1%. É importante ressaltar, que o teste analisa o conjunto de dados como um todo e não somente as topologias obtidas (FAITH, 1991).

3.2.2. Análise Combinada

De um total de 182 caracteres e 18 táxons, 18 caracteres foram constantes, 34 não informativos e 130 informativos. A análise resultou em 25 árvores mais parcimoniosas (cada uma com 487 passos). O cladograma de consenso estrito (Fig. 51) apresentou 557 passos, índice de consistência de 0.4722, índice de consistência excluindo os caracteres não informativos de 0.4247 e índice de retenção de 0.3099.

O monofiletismo do gênero *Leptodactylus* foi mantido, mas as relações entre as espécies apresentaram baixa resolução com a presença de politomias. Entretanto, a estreita relação entre as espécies pertencentes ao grupo de *L. fuscus*, *L. ocellatus*, *L. melanotus* e *L. pentadactylus* foi mantida.

Trinta e cinco caracteres com mudanças não ambíguas sustentaram o clado do gênero *Leptodactylus* (Fig. 51). Destes, 12 caracteres são oriundos do trabalho de Ponsa (2008) (caractere matriz II: estado): linha cefálica lateral distinta (2:0), dorso sem a presença de tubérculos brancos (9:0), membranas interdigitais baixas (10:1), *pars facialis* da maxila terminando no nível do neopalatino (38:1), extremidade anterior da maxila com uma projeção lateral (41:1), entre oito a 13 dentes vomerianos (64:2), ala anterior do vômer ampla (66:0), vômer sobreposto ao neopalatino (67:1), ramo ótico do esquamosal alcança a margem da crista parótica (70:1), *mesosternum* presente (83:0), cinco elementos carpais (85:0) e falanges terminais arredondadas e bifurcadas (87:1). Dos 23 caracteres provenientes da anatomia larvária apenas seis dos encontrados na análise anterior (apenas com os caracteres larvários) se repetiram: (27:0), (43:1), (44:1), (65:1), (70:1) e (77:1); três se repetiram, mas com estados diferentes; quatro não ocorreram novamente e três ocorreram como mudanças ambíguas. São eles (caractere na matriz I [caractere na matriz II]: estado): papilas infralabiais mediais em número de duas e com as bases fusionadas (101[3]:3), papilas linguais de tamanhos diferentes (106[8]:1), quantidade de papilas (por lado) delimitando a arena do assoalho bucal (111[13]:1), poucas projeções na margem posterior do velum ventral (116[18]:0), presença de uma crista na arena pré-nasal (118[20]:2), parede anterior das narinas alta e com projeção medial distinta (121[23]:3), arena pós-nasal pequena (125[27]:0), papilas laterais da crista cônicas ou triangulares (129[31]:0), quantidade de papilas (por lado) limitando a arena do teto bucal (133[35]:1), projeções pouco proeminentes na margem posterior do velum dorsal (137[39]:1), zona glandular do velum dorsal bem desenvolvida (139[41]:2), na anatomia bucal interna; e, fusão ventromedial dos corpos da suprarrostral mais estreita que os corpos (141[43]:1), presença de projeções ventrolaterais nos corpos da suprarrostral (142[44]:1), corpos e alas fusionados dorsolateralmente (143[45]:1), largura o condrocânio representando entre 85 e 90% de seu comprimento (150[52]:1), fontanela frontoparietal subdividida em uma frontal e duas parietais (155[57]:1), *processus anterolateralis* da crista parótica grande e triangular (159[61]:1), ligação do *p. ascendens* do tipo intermediária (logo atrás do *f. oculomotorium*) (162[64]:1), margem posterior do *p. ascendens* formando um ângulo entre 81 e 90° em relação à caixa craniana (163[65]:2), *comissura quadratoorbitalis*

presente (168[70]:1), *p. urobranchialis* grande (175[77]:1), processo lateral da ceratohial de formato retangular (176[78]:3) e *p. branchialis anterior* proeminente e com ápice em formato de gancho (181[83]:0), no condrocrânio.

A topologia da árvore de consenso da maioria (Fig. 52) é mais semelhante à encontrada nas análises apenas com os caracteres da anatomia larvária, com um grande clado composto pelas espécies dos grupos de *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* e outro clado composto pelas espécies do grupo de *L. pentadactylus*. A análise de *bootstrap* da árvore e consenso estrito suportam o clado do gênero *Leptodactylus* em 96%. Não obtivemos, contudo, valores robustos nos índices de Bremer.

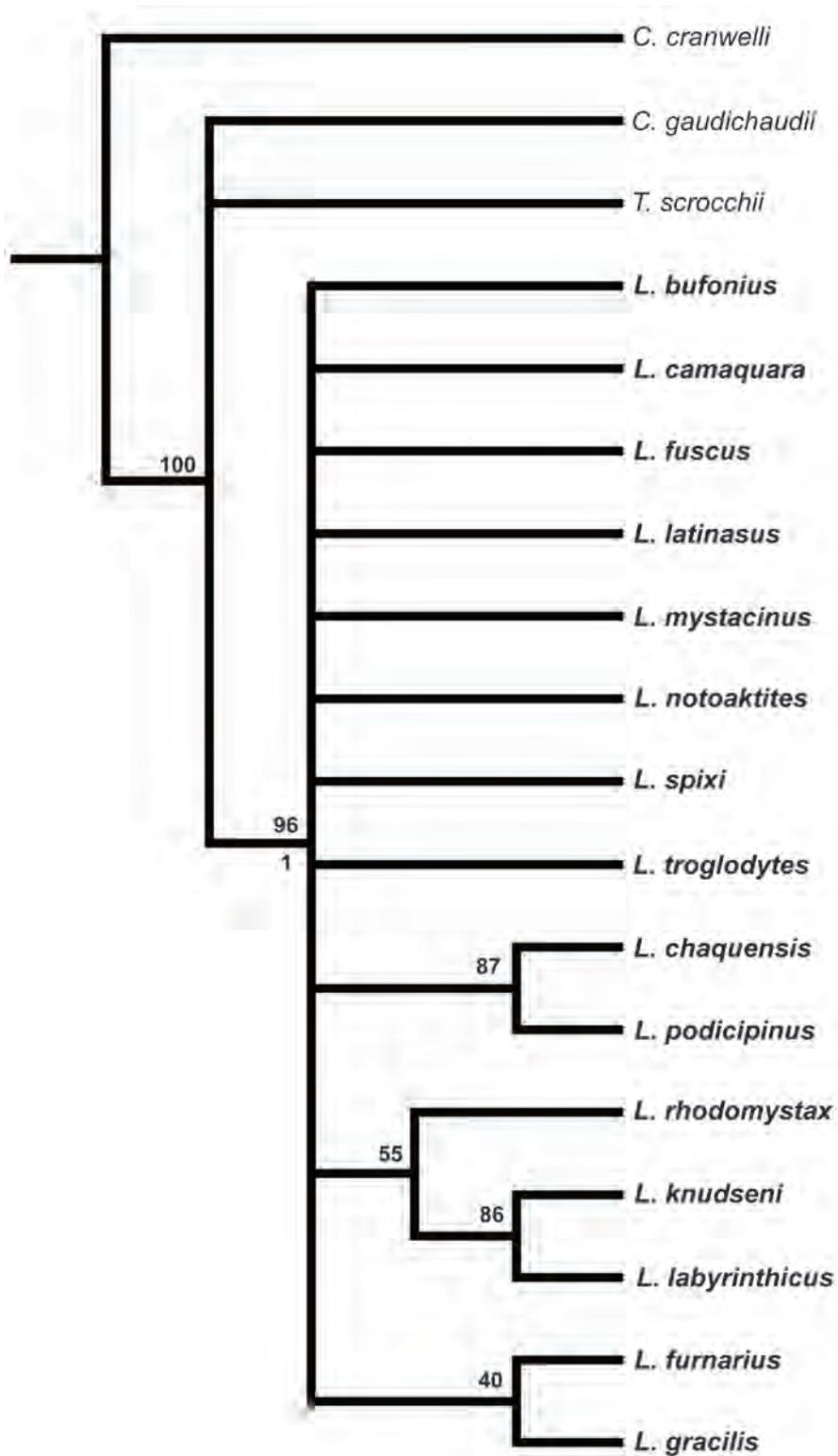


Figura 51. Cladograma de consenso estrito da análise de parcimônia resultante da análise de 84 caracteres larvários e 98 caracteres da análise de Ponssa (2008) (Comprimento = 557, CI = 0, 4722 e RI = 0, 3099). Os números indicam os valores de suporte dos ramos, acima dos nós os valores de *bootstrap* provenientes de 10000 replicações e abaixo os valores de Bremer.

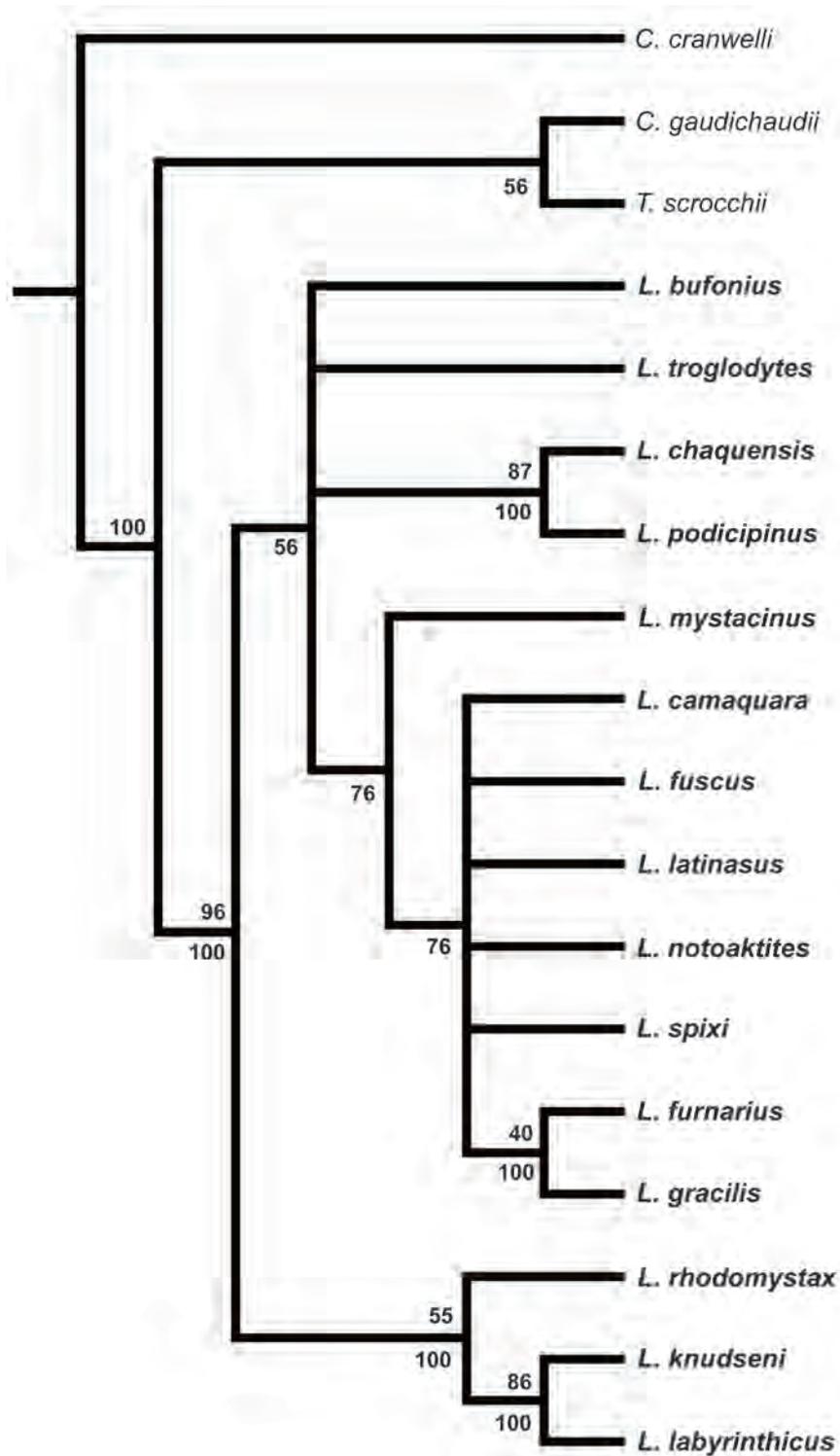


Figura 52. Cladograma de 50% da regra da maioria da análise de parcimônia resultante da análise de 84 caracteres larvários e 98 caracteres da análise de Ponssa (2008) (Comprimento = 511, CI = 0,58 e RI = 0,55). Os números acima dos nós indicam o valores de suporte dos ramos, *bootstrap*, provenientes de 10000 replicações. Os números abaixo dos ramos indicam as frequências dos nós.

4. DISCUSSÃO

Caracteres Morfológicos Larvários

Observação e Fotodocumentação das Estruturas Bucais Internas

Uma das maiores dificuldades nos estudos de anatomia bucal interna de girinos reside no fato da difícil visualização de suas estruturas. É difícil dissecar e mais ainda observar essas estruturas na lupa sem o auxílio de algo que melhore a visualização. Desde Wassersug (1976), que propôs um procedimento de dissecação, o método mais empregado para se acessar esses caracteres é a Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) (WASSERSUG & HEYER, 1988; d'HEURSEL, 2004; RAMÓN FORMAS & BRIEVA, 2004; VERA CANDIOTI, 2005; d'HEURSEL & HADDAD, 2007; de SÁ *et al.*, 2007a; de SÁ *et al.*, 2007b; MIRANDA & FERREIRA, 2008; MIRANDA & FERREIRA, 2009). Este método permite uma excelente visualização das estruturas, contudo, é caro e necessita de aparelhos específicos para a sua execução. Um método alternativo que vem sendo empregado por pesquisadores brasileiros (SPIRANDELI-CRUZ, 1991; BILATE *et al.*, 2006; PRADO, 2006; VIEIRA *et al.*, 2007) é corar as peças bucais com uma solução de Azul de Metileno a 1% , esse corante acentua principalmente as regiões secretoras de muco (SPIRANDELI-CRUZ, 1991), e proceder a visualização das estruturas em microscópio estereoscópico. É um método barato, rápido e que permite uma razoável visualização das estruturas, mas nem todas as estruturas ficam visíveis e o processo de fotodocumentação não produz boas imagens. Magalhães *et al.* (2008) propuseram que a coloração fosse feita com Sudan Black B, apesar da boa visibilidade que este corante apresentou (como pode ser visto nas Figuras 15A e 15B) ele também não corou todas as estruturas.

Durante a execução do trabalho foram feitos testes com outros corantes e os que produziram melhores resultados, seja por corarem um grande número de estruturas ou por permitirem uma boa fotodocumentação, foram o Azul de Bromofenol e uma solução contendo Azul de Metileno e Sudan Black B. Esses corantes deixam visíveis todas as estruturas acessadas neste tipo de estudo e coram mesmo a zona glandular (como pode ser visto nas Figuras 16C, 29F e 32D), estrutura pouco destacada pelo azul de metileno e de difícil delimitação mesmo através da microscopia eletrônica de varredura. A opção da técnica de dissecação e fotodocumentação com os espécimes submersos em água, também contribuiu para a qualidade do material analisado. Com a utilização desta técnica eliminamos e/ou diminuimos consideravelmente a dessecação do material, a colabação das estruturas, o rompimento de estruturas delicadas e a presença de reflexos (SEBBEN, 2007). A utilização desses corantes aliados à técnica de dissecação com imersão são opções rápidas e de baixo custo para estudos anatômicos em girinos e recomendamos a sua utilização em futuros trabalhos.

Características Anatômicas de Girinos do Gênero *Leptodactylus*

Wassersug & Heyer (1988) analisaram a anatomia bucal interna de girinos de oito espécies do gênero *Leptodactylus*. Com base em suas análises eles descreveram as características anatômicas consideradas como diagnósticas para o grupo, tais como: papilas infralabiais pequenas e simples; número de papilas linguais variando entre zero e quatro; papilas das arenas do assoalho e teto bucal e papilas laterais da crista em pouco número e simples; glote descoberta; arena pré-nasal ampla e apresentando uma crista transversal; coanas dispostas transversalmente; uma ou duas papilas pós-nasais de cada lado e uma pequena crista mediana. Em nossas análises encontramos algumas diferenças nesses padrões. As papilas infralabiais apesar de serem pequenas e simples na maioria das espécies estudadas, mostram um padrão mais complexo em *L. riveroi*. O número de papilas delimitando a arena do assoalho bucal apresentou uma grande variação, sendo que as espécies de *L. natalensis*, *L. ocellatus*, *L. petersii*, *L. podicipinus* e *L. pustulatus* apresentaram uma maior quantidade de papilas. *Leptodactylus podicipinus*, apresentou um grande número de papilas no assoalho bucal como um todo e por isso foi considerada aqui. As espécies alocadas tipicamente nos grupos de *L. fuscus* e *L. pentadactylus* (HEYER, 1969) e a espécie *L. chaquensis* apresentaram uma menor quantidade de papilas, sendo que o número mínimo de papilas limitando a arena do assoalho bucal observada para o gênero foi quatro. A redução na quantidade de papilas limitando a arena do teto bucal é uma característica bastante difundida no gênero, chegando à extremos de total ausência como em *L. riveroi*. As espécies pertencentes ao grupo *L. pentadactylus* têm por característica apresentar papilas laterais da crista pequenas. Apesar, da ausência dessa estrutura ter sido relatada por de Sá *et al.* (2007a) para girinos de *L. pustulatus*, a mesma foi observada em girinos da mesma espécie provenientes de região próxima à localidade tipo (Fig. 48) ficando assim mantida a presença dessa estrutura em todas as espécies do gênero já analisadas. Todas as espécies de *Leptodactylus* já analisadas, à exceção de *L. riveroi*, apresentaram uma crista na arena pré-nasal. Essa mesma espécie também é caracterizada por apresentar três papilas pós-nasais de cada lado, aumentando a variação desse caractere no gênero.

Na região infrarrostral dos girinos de *Leptodactylus chaquensis*, *L. labyrinthicus*, *L. ocellatus* e *L. podicipinus* foram observadas a presença de protuberâncias esféricas em sua porção anterior. Elas diferem das papilas em sua morfologia e por isso foram consideradas em separado. O girino de *L. riveroi* apresenta pequenas pústulas dispostas nessa mesma região. O número de papilas infralabiais encontradas variou entre três a cinco papilas. A variação da quantidade de papilas linguais se manteve igual a apresentada por Wassersug & Heyer (1988). A presença de uma papila lingual ou mesmo a sua ausência parece ser uma característica apresentada pelos girinos das espécies alocadas no grupo de *L. melanonotus* (WASSERSUG & HEYER, 1988; de SÁ *et al.*, 2007a; MIRANDA & FERREIRA, 2009, este trabalho), contudo o conhecimento sobre essas espécies ainda é muito incipiente para confirmar esse pressuposto. O girino de *L. riveroi* é a única espécie do gênero a apresentar duas papilas linguais. Apenas a espécie *L. marmoratus*

(alocada no grupo de espécies de *L. marmoratus*) tem a sua microanatomia bucal conhecida (WASSERSUG & HEYER, 1988). Essa espécie apresenta duas pústulas no rudimento lingual, sugerindo que a redução das estruturas bucais pode também ser uma característica para esse grupo. Nas demais espécies analisadas a quantidade de três ou quatro papilas prevaleceu, sendo que a presença de quatro papilas está restrita à girinos pertencentes ao grupo de *L. fuscus*; neste grupo também foram observados girinos com três papilas linguais (de SÁ *et al.*, 2007b).

Uma zona glandular bem desenvolvida é relatada para girinos com hábitos suspensívoros e que se alimentam de partículas pequenas. O muco produzido nessa região é responsável por agregar e carrear as partículas alimentares retiradas do ambiente. Sendo assim, girinos com outros modos alimentares podem apresentar redução ou até mesmo não apresentar esse tecido secretor (WASSERSUG, 1980). Esse tecido é reduzido no assoalho bucal de todas as larvas de *Leptodactylus*, estando restrito à uma estreita porção posterior do velum ventral (em *L. podicipinus* e *L. pustulatus*), e na maioria das espécies apenas nas projeções do bordo velar. No teto bucal esse tecido é bem desenvolvido, exceto nas espécies do grupo de *L. pentadactylus*, para as quais é relatada a carnivoría facultativa e a alimentação por ovos de ninhos hetero- e/ou coespecíficos como modo alimentar (MUEDEKING & HEYER, 1976; CARDOSO & SAZIMA, 1977; WASSERSUG & HEYER, 1988; HERO & GALATTI, 1990; MAGNUSSON & HERO, 1991; AGOSTINHO *et al.*, 2002; PRADO *et al.*, 2005; SILVA *et al.*, 2005).

No geral a anatomia bucal dos girinos de *Leptodactylus* é bem semelhante e apresenta duas características marcantes: a grande quantidade de estruturas e a redução (no tamanho e na quantidade) das estruturas bucais. A grande quantidade de estruturas, seja no número de papilas ou mesmo na presença de zonas secretoras de muco, é claramente percebida nas espécies de hábitos mais aquáticos (*L. natalensis*, *L. ocellatus*, *L. petersii*, *L. podicipinus* e *L. pustulatus*). Essas espécies têm por característica ovipositar na beira de corpos d'água, sendo que os girinos se desenvolvem totalmente em meio aquático (HEYER, 1969). Os girinos são encontrados em corpos d'água lênticos com grande quantidade de substrato e matéria em suspensão da qual devem se alimentar (SPIRANDELI-CRUZ, 1991). Sendo assim, a grande quantidade de papilas e a presença de uma ampla zona glandular devem contribuir para a seleção e a captura dessas partículas alimentares. A redução das estruturas bucais é particularmente forte nos girinos de *L. knudseni*, *L. labyrinthicus* (MIRANDA & FERREIRA, 2008), *L. rhodomystax*, *L. vastus* (VIEIRA *et al.*, 2007), *L. riveroi* e *L. marmoratus* (WASSERSUG & HEYER, 1988). Para as quatro primeiras essa redução nas estruturas parece estar correlacionada à macrofagia e à carnivoría facultativa. Com uma dieta composta por itens grandes não é necessária a presença de uma rede de “triagem” (papilas) e captação (zona glandular) bem desenvolvidas. *Leptodactylus riveroi* apresenta comportamento gregário (LIMA, 1992), comportamento esse também conhecido para *L. ocellatus* (ANDRADE, 1987) e que Spirandeli-Cruz (1991) relacionou com o fato de que ao se deslocarem os girinos promovem o revolvimento do substrato e se alimentam das partículas que ficam em suspensão. Portanto, era de se esperar que essa espécie apresentasse um padrão mais semelhante às espécies dos grupos de *L. ocellatus* e *L. melanonotus*, mas não

é isso que ocorre. De fato, a relação de *L. riveroi* com as outras espécies do gênero permanece incerta, sendo classificada como uma espécie intermediária entre os grupos de *L. melanotus* e *L. ocellatus* (HEYER & PYBURN, 1983). O girino de *L. marmoratus* é nídicola (ALTIG & JOHNSTON, 1989), ou seja, os girinos com esse tipo de desenvolvimento são caracterizados por não se alimentarem. Assim, a simplificação das estruturas bucais, nesse caso, parece estar relacionada ao desenvolvimento embrionário (WASSERSUG & HEYER, 1988). A descrição dos caracteres anatômicos de outras espécies deste grupo é essencial para entender os padrões da anatomia interna nesse grupo e no gênero *Leptodactylus*.

As variações intraespecíficas e intrapopulacionais em *Leptodactylus* se igualaram àquelas observadas entre o lado esquerdo e o direito de um mesmo indivíduo (WASSERSUG & HEYER, 1988). A quantidade de pústulas distribuídas nas arenas do assoalho e do teto bucal e a quantidade de papilas limitando as mesmas, bem como a presença de pústulas ou papilas na região anterior às bolsas bucais, foram os caracteres que mais apresentaram variações. Entretanto, segundo Wassersug & Heyer (1988) essas variações são esperadas. A quantidade precisa de tais estruturas não deve ser utilizadas para fins taxonômicos, entretanto, o contraste entre as variações (extensões) observadas pode ser utilizado para tal fim. No que diz respeito às pústulas ou papilas anteriores às bolsas bucais, esses mesmos autores relataram a dificuldade da observação desses caracteres e a dificuldade em diferenciar essas papilas das que delimitam a arena do assoalho bucal. No mesmo artigo, eles também recomendaram a não utilização desses caracteres em trabalhos taxonômicos. As características observadas foram relatadas aqui, mas, devido a esse fato não foram incluídos nas análises filogenéticas.

Neste trabalho também pudemos observar variações interpopulacionais na anatomia bucal para aquelas espécies em que mais de uma localidade foi amostrada (*L. chaquensis*, *L. fuscus*, *L. mystacinus*, *L. ocellatus*, *L. podicipinus* e *L. troglodytes*). *Leptodactylus chaquensis* e *L. ocellatus* apresentaram variação nas papilas infralabiais. Na primeira espécie, as populações da Argentina apresentaram quatro papilas infralabiais, enquanto a população proveniente de Corumbá, Mato Grosso do Sul no Brasil apresentou três papilas infralabiais. Em *L. ocellatus*, as populações do Paraná, São Paulo e Roraima apresentaram três papilas, enquanto a população de Seropédica no Rio de Janeiro apresentou cinco papilas infralabiais. Contudo é importante ressaltar que os girinos provenientes desta região foram considerados como tendo cinco papilas infralabiais pois, além das protuberâncias já referidas anteriormente, eles também apresentaram projeções mais altas localizadas logo atrás dessas estruturas. Apenas as populações de *L. ocellatus* apresentaram variação na quantidade de papilas linguais, sendo que as populações do Paraná, São Paulo e Roraima apresentaram quatro papilas linguais e a população de Seropédica três papilas linguais. A quantidade de pústulas dispersas na arena do assoalho bucal mostrou-se um caractere bastante variável e todas as espécies referidas acima apresentaram tal variação. A quantidade de papilas limitando a arena do assoalho bucal variou nas populações de *L. fuscus*, sendo que os girinos da população de Chapada dos Guimarães no Mato Grosso apresentaram uma maior quantidade de papilas limitando a arena (MIRANDA & FERREIRA, 2009). Diferenças

na altura da parede posterior da narina foram observadas nos girinos de *L. mystacinus* e *L. podicipinus* (MIRANDA & FERREIRA, 2009). Os girinos de *L. mystacinus* provenientes da Argentina também apresentaram um par a mais de papilas pós-nasais que aqueles coletados no Distrito Federal no Brasil. A crista mediana teve por característica ser relativamente pequena em todas as espécies analisadas (WASSERSUG & HEYER, 1988), contudo, o formato oscilou entre o semicircular e o triangular nas espécies de *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *L. troglodytes*. O formato das papilas laterais da crista apresentou variação nas populações de *L. ocellatus*, os girinos do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro apresentaram papilas complexas e ramificadas e os girinos de Roraima apresentaram uma papila lateral da crista em formato de quela. O formato da arena do teto bucal apresentada pelos girinos de *L. fuscus* e *L. podicipinus* oscilou entre o triangular e o trapezoidal. Diferenças na quantidade de pústulas dispersas na arena do teto bucal só foram observadas nos girinos de *L. podicipinus* (MIRANDA & FERREIRA, 2009). A presença dessas variações deixa clara a necessidade da realização de estudos interpopulacionais, uma vez que esses estudos, em sua maioria, concentram-se apenas nos adultos do gênero (CROMBIE & HEYER, 1983; HEYER, 2005; KOK et al., 2007). Langone & de Sá (2005) realizaram um trabalho tratando de variações na morfologia externa de girinos do grupo de espécies de *L. fuscus*, contudo, trabalhos envolvendo caracteres anatômicos internos inexistem.

Larson & de Sá (1998) analisaram a anatomia do condrocrânio de girinos de 22 espécies do gênero *Leptodactylus*. Em suas análises, eles descreveram 12 características comuns a todas as espécies. Nossos resultados corroboraram nove dessas características, são elas: a presença de um *processus posterior dorsalis* nas alas da suprarrostral; presença da crista parótica; *comissura quadratoorbitalis*; *p. dorsomedialis*, *p. ventromedialis* e *p. retroarticularis* presentes na cartilagem de Meckel; ceratobranquiais fusionadas à placa hipobranquial; espículas presentes sobre as ceratobranquiais I, II e III; *p. branchialis anterior* presente; palatoquadrado amplo e ligeiramente arredondado e cápsulas óticas representando aproximadamente 30% do comprimento do condrocrânio. Segundo Larson & de Sá (1998) a presença de uma cartilagem suprarrostral na qual os corpos estão fusionados entre si e às alas é uma característica dos girinos de *Leptodactylus*. No presente trabalho esta característica foi observada em todos os girinos analisados exceto em *L. riveroi*, nesta espécie as alas não estão fusionadas aos corpos. De acordo com esses mesmo autores o processo ótico larval não é apresentado por nenhum girino do gênero. O processo ótico larval se forma quando o *processus anterolateralis* funde-se completamente com a curvatura posterior do palatoquadrado (HAAS, 2003). A presença do processo ótico foi observada nos girinos de *L. riveroi* e *L. spixi*. O *p. quadratoethmoidalis* foi observado em todas as espécies, à exceção de *L. rhodomystax*. Entre os caracteres variáveis temos: a morfologia das cartilagens supra e infrarrostral; o tamanho, forma e grau de divergência entre as *cornua trabeculae*, formato do palatoquadrado; orientação e ponto de ligação do *processus ascendens*; presença ou ausência de uma *p. branchialis* fusionado (LARSON & de SÁ, 1998). Além destes, também podemos citar: presença de adostrais; morfologia da fontanela frontoparietal, a qual pode ser inteira ou estar subdividida em uma fontanela frontal e duas

parietais, ou em uma frontal e uma parietal como em *L. notoaktites* (de SÁ *et al.*, 2007b); tamanho e forma dos *p. anterolateralis* e *p. posterolateralis* da crista parótica; tamanho e forma do *p. urobranchialis*, morfologia e grau da divergência posterior das placas hipobranquiais; e, morfologia da superfície das ceratobranquiais.

A presença de uma infrarrostral robusta e *cornua trabeculae* curtas são consideradas modificações correlacionadas com uma dieta carnívora (de SÁ, 1994). De fato, ambas as características foram observadas nos girinos para os quais tal hábito alimentar é conhecido (*L. knudseni*, *L. labyrinthicus*, *L. vastus*) (MUEDEKING & HEYER, 1976; CARDOSO & SAZIMA, 1977; WASSERSUG & HEYER, 1988; HERO & GALATTI, 1990; MAGNUSSON & HERO, 1991; AGOSTINHO *et al.*, 2002; PRADO *et al.*, 2005; SILVA *et al.*, 2005). *Leptodactylus rhodomystax*, que também apresenta girinos carnívoros, só apresenta a segunda característica. A presença de *cornua trabeculae* mais curtas também foi observada em outras espécies para as quais não se tem conhecimento sobre o hábito alimentar dos girinos e, ainda para aquelas com larvas macrófagas ou suspensívoras, tais como: *L. petersii*, *L. riveroi* e *L. spixi*, colocando em dúvida a correlação dessa característica com o referido hábito alimentar.

O condrocânio apresentou menos variações intraespecíficas e intrapopulacionais do que a anatomia bucal interna. Os caracteres que apresentaram variação foram os processos da ceratobranquial, as ornamentações da placa etmoidal e a fusão dos elementos da infrarrostral. Variações interpopulacionais também foram observadas na morfologia do condrocânio. A população de *L. fuscus* de Monte Alegre (GO – Brasil) apresentou o *processus dorsalis posterior* das alas mais largo do que as outras duas populações analisadas. As adostrais foram observadas nas populações de *L. mystacinus* do Distrito Federal (Brasil) e de *L. troglodytes* de Monte Alegre (GO – Brasil), entretanto sua presença não foi observada nas populações de *L. mystacinus* da Argentina e de *L. troglodytes* de João Pessoa (PB – Brasil). Diferenças na razão entre a largura do condrocânio e seu comprimento foram observadas nas populações de *L. chaquensis*, *L. mystacinus* e *L. ocellatus*. A fontanela frontoparietal mostrou-se subdividida nos girinos de *L. ocellatus* do Paraná, São Paulo e de Roraima, mas não apresentou essa característica nos girinos de Seropédica (RJ – Brasil). O grau da extensão posterolateral do palatoquadrado se mostrou muito variável e diferenças foram observadas nas populações de *L. chaquensis*, *L. fuscus*, *L. mystacinus* e *L. ocellatus*. Diferenças no tamanho do *p. urobranchialis* foram observadas nas populações de *L. chaquensis*, *L. fuscus* e *L. ocellatus*; e no grau de fusão das placas hipobranquiais foram observadas nas populações de *L. fuscus*, *L. mystacinus* e *L. ocellatus*.

Essas diferenças observadas não são suficientes para se falar que as diferentes populações constituem na realidade novas espécies. Mas a presença dessas variações indica a necessidade de se fazer revisões taxonômicas nessas espécies, analisando não só os caracteres dos girinos como também dos adultos, além de dados moleculares (WYNN & HEYER, 2001). O que fica claro depois das análises dos dados obtidos neste trabalho é a necessidade de se conhecer melhor a anatomia larvária das espécies de anuros do gênero *Leptodactylus*, tanto com a descrição da

anatomia para aquelas em que nada é conhecido quanto com a realização de descrições desses caracteres em diferentes populações. Só assim será possível estabelecer um padrão anatômico confiável para o gênero.

Relações Filogenéticas no Gênero *Leptodactylus*

Wassersug & Heyer (1988) sugerem que os caracteres bucais larvários não sejam utilizados em análises filogenéticas. Esses autores já citados alegaram que a correlação da anatomia bucal interna com a ecologia larvária é muito forte no grupo e que por causa disso as chances de ter ocorrido paralelismos e convergências é grande e torna difícil a interpretação filogenética. Os autores, contudo, também alegaram que as características da anatomia bucal interna sugeriam alguns padrões filogenéticos (WASSERSUG & HEYER, 1988). A melhor maneira de se testar a aplicabilidade desse conjunto de caracteres em estudos filogenéticos é utilizá-los nas inferências filogenéticas, do contrário, os prováveis padrões filogenéticos ficarão somente na sugestão. Infelizmente, esse conjunto de dados não foi acessado em nenhuma das hipóteses filogenéticas já publicadas que utilizaram caracteres larvários (LARSON & de SÁ, 1998; MAGLIA *et al.*, 2001; HAAS, 2003; PUGENER *et al.*, 2003). Faivovich (2002) utilizou apenas dois caracteres da anatomia bucal interna em sua análise cladística de *Scinax*. Prado (2006) fez uma extensiva avaliação desses caracteres, mas a amostragem de táxons foi muito ampla para que inferências filogenéticas mais “refinadas” pudessem ser feitas. Esta é a primeira vez que esses dados são acessados com a finalidade de testar a sua contribuição para os estudos de inferência filogenética no gênero *Leptodactylus*. Quatro caracteres da anatomia bucal interna são sinapomorfias do gênero:

1. Arena do assoalho bucal triangular (caractere 10: estado 1).

Este estado de caractere é encontrado em girinos do gênero *Physalaemus* (WASSERSUG & HEYER, 1988; MIRANDA & FERREIRA, 2009), demonstrando que essa característica possa ter surgido antes ou mais de uma vez na evolução de Anura.

2. Projeções pouco proeminentes na margem posterior do velum ventral (17:1).

A presença e a morfologia dessas projeções é bastante variável entre girinos de diversos gêneros. E a característica dessa estrutura nos girinos de *Leptodactylus* é muito conservada. Para estudos mais abrangentes a codificação desse caractere merece ser revisada.

3. Arena pós-nasal do teto bucal pequena (27:0).

Este estado de caractere também é encontrado em girinos de outros gêneros (WASSERSUG & HEYER, 1988; MIRANDA & FERREIRA, 2009). Demonstrando que essa característica possa ter surgido antes na evolução de Anura.

4. Papilas laterais da crista pequenas (30:1).

Wassersug (1980) descreveu a ausência das papilas laterais da crista como uma característica das famílias tidas como basais em Anura (Pipidae, Rhinophrynidae, Microhylidae, Ascaphidae, Discoglossidae Bombinatoridae). Entretanto, Spirandeli-Cruz (1991) descreveu a

presença dessas estruturas em girinos de *Elachistocleis ovalis* e a ausência dessas estruturas também já foi relatada em girinos de *Ceratophrys cranwelli* (VERA CANDIOTI, 2005). Essas observações demonstram que esse caractere possa ter surgido mais de uma vez na história evolutiva de Anura e que sua presença ou ausência possa ser decorrente de eventos evolutivos múltiplos (MAGLIA *et al.*, 2001). Assim, a presença ou ausência desse caractere não implica uma história evolutiva comum. O que é certo é que a presença de um par de papilas laterais da crista foi observada em todos os girinos já analisados de *Leptodactylus*.

Nenhum dos caracteres analisados constituíram sinapormorfias para o restante dos grupos dentro de *Leptodactylus*. Dentre os 42 caracteres da microanatomia bucal interna analisados, 16 demonstram algum grau de convergência:

1. Presença de protuberâncias esféricas na porção anterior da infrarrostral (caractere 1: estado 1).

Este estado de caractere foi observado em girinos de *Leptodactylus chaquensis*, *L. ocellatus*, *L. podicipinus* e *L. labyrinthicus*. No que diz respeito às três primeiras espécies tal semelhança anatômica é esperada, mas a espécie de *L. labyrinthicus* está distantemente relacionada às outras. A convergência deste caractere provavelmente é resultante de eventos evolutivos aleatórios uma vez que as referidas espécies não ocupam o mesmo tipo de ambiente nem apresentam hábitos alimentares semelhantes (CARDOSO & SAZIMA, 1977; SPIRANDELI-CRUZ, 1991; AGOSTINHO *et al.*, 2002; PRADO *et al.*, 2005; SILVA *et al.*, 2005).

2. Papilas infralabiais mediais em número de duas e muito próximas uma da outra (3:2).

Este estado de caractere foi observado em girinos de *Leptodactylus natalensis*, *L. notoaktites*, *L. spixi* e *L. vastus*. A distribuição deste caractere não apresenta um padrão e referências na literatura correspondendo este caractere a características ecológicas dos girinos inexistem.

3. Papilas infralabiais quadrangulares (5:2).

Este estado de caractere apresenta-se bem difundido entre as espécies do gênero, mesmo entre aquelas não tão próximas.

4. Três papilas linguais (7:2).

Esta característica foi observada em girinos do clado do grupo de espécies de *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* e em girinos do clado de *L. pentadactylus*. Não é relatada nenhuma relação entre a ecologia larvária e a quantidade de papilas linguais.

5. Disposição das papilas linguais (9:1).

Uma característica observada nos girinos do grupo de *Leptodactylus pentadactylus* analisados foi a disposição da(s) papila(s) lingual(is) central(is) que são localizada(s) à frente das papilas laterais. Essa mesma característica foi observada também nos girinos de *L. spixi*.

6. Mais de 30 pústulas dispersas na arena do assoalho bucal (11:2).

Este estado de caractere apresenta-se bem difundido entre as espécies do gênero, mesmo

entre aquelas não tão próximas e também foi observado no grupo externo.

7. Projeções agrupando-se lateralmente nos limites do velum ventral (15:0 e 15:2).

A ausência e a diminuição da quantidade e do tamanho das estruturas de seleção (papilas infralabiais, linguais e das arenas) é relacionada à hábitos macrófagos e carnívoros. Assim a ausência destas projeções, e quando presentes apresentando-se com tamanho reduzido (pústulas), nos girinos do grupo de *L. pentadactylus* é esperada. Contudo, essas características também foram observadas nos girinos de *L. bufonius*, *L. camaquara*, *L. furnarius* e *L. spixi*. Espécies para as quais não se tem conhecimento sobre os hábitos alimentares.

8. Projeções proeminentes na margem posterior do velum dorsal (17:2).

Este estado de caractere é bem difundido entre as espécies do clado de *Leptodactylus fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus*. Contudo, também foi observada em girinos de *L. knudseni*.

9. Grande quantidade de projeções na margem posterior do velum ventral (18:1).

Observada nos girinos do grupo externo, particularmente em girinos de *Crossodactylus* e *Telmatobius* (WEBER & CARAMASCHI, 2006; VERA CANDIOTI, 2008) essa característica também é apresentada pelos girinos de *L. bufonius* e *L. vastus*.

10. Orientação das narinas em relação ao eixo médio do corpo (21:0 e 21:1).

Este caractere apresentou convergências em todos os estados observados e mostrou-se muito variável. Isto indica que talvez o caractere não indique relações de parentesco. Sendo assim, a utilização deste caractere em futuros trabalhos de sistemática deve ser feita com cautela.

11. Parede posterior das narinas baixa (24:0).

Característica compartilhada por todos os girinos do clado de *L. pentadactylus* e por *L. tapiti* e *L. spixi*. Nenhuma relação ecológica é relatada à este caractere.

12. Formato da crista mediana (28:0 e 28:2).

A crista mediana é relativamente pequena em todas as espécies de *Leptodactylus* já analisadas (WASSERSUG & HEYER, 1988), contudo, o seu formato apresentou-se convergente em nove das 22 espécies do gênero analisadas.

13. Margem da crista mediana (29:1 e 29:2).

O formato da margem da crista mediana também apresentou alta convergência entre as espécies analisadas. Esse resultado juntamente com o caractere citado anteriormente indica que essa característica anatômica apresenta-se pouco informativa e deve ser utilizada com cautela em futuras análises.

14. Arena do teto bucal quadrangular ou trapezoidal (33:3).

Este estado de caractere foi observado em sete espécies do grupo de *Leptodactylus fuscus*, em *L. labyrinthicus* e no grupo externo (*Telmatobius scrocchii*), demonstrando que esse caractere possa ter surgido mais de uma vez na história evolutiva de Anura (MAGLIA *et al.*, 2001).

15. Velum dorsal estreito (37:1).

Este estado de caractere foi observado em todas as espécies alocadas classicamente nos grupos de *L. ocellatus* e *L. melanonotus*, em *L. notoaktites* e *L. labyrinthicus*. Um estreitamento do velum bem como a presença de uma zona glandular pouco desenvolvida são características esperadas em girinos com hábitos alimentares macrófagos (WASSERSUG, 1980). Estes hábitos alimentares são observados nos girinos de *L. ocellatus* e *L. labyrinthicus* (CARDOSO & SAZIMA, 1977; SPIRANDELI-CRUZ, 1991; AGOSTINHO *et al.*, 2002; PRADO *et al.*, 2005; SILVA *et al.*, 2005). Para as outras espécies não há relato sobre os hábitos alimentares, se posteriormente comprovar-se semelhanças entre as dietas desses girinos, a suposição de que este caractere seja adaptativo será corroborada.

16. Zona glandular ocupando metade da superfície velar (41:1).

Este estado de caractere foi observado nos girinos de *Leptodactylus labyrinthicus*, *L. natalensis*, *L. riveroi* e *L. rhodomystax*. A redução dessa estrutura secretora nos girinos de *L. labyrinthicus* e *L. rhodomystax* é relatada à dieta (MUEDEKING & HEYER, 1976; CARDOSO & SAZIMA, 1977; WASSERSUG, 1980; WASSERSUG & HEYER, 1988; HERO & GALATTI, 1990; MAGNUSSON & HERO, 1991; AGOSTINHO *et al.*, 2002; PRADO *et al.*, 2005; SILVA *et al.*, 2005), para as outras espécies não se tem conhecimento sobre os hábitos alimentares dos girinos.

Os resultados encontrados são condizentes com a afirmativa de Wassersug & Heyer (1988) de que a ocorrência de paralelismos ou convergências nesse grupo de caracteres é grande. Mas, isso não descarta a importância de se incluir esses caracteres em estudos filogenéticos. Maglia *et al.* (2001) afirmam que é útil saber se algumas morfologias desenvolveram-se em paralelo, porque ajudam a reconhecer o potencial funcional ou ecológico das pressões (nas convergências) e podem ajudar a reconhecer a complexidade dos processos de desenvolvimento. As autoras também afirmam que o reconhecimento de paralelismos demonstra os padrões de desenvolvimento em que eles estão se desenvolvendo e podem providenciar *insights* úteis em homologias das morfologias dos adultos. Como os estudos filogenéticos utilizando esse conjunto de caracteres são poucos, mais estudos desse tipo devem ser realizados com o intuito de se verificar a real importância desses caracteres nas inferências filogenéticas em Anura.

Os caracteres larvários do condrocânio têm sido amplamente utilizados em estudos filogenéticos e são considerados mais conservados e menos sujeitos às ocorrências de paralelismo e convergências do que os caracteres da anatomia bucal interna (HAAS, 1997; LARSON & de SÁ, 1998; MAGLIA *et al.*, 2001; HAAS, 2003; PUGENER *et al.*, 2003). Em nossas análises obtivemos quatro caracteres do condrocânio como sendo sinapomorfias do gênero:

1. Fusão ventromedial dos corpos da suprarrostral mais estreita que os corpos (caractere 43: estado 1).

Larson & de Sá (1998) já haviam observado essa característica nas espécies de *Leptodactylus* analisadas por eles.

2. Presença de projeções ventrolaterais nos corpos da suprarrostral (44:1).

Estas projeções estão presentes nos girinos de todas as espécies de *Leptodactylus* já

analisadas, o que varia entre elas é o tamanho. Girinos do clado de *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* (exceto *L. bufonius*) apresentam projeções pouco proeminentes. Nos girinos do clado de *L. pentadactylus* essas projeções são bem desenvolvidas e encontram-se fusionadas (característica observada nos girinos de *L. bufonius*).

3. Ângulo da margem posterior do *processus ascendens* formando um ângulo entre 70 e 80° com a caixa craniana (65:1).

Esta característica é observada em grande parte das espécies do gênero, exceto nos girinos classicamente alocados no grupo de *Leptodactylus fuscus*, nos quais a margem posterior do *p. ascendens* forma quase um ângulo perpendicular à caixa craniana (LARSON & de SÁ, 1998).

4. Processo lateral da ceratobranquial triangular (78:1).

Este caractere foi acessado pela primeira vez e mais observações são necessárias para entender como é a sua distribuição. Este estado só não foi observado nos girinos de *L. riveroi* e nos girinos do clado de *L. pentadactylus*.

O clado composto pelas espécies alocadas classicamente nos grupos de *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* foi suportado por uma sinapomorfia:

1. Extensão posterolateral do palatoquadrado alcançando o nível de ligação do *processus ascendens* à caixa craniana (caractere 63: estado 1).

O clado composto pelas espécies *L. knudseni*, *L. labyrinthicus* e *L. vastus* também foi suportado por uma sinapomorfia:

1. Corpos e alas da suprarrostral com a mesma largura (caractere 47: estado 0).

Dentre os 42 caracteres, do condrocânio, analisados 22 demonstraram algum grau de convergência, demonstrando que ao contrário do que se pensava eles não são mais conservados que os caracteres da microanatomia bucal:

1. Presença de projeções ventrolaterais bem desenvolvidas, corpos e alas são fusionados ventralmente (caractere 44: estado 2).

Esta é uma característica compartilhada pelos girinos do clado de *Leptodactylus pentadactylus*, mas também foi observada nos girinos de *L. bufonius*. Larson & de Sá (1998) também observaram essa mesma estrutura em outros girinos do grupo fenético de *L. fuscus* (*L. albilabris* e *L. longirostris*). Nenhuma relação de semelhança é relatada para essas espécies, assim, a distribuição do caractere no gênero parece ocorrer de forma aleatória.

2. Amplo espaço entre os corpos da suprarrostral (49:1).

No geral o espaço entre os corpos da suprarrostral é estreito, mas as espécies de *L. chaquensis* e *L. ocellatus* apresentam um amplo espaço entre eles. As duas espécies são semelhantes morfologicamente e filogeneticamente bem próximas. Essa característica também é compartilhada pelos girinos de *L. riveroi*, mas, apesar da sugestão de que seria uma espécie intermediária entre os grupos fenéticos de *L. ocellatus* e *L. melanonotus* (HEYER & PYBURN, 1983), nossas análises indicam que a espécie é mais basal em relação às outras espécies do gênero. Sugerindo uma convergência aleatória para esse caractere, uma vez que a referida

espécie não apresenta semelhanças morfológicas e/ou ecológicas com as outras duas espécies.

3. Presença das adostrais (51:1).

A presença ou ausência das adostrais não parece estar relacionada a uma herança comum. Uma vez que tanto a presença quanto sua ausência foi observada em espécies distantes filogeneticamente (nos grupos interno e externo).

4. Largura do condrocânio representando mais de 90% do seu comprimento (52:2).

Este estado de caractere foi observado no grupo externo (girinos de *Alsodes* e *Ceratophrys cranwelli*), em alguns girinos do clado *Leptodactylus fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* e no girino de *L. knudseni* e parece estar mais relacionada com o tamanho dos girinos do que com uma história de herança comum.

5. Comprimento da cápsula ótica representando 30% ou mais do comprimento do condrocânio (54:1).

Encontra-se bem distribuído entre as espécies do gênero e não está relacionado com o tamanho dos girinos, sendo encontrado tanto nos girinos menores (*Leptodactylus riveroi*, *L. bufonius*, *L. camaquara*, *L. petersii*, *L. pustulatus*, *L. notoaktites* e *L. gracilis*) quanto nos maiores (*L. knudseni*).

6. Presença e formato de ornamentações na placa etmoidal (caractere 55).

Este caractere apresentou muita convergência e polimorfias entre as espécies analisadas. Sua utilização em estudos futuros deve ser vista com cautela.

7. Divergência entre as *cornua trabeculae* estreita, representando menos de 10% da largura do condrocânio (56:0).

Este estado de caractere foi observado no grupo externo, no clado de *Leptodactylus fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* e no girino de *L. labyrinthicus*.

8. Fontanela frontoparietal subdividida em uma fontanela frontal e duas parietais (57:1).

Este estado de caractere foi observado no grupo externo (girinos de *Alsodes verrucosus*), no clado de *Leptodactylus fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* e nos girinos de *L. labyrinthicus* e *L. rhodomystax*. Parece estar relacionado ao desenvolvimento larvário e não necessariamente representa uma relação de herança em comum.

9. Mais de 1/3 da abertura do *foramen prooticum* é visível em vista lateral (58:1).

Este estado de caractere foi observado nos girinos de *Leptodactylus chaquensis*, *L. natalensis*, *L. podicipinus*, *L. spixi*, *L. knudseni* e nos girinos de *Alsodes* (grupo externo). Todas as outras espécies (exceto *L. riveroi*) apresentaram um *f. prooticum* com abertura pequena em vista lateral. O caractere parece não estar relacionado ao tamanho do girino, mas, como o conhecimento sobre essa estrutura é falho torna-se necessária a análise de outras espécies para entender o seu padrão de distribuição.

10. *Foramen opticum* maior que o *f. oculomotorium* (59:0).

Presente em algumas espécies do clado de *Leptodactylus fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* e também no girino de *L. labyrinthicus*. Parece não estar relacionado ao tamanho

ou à qualquer outra semelhança ecológica entre as espécies.

11. *Cornua trabeculae* representando mais de 20% do comprimento do condrocrânio (60:1).

Característica observada nos girinos do grupo externo (*Alsodes*) e em ambos os clados do gênero. As variações foram minimizadas pela codificação adotada, para estudos envolvendo uma maior diversidade de espécies uma nova codificação será necessária e poderá vir a elucidar o padrão evolutivo deste caractere.

12. *Processus anterolateralis*, da crista parótica, pequeno e triangular (61:0).

Este estado foi observado nos girinos de *L. podicipinus* e *L. petersii*, os quais são muito semelhantes entre si e compartilham muitas características. Também foi observado no girino de *L. rhodomystax*. Como entre as primeiras espécies e esta última não há muitas semelhanças morfológicas nem ecológicas, a convergência neste caractere deve corresponder a eventos evolutivos múltiplos.

13. *Processus posterolateralis*, da crista parótica, distinto (62:0).

Amplamente distribuído entre as espécies analisadas. Como este processo é mais delgado em relação ao citado anteriormente, sua utilidade tem que ser vista com certa cautela, tanto pela dificuldade da visualização da estrutura quanto pelos riscos de perda e/ou danificação da mesma durante o processo de diafanização.

14. Extensão posterolateral do palatoquadrado (63:2 e 62:3).

A codificação deste caractere foi a mesma utilizada por Larson & de Sá (1998). Os estados de caractere 0, 1 e 4 mostraram-se informativos e não apresentaram convergências em nossas análises. Já os estados 2 e 3 mostraram-se muito convergentes, tanto no grupo interno quanto no externo, sugerindo que talvez uma modificação na codificação seja necessária para clarificar os padrões deste caractere no gênero.

15. Presença de projeções triangulares nas margens anterolaterais da *cornua trabeculae* (68:1).

Caractere com alto grau de convergência e em alguns casos polimorfismos. Portanto, sua posterior utilização em novas análises deve ser vista com cautela.

16. *Processus muscularis quadrati* tem 2/3 da largura da *pars articularis quadrati* (69:1).

Leptodactylus rhodomystax compartilha a presença desse estado de caractere com algumas espécies do clado de *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* e com girinos do grupo externo (*Alsodes* e *Crossodactylus*). O formato das duas estruturas é semelhante em todas as espécies analisadas. Larson & de Sá (1998) utilizaram uma codificação diferente para o caractere. Esses autores levaram em consideração a visibilidade da *pars articularis quadrati* em relação ao *p. muscularis quadrati* em vista lateral. Entretanto, a observação dessa característica mostrou-se muito subjetiva e por isso preferimos modificar a codificação. Os resultados referentes à este caractere demonstram a convergência e o alto grau de paralelismos apresentado por ele, sendo assim, se não for possível em novas análises proceder uma nova codificação recomendamos que

o mesmo não seja utilizado.

17. Presença de uma *comissura quadratoorbitalis* (70:1).

Este estado de caractere foi observado em todas as espécies de *Leptodactylus* já analisadas, contudo, também está presente nos girinos do gênero *Telmatobius*. Isso sugere que essa característica possa ter surgido antes ou mais de uma vez na evolução de Anura.

18. Cópula II maior que a *pars reuniens* (74:2).

A relação entre o tamanho dessas estruturas mostrou-se muito convergente, tanto no grupo interno quanto no externo. Não se nega, entretanto, a ocorrência de variações e o fato de que os outros dois estados desse caractere mostraram-se consistentes.

19. *Processus urobranchialis* grande (77:1).

O tamanho do *p. urobranchialis* demonstrou ser um caractere pouco informativo e com alto grau de convergência. Sua utilização em análises futuras deve ser vista com cautela.

20. *Processus anterior hyalis* e *p. posterior hyalis* têm o mesmo tamanho (79:1).

Leptodactylus knudseni compartilha esse estado de caractere com mais algumas espécies do clado de *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus*. Apesar da convergência observada, no geral este caractere foi informativo.

21. *Processus branchialis* fechado (82:1).

Esse caractere foi relatado por Larson & de Sá (1998), segundo esses autores todas as espécies de *Leptodactylus* pertencentes aos grupos de espécie de *L. fuscus* e *L. pentadactylus* apresentam um *p. branchialis* aberto e as espécies dos grupos de *L. ocellatus*, de *L. melanonotus* e os girinos de *L. riveroi* e *L. silvanimbus* apresentam um *p. branchialis* fechado. Essa relação foi mantida com base em nossas análises, entretanto, como em nossas análises os grupos de *L. ocellatus* e de *L. melanonotus* formaram um clado juntamente com as espécies do grupo de *L. fuscus* convergências em relação a esse caractere foram observadas. Talvez a presença dessa estrutura esteja relacionada com a ecologia larvária uma vez que os girinos são semelhantes morfológicamente e apresentam ecologias semelhantes, entretanto, como não há relatos relacionando essa estrutura às características ecológicas dos girinos, não é possível afirmar que essa convergência seja adaptativa.

22. Superfície das ceratobranquiais cobertas por projeções apenas no terço posterior (84:2).

Este estado de caractere pode ter surgido mais cedo na história evolutiva do gênero *Leptodactylus* (o que poderia ser corroborado pela presença desse estado de caractere nos girinos de *L. riveroi* e *L. rhodomystax*). Mas, também pode ter surgido mais de uma vez ao longo da história evolutiva do grupo já que está presente em *L. petersii* (no clado de *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanonotus*) e *L. labyrinthicus* e *L. knudseni* no clado de *L. pentadactylus*.

A diferença mais marcante entre as hipóteses filogenéticas expostas aqui e as publicadas anteriormente reside no fato do monofiletismo do grupo de espécies de *Leptodactylus fuscus* não ter sido corroborado. Larson & de Sá (1998) com base em 26 caracteres da morfologia do condrocânio identificaram dois grandes clados em *Leptodactylus* (*pentadactylus-fuscus* e

ocellatus-melanonotus) e sugeriram que o grupo de espécies de *L. pentadactylus* pudesse ser parafilético uma vez que duas espécies alocadas no grupo de *L. fuscus* (*L. albilabris* e *L. labrosus*) se mostraram mais proximamente relacionadas com as espécies do grupo de *L. pentadactylus* do que com quaisquer outras espécies do gênero. Em nosso trabalho não pudemos verificar essa afirmativa, pois as referidas espécies, que não ocorrem em território brasileiro, não foram amostradas. Contudo, nas análises de Ponssa (2008) foi demonstrada uma maior relação dessas mesmas espécies com as outras do grupo de *L. fuscus*. Em suas análises, Ponssa (2008) também identificou os mesmos dois grandes clados sugeridos por Larson & de Sá (1998) para o gênero. Com o grupo de *L. fuscus* sendo monofilético e mais estreitamente relacionado com o grupo de espécies de *L. pentadactylus*. Essas relações não foram corroboradas neste trabalho, em nossas análises foi possível identificar dois grandes clados no gênero: *fuscus-ocellatus-melanonotus* e *pentadactylus*. As espécies dos grupos de *L. ocellatus* e *L. melanonotus* mantiveram-se estreitamente relacionadas entre si, porém, estão inseridas dentro do grupo de *L. fuscus*. E esse grande clado mostrou-se estreitamente relacionado com o clado das espécies pertencentes ao grupo de *L. pentadactylus*. A espécie *L. rhodomystax* alocada no grupo de *L. pentadactylus* não ficou incluída no clado definido neste trabalho e mostrou-se basal em relação aos outros dois clados (*fuscus-ocellatus-melanonotus* e *pentadactylus*). *Leptodactylus riveroi* apresentou-se como sendo mais basal em relação as outras espécies do gênero, o que também não corrobora a sugestão de que essa espécie representaria a transição entre os grupos de *L. ocellatus* e *L. melanonotus* (HEYER & PYBURN, 1983; LARSON & de SÁ, 1998).

Heyer (1969) com base no comportamento, morfologia e ecologia dos adultos sugeriu que as espécies dos grupos de *L. melanonotus* e *L. ocellatus* eram mais próximas entre si, o grupo de *L. pentadactylus* seria em seguida o grupo mais relacionado a estes dois e o grupo de *L. fuscus* mais relacionado ao grande grupo formado por estes três. O grupo de *L. marmoratus* não apresentaria relações próximas com nenhum dos grupos anteriores. Ponssa (2008) amostrou duas espécies do grupo de *L. marmoratus* (*L. andreae* e *L. marmoratus*) e estas se mostraram distantemente relacionadas com as outras espécies do gênero e apresentaram uma posição basal em relação às outras espécies do gênero. Em nosso trabalho não amostramos nenhuma espécie do grupo e, portanto, não faremos comentários sobre os achados da autora. As comparações feitas entre as análises com caracteres larvários e a a topologia apresentada por Ponssa (2008) são limitadas devido às diferenças no tratamento dos dados. Ponssa (2008) tratou alguns caracteres de sua análise como ordenados e implementou em suas análises o método da pesagem sucessiva de caracteres (GOLOBOFF, 1993; GOLOBOFF, 1995), como essa metodologia ainda é muito criticada por muitos sistematas (TURNER & ZANDEE, 1995; KLUGE, 1997; GRANT & KLUGE, 2003) nós preferimos não adotá-la neste trabalho.

Grande parte dos estudos sistemáticos inclui principalmente dados derivados de espécimes adultos e/ou moleculares. Entretanto, conforme bem citado por Maglia *et al.* (2001), a morfologia de um organismo não está restrita somente à fase adulta ela é antes de mais nada parte de um processo contínuo de ontogenia que inclui diferentes formas, inclusive animais

bimodais. Seguindo essa premissa, alguns autores têm defendido e utilizado caracteres larvários em conjunto com os caracteres tidos como mais tradicionais (MAGLIA *et al.*, 2001; HAAS, 2003; GRANT *et al.*, 2006). Neste trabalho, realizamos uma análise filogenética incluindo ambos os grupos de caracteres disponíveis para o gênero (98 caracteres codificados por Ponssa, 2008) e os caracteres larvários apresentados aqui. Somente as espécies amostradas em ambos os trabalhos foram incluídas nessa análise. Nas novas análises os dois clados encontrados por nós nas análises com os caracteres larvários se repetiram (*fuscus-ocellatus-melanonotus* e *pentadactylus*), a diferença fica por conta da espécie *Leptodactylus rhodomystax* que passou a fazer do grupo de *L. pentadactylus* demonstrando que as características apresentadas pelo adulto foram importantes para determinar a relação de parentesco.

Diferentes conjuntos de dados podem gerar hipóteses filogenéticas diferentes, devido aos diferentes processos evolutivos que esses caracteres estão sujeitos (HILLIS, 1987), o que de fato ocorreu (mas não se descarta também a possibilidade de que as diferenças na metodologia possam ter influenciado nos resultados encontrados). Entretanto, quando os dois conjuntos de caracteres foram combinados a filogenia resultante mostrou-se congruente com a obtida a partir dos caracteres larvários. Hillis & Wiens (2000) sugerem a subamostragem de caracteres e/ou táxons como uma provável fonte de incongruências. Somente 15 espécies do gênero puderam ser incluídas nas análises e a quantidade de dados desconhecidos (*missing data*) provenientes da análise de Ponssa (2008) também é muito grande e pode ter influenciado nos resultados encontrados. É necessário que um maior número de espécies do gênero seja amostrado e que os caracteres sejam explorados em sua totalidade, tanto para produzir filogenias mais abrangentes quanto para entender a distribuição desses caracteres (larvários e dos adultos) em *Leptodactylus*. Até o momento nenhuma análise filogenética baseada em caracteres moleculares e com uma grande amostragem de espécies do gênero foi publicada. Contudo, uma análise já está sendo feita e deverá prover novos *insights* sobre as relações filogenéticas em *Leptodactylus* (Rafael de Sá, comunicação pessoal).

Alguns dos caracteres utilizados nas análises filogenéticas, tanto os provenientes deste trabalho quanto os codificados por Ponssa (2008), mostraram-se polimórficos e foram mesmo assim incluídos nas análises. A inclusão de caracteres polimórficos em análises filogenéticas não torna a matriz mais informativa. Na reconstrução da árvore o estado que determina um caminho mais parcimonioso é adotado em detrimento do outro e essa escolha é determinada pelos outros caracteres. Alguns autores têm codificado esses caracteres como desconhecidos (*missing data*) ou optado por excluí-los das análises (FARRIS, 1966; KLUGE & FARRIS, 1969), entretanto, ainda que os caracteres polimórficos sejam menos informativos do que os caracteres com estados fixos (WIENS, 1995) a utilização de uma codificação polimórfica é mais informativa do que simplesmente tratá-los como desconhecidos (WIENS, 2000). O autor cita o seguinte exemplo: se são observados os estados de caractere 1 e 2 em um determinado táxon, a colocação desse táxon em um clado com estado 0 é mais custosa do que colocá-lo em um clado com estados 1 ou 2. Os caracteres codificados como desconhecidos (*missing*

data) por outro lado, indicam que qualquer estado é possível. Ainda que ambas as codificações comportem-se de maneira semelhante em caracteres binários (WIENS, 2000), a utilização da codificação polimórfica pode ser útil em caracteres multiestado e faz mais sentido utilizá-la do que simplesmente ignorar os caracteres observados ou tratá-los como desconhecidos (*missing data*).

5. CONCLUSÕES

Uma característica marcante nos girinos do gênero *Leptodactylus* é a redução das estruturas bucais internas (em número e tamanho) e demonstra estar relacionada tanto à dieta quanto ao desenvolvimento embrionário.

Os caracteres da microanatomia bucal interna estão sujeitos às pressões ambientais e a ocorrência de convergências em alguns caracteres é comum. A quantidade de papilas delimitando a arenas do assoalho e teto bucal e a extensão do velum e das zonas glandulares demonstram ser caracteres mais sensíveis a essas pressões e podem estar fortemente relacionados à dieta. Assim, estes caracteres podem ser utilizados para se inferir os hábitos alimentares e podem auxiliar nos estudos ecomorfológicos, tais como estudos de partilha de habitats e distribuição das espécies em uma comunidade. Como a ecologia dos girinos das espécies que se mostraram mais proximamente relacionadas é também muito semelhante (p. ex. mesma dieta), ainda que estes caracteres mostrem-se altamente adaptativos essa adaptação é compartilhada e reflete uma história evolutiva em comum. Portanto, ainda que muito utilizem-se dessas observações para corroborar a exclusão ou a para ignorar esse conjunto de dados eles indicam uma história evolutiva e devem ser utilizados em estudos filogenéticos.

Os caracteres do condrocânio apresentaram menos variações, porém, apresentaram um maior número de convergências. Estes caracteres mostraram-se menos sujeitos às pressões ambientais e pouco relacionados com a ecologia dos girinos, sendo que os poucos relatos correlacionando as estruturas do condrocânio à dieta larvária não foram corroborados.

O monofiletismo do gênero *Leptodactylus* foi corroborado tanto pelos caracteres larvários quanto pelos caracteres codificados a partir de espécimes adultos. Apesar disso, as relações das espécies que compõem o gênero merecem ser estudadas mais a fundo, pois o monofiletismo e as relações entre os grupos de espécies propostos por Heyer (1969) e amplamente utilizados, não foram corroboradas. As características da anatomia bucal interna e do condrocânio apresentadas pelos girinos do clado de *L. pentadactylus* são bem semelhantes e consistentes demonstrando que este grupo é composto por espécies proximamente relacionadas. Nos girinos do clado de *L. fuscus*, *L. ocellatus* e *L. melanotus* o mesmo não ocorre, sugerindo que outros grupos de caracteres devem ser amostrados para clarificar as relações no grupo.

Os caracteres larvários se mostraram potencialmente úteis na reconstrução das relações filogenéticas e devem ser utilizados como uma fonte adicional de dados nos próximos trabalhos de inferência filogenética. É preciso também que o conhecimento sobre a morfologia larvária aumente. Ainda conhecemos muito pouco sobre a fase larvária das espécies de anuros viventes e os estudos anatômicos ainda que ocorram são pontuais. Com a realização de trabalhos de descrição e comparação das estruturas anatômicas, poderemos aferir e testar com maior clareza a contribuição desse conjunto de caracteres em estudos filogenéticos.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTINHO, C.A.; FORESTI, F.; LIMA, S.L.; JIM, J. Reproduction and population size of *Leptodactylus labyrinthicus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Russian Journal of Herpetology**, 9(1), 15-20. 2002.
- ALCADE, L. Descripción de la musculatura craneana en larvas de anuros de las familia Hylidae y Leptodactylidae. **Revista del Museo de la Plata, Zoología**, 16(108), 1-12. 2005.
- ALCADE, L.; NATALE, G.S.; CAJADE, R. The tadpole of *Physalaemus fernandezae* (Anura: Leptodactylidae). **Herpetological Journal**, 16, 203-211. 2006.
- ALTIG, R.; McDIARMID, R.W. Body plan, development and morphology. *In: Tadpoles, The Biology of Anuran Larvae*. Edited by Roy W. McDiarmid and Ronald Altig, The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 24-51. 1999.
- ALTIG, R.; JOHNSTON, G.F. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. **Herpetological Monographs**, 3, 81-109. 1989.
- ANDRADE, G.V. **Reprodução e vida larvária de anuros (Amphibia) em poça de área aberta na Serra do Japi, Estado de São Paulo**, 1987 157f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- ANDRADE, G.V.; ETEROVICK, P.C.; ROSSA-FERES, D.C.; SCHIESARI, L. Estudos sobre girinos no Brasil: histórico, conhecimento atual e perspectivas. *In: Herpetologia no Brasil II*. Editado por Luciana Barreto Nascimento (PUC Minas) e Maria Ermelinda Oliveira (UFAM), Sociedade Brasileira de Herpetologia, pp. 127-145. 2007.
- BILATE, M.; WOGEL, H.; WEBER, L. N.; ABRUNHOSA, P. A. Vocalizações e girino de *Leptodactylus spixi* Heyer, 1983 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro**, 64(3), 235-245. 2006.
- BREMER, K. Branch support and tree stability. **Cladistics**, 10, 295-304. 1994.
- CANNATELLA, D. Architecture, Cranial and axial musculoskeleton. *In: Tadpoles, The Biology of Anuran Larvae*. Edited by Roy W. McDiarmid and Ronald Altig, The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 52-91. 1999.
- CÁRDENAS-ROJAS, D.R.; RABANAL, F.; RAMÓN FORMAS, J. The tadpole of *Hylorina sylvatica* (Anura, Cyclorhampidae) in southern Chile. **Zootaxa**, 1580, 51-62. 2007.
- CARDOSO, A.J.; SAZIMA, I. Batracofagia na fase adulta e larvária da Rã-pimenta, *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824) - (Anura, Leptodactylidae). **Ciência e Cultura**, 29(10), 1130-1132. 1977.
- CROMBIE, R.I.; HEYER, W.R. *Leptodactylus longirostris* (Anura: Leptodactylidae): advertisement call, tadpole, ecological and distributional notes. **Revista Brasileira de Biologia**, 43(3), 291-296. 1983.
- de SÁ, R.O. Chondrocranium and ossification sequence of *Hyla lanciformis*. **Journal of Morphology**, 195, 345-355. 1988.

- de SÁ, R.O. Chondrocranial structure and adaptations in anuran larvae. **Journal of Morphology**, 220, 341. 1994.
- de SÁ, R.O.; BRANDÃO, R.; DALL'ARA GUIMARÃES, L. Description of the tadpole of *Leptodactylus pustulatus* Peters, 1870 (Anura: Leptodactylidae). **Zootaxa**, 1523, 49-58. 2007a.
- de SÁ, R.O.; LANGONE, J.A.; SEGALLA, M.V. The tadpole of *Leptodactylus notoaktites* Heyer, 1978 (Anura, Leptodactylidae). **South American Journal of Herpetology**, 2(1), 69-75. 2007b.
- de SÁ, R.O.; TRUEB, L. Osteology, skeletal development, and chondrocranial structure of *Hamptophryne boliviana* (Anura: Microhylidae). **Journal of Morphology**, 209, 311-330. 1991.
- d'HEURSEL, A. **Os girinos de *Hyla geographica* e *Hyla semilineata* (Anura, Hylidae): condrocrânio, morfometria e anatomia oral interna**, 1999 Dissertação (Mestrado em Zoologia) Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro.
- d'HEURSEL, A. **Morfologia bucal interna larval de espécies de Hilídeos Neotropicais (Amphibia, Anura)**, 2004 237f. Tese (Doutorado em Zoologia) Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro.
- d'HEURSEL, A.; de SÁ, R.O. Comparing the tadpoles of *Hyla geographica* and *Hyla semilineata*. **Journal of Herpetology**, 33, 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**, 41(3), 458-468. 2007.
- DINGERKUS, G.; UHLER, L.D. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. **Stain Technology**, 52(4), 229-232. 1977.
- 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.**, 6, 1-216. 1834.
- ECHEVERRÍA, D.D. Microscopia electrónica de barrido del aparato bucal y de la cavidad oral de la larva de *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758) (Anura, Leptodactylidae). **Alytes**, 12, 159-168. 1995.
- ECHEVERRÍA, D.D.; LAVILLA, E.O. Internal oral morphology of tadpoles of *Dermatonotus muelleri* and *Elachistocleis bicolor*. **Journal of Herpetology**, 34(4), 517-523. 2000.
- FAITH, D.P. Cladistic Permutation Tests for Monophyly and Nonmonophyly. **Systematic Zoology**, 40(3), 366-365. 1991.
- FAITH, D.P.; CRANSTON, P.S. Could a cladogram this short have arisen by chance alone? On permutation tests for cladistic structure. **Cladistics**, 7, 1-28. 1991.
- FAIVOVICH, J. A cladistic analysis of *Scinax*. **Cladistics**, 18, 367-393. 2002.
- FAIVOVICH, J.; HADDAD, C.F.B.; GARCIA, P.C.A.; FROST, D.R.; CAMPBELL, J.A.;

- WHEELER, W.C. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. **Bulletin of the American Museum of Natural History, New York**, 294, 1-240. 2005.
- FARRIS, J.S. Estimation of conservatism of characters by constancy within biological populations. **Evolution**, 20, 587-591. 1966.
- FELSENSTEIN, J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution**, 39(4), 783-791. 1985.
- FROST, D.R. Amphibians Species of the World: an Online Reference. Version 5.3. **American Museum of Natural History**, New York, New York, 2009. Disponível em <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/>> Acesso em 11/nov/2009.
- FROST, D.R.; GRANT, T.; FAIVOVICH, J.; BAIN, R.H.; HAAS, A.; HADDAD, C.F.B.; de SÁ, R.O.; CHANNING, A.; WILKINSON, M.; DONELLAN, 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. The Amphibian Tree of Life. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 297, 1-370. 2006.
- GOLOBOFF, P. Estimating character weights during tree search. **Cladistics**, 9, 83-91. 1993.
- GOLOBOFF, P. Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. **Cladistics**, 11, 91-104. 1995.
- GOLOBOFF, P.; FARRIS, J.; NIXON, K. **T.N.T. Tree Analysis Using New Technology**. Program and documentation available from the authors and <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>. 2003.
- GOSNER, K.L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. **Herpetologica**, 16, 183-190. 1960.
- GRANT, T.; KLUGE, A.G. Data exploration in phylogenetic inference: scientific, heuristic, or neither. **Cladistics**, 19, 379-418. 2003.
- GRANT, T.; FROST, D.R.; CALDWELL, J.P.; GAGLIARDO, R.; HADDAD, C.F.B.; KOK, P.J.R.; BRUCE MEANS, D.; NOONAN, B.P.; SCHARGEL, W.E.; WHEELER, W.C. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 299, 1-262. 2006.
- GRIFFITHS, I. The phylogeny of the Salientia. **Biological Reviews**, 38, 241-292. 1963.
- GRIFFITHS, I.; DE CARVALHO, A.L. On the validity of employing larval characters as major phyletic indices in Amphibia, Salientia. **Revista Brasileira de Biologia**, 25 (2), 113-121. 1965.
- HAAS, A. The larvas hyobranchial apparatus of discoglossoid frogs: its structure and bearing on the systematic of the Anura (Amphibia: Anura). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 35(4), 179-197. 1997.
- HAAS, A. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia; Anura). **Cladistics**, 19, 23-89. 2003.

- 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**, 238, 109-141. 1998.
- HEDGES, S.B.; DUELMANN, W.E.; HEINICKE, M.P. New World direct-developing frogs (Anura: Terraeana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. **Zootaxa**, 1737, 1-182. 2008.
- HERO, J.-M.; GALATTI, U. Characteristics distinguishing *Leptodactylus pentadactylus* and *L. knudseni* in the central amazon rainforest. **Journal of Herpetology**, 24(2), 227-228. 1990.
- HEYER, W.R. The adaptive ecology of the species group of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). **Evolution**, 23, 421-428. 1969.
- HEYER, W.R. Studies on the frogs of the genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). VI. Biosystematics of the *melanonotus* group. **Contributions in Science of the Natural History Museum Los Angeles Co.**, 191, 1-48. 1970.
- HEYER, W.R. Systematics of the *marmoratus* group of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). **Contributions in Science of the Natural History Museum Los Angeles Co.**, 251, 1-50. 1973.
- HEYER, W.R. Relationships of the *marmoratus* species group (Amphibia, Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. **Contributions in Science of the Natural History Museum Los Angeles Co.**, 253, 1-46. 1974.
- HEYER, W.R. Systematics of the *fuscus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). **Science Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles Co.**, 29, 1-85. 1978.
- HEYER, W.R. Systematics of *pentadactylus* species group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, 301, 1-43. 1979.
- HEYER, W.R. Variation within the *Leptodactylus podicipinus-wagneri* complex of frogs (Amphibia: Leptodactylidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, 546, 1-124. 1994.
- HEYER, W.R. The relationships of *Leptodactylus diedrus* (Anura, Leptodactylidae). **Alytes**, 16(1-2), 1-24. 1998.
- HEYER, W.R. Variation and taxonomic clarification of the large species of the *Leptodactylus pentadactylus* species group (Amphibia: Leptodactylidae) from Middle America, Northern South America, and Amazonia. **Arquivos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo**, 37(3), 269-348. 2005.
- HEYER, W.R.; PYBURN, W.F. *Leptodactylus riveroi*, a new frog species from Amazonia, South America (Anura: Leptodactylidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 96(3), 560-566. 1983.
- HILLIS, D.M. Molecular versus morphological approaches to systematics. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 18, 23-42. 1987.

- HILLIS, D.M.; BULL, J.J. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. **Systematic Biology**, 42(2), 182-192. 1993.
- HILLIS, D.M.; WIENS, J.J. Molecular versus morphology systematics: conflicts, artifacts, and misconceptions. *In: Phylogenetic, Analysis of Morphological Data*. Edited by John J. Wiens. Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 1-19. 2000.
- KENNY, J.S. Feeding mechanisms in anuran larvae. **Journal of Zoology**, 157, 225-246. 1969.
- KLUGE, A.G. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. **Cladistics**, 13, 81-96. 1997.
- KLUGE, A.G.; FARRIS, J.S. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. **Systematic Zoology**, 18, 1-32. 1969.
- KOK, P.J.R.; KOKUBUM, M.N.C.; MacCULLOCH, R.D.; LATHROP, A. Morphological variation in *Leptodactylus lutzi* (Anura, Leptodactylidae) with descriptions of its advertisement call and notes on its courtship behavior. **Phyllomedusa**, 6(1), 45-60. 2007.
- LANGONE, J. A.; de SÁ, R. O. Redescripción de la morfología larval externa de dos especies del grupo de *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). **Phyllomedusa**, 4(1), 49-59. 2005.
- LARSON, P.M. Chondrocranial morphology and ontogenetic allometry in larval *Bufo americanus* (Anura, Bufonidae). **Zoomorphology**, 123, 95-106. 2004.
- LARSON, P.M. The chondrocrania of north American *Rana* larvae (Anura: Ranidae): a morphological comparison. **Acta Zoologica**, 88, 1-10. 2007.
- LARSON, P.M.; de SÁ, R.O. Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (Leptodactylidae: Leptodactylinae): its utility in phylogenetic reconstruction. **Journal of Morphology**, 238, 287-305. 1998.
- 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**, 84, 145-154. 2003.
- LATASTE, F. Étude su le Discoglosse. **Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux**, 33, 275-341. 1879.
- LAVILLA, E.O.; FABREZI, M. Anatomía craneal de larvas de *Lepidobatrachus llanensis* y *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). **Acta Zoologica Lilloana**, XLII 1, 5-11. 1992.
- LIMA, A. P. The tadpole of *Leptodactylus riveroi* Heyer and Pyburn, 1983 (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Herpetology**, 26(1), 91-93. 1992.
- MADDISON, W.P.; MADDISON, D.R. **McClade: analysis of phylogeny and character evolution, Version 4.02**. Massachusetts: Sinauer Associates Inc, 398p. Sunderland, 1992.
- MADDISON, W.P.; MADDISON, D.R. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, Version 2.71**. 2009. Disponible em: <<http://mesquiteproject.org>>.

- MAGALHÃES, R.F.; TEPEDINO-MARTINS, K.P.; CAMPOS, L.A.; SEBBEN, A. **Método alternativo para avaliação morfológica de estruturas presentes na cavidade oral de girinos**. In: XXVII Congresso Brasileiro de Zoologia, 2008, Curitiba - PR. Anais do XXVII Congresso Brasileiro de Zoologia, 2008.
- MAGLIA, A.M.; PUGENER, L.A.; TRUEB, L. Comparative development of anurans: using phylogeny to understand ontogeny. **American Zoologist**, 41, 538-551. 2001.
- MAGNUSSON, W.E.; HERO, J.-M. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. **Oecologia**, 86, 310-318. 1991.
- MIRANDA, N.E.O.; FERREIRA, A. Morfologia bucal interna dos girinos de *Leptodactylus labyrinthicus* Spix, 1824 (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). **Biota Neotropica** Jan/Mar 2008 vol. 8, no. 1, Disponível em: <<http://www.biotaneotropica.org.br/v8n1/pt/abstract?article+bn00908012008>> .
- MIRANDA, N.E.O.; FERREIRA, A. Morfologia oral interna de larvas dos gêneros *Eupemphix*, *Physalaemus* e *Leptodactylus* (Amphibia: Anura). **Biota Neotropica** Apr/Jun 2009 vol. 9, no. 2, Disponível em: <<http://www.biotaneotropica.org.br/v9n2/pt/abstract?article+bn02909022009>>.
- MUEDEKING, M.H.; HEYER, W.R. Descriptions of eggs and reproductive patterns of *Leptodactylus pentadactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). **Herpetologica**, 32, 137-139. 1976.
- MÜLLER, K.F. The efficiency of different search strategies in estimating parsimony jackknife, bootstrap, and Bremer support. **BMC Evolutionary Biology**, 5, 58-67. 2005.
- NOBLE, G.K. The importance of larval characters in the classification of South African Salientia. **American Museum Novitates**, 237, 1-17. 1926.
- NOMURA, F.; ROSSA-FERES, D.C.; PRADO, V.H.M. The tadpole of *Physalaemus fuscumaculatus* (Anura: Leptodactylidae), with a description of internal oral morphology. **Zootaxa**, 370, 1-8. 2003.
- ORTON, G.L. The systematics of vertebrate larvae. **Systematic Zoology**, 2(2), 63-75. 1953.
- ORTON, G.L. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. **Systematic Zoology**, 6(2), 79-86. 1957.
- PARKER, W.K. On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part. III. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, 172, 1-266. 1881.
- PEROTTI, M.G.; CÉSPEDEZ, J.A. The tadpole of *Physalaemus santafecinus*, with comments on buccopharyngeal morphology. **Journal of Herpetology**, 33(2), 312-315. 1999.
- PONSSA, M.L. Cladistic analysis and osteological descriptions of the frog species in the *Leptodactylus fuscus* group (Anura, Leptodactylidae). **Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research**, 46(3), 249-266. 2008.
- PRADO, C.P.A.; d'HEURSEL, A. The tadpole of *Leptodactylus elenae* (Anura: Leptodactylidae), with the description of the internal buccal anatomy. **South American Journal Herpetology**, 1(1), 79-86. 2006.

- PRADO, C.P.A.; TOLEDO, L.F.; ZINA, J.; HADDAD, C.F.B. Trophic eggs in the foam nests of *Leptodactylus labyrinthicus* (Anura, Leptodactylidae): and experimental approach. **Herpetologica Journal**, 15, 279-284. 2005.
- PRADO, V.H.M. **Similaridade ecológica em comunidades de girinos (Amphibia, Anura): o papel de componentes históricos (filogenéticos) e contemporâneos (ecológicos)**, 2006 151f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto.
- PUGENER, L.A.; MAGLIA, A.M. Osteology and skeletal development of *Discoglossus sardus* (Anura: Discoglossidae). **Journal of Morphology**, 232, 233-267. 1997.
- 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**, 139, 129-155. 2003.
- RAMÓN FORMAS, J.; BRIEVA, L. The tadpoles of *Alsodes vanzolinii* and *A. verrucosus* (Anura: Leptodactylidae) with descriptions of their internal oral and chondrocranial morphology. **Amphibia-Reptilia**, 25: 151-164.
- RUVINSKY, I.; MAXSON, L.R. Phylogenetic relationships among bufonoid frogs (Anura: Neobatrachia) inferred from mitochondrial DNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 5(3), 533-547. 1996.
- SANDOVAL, M.T. Microanatomía oral y bucal de las larvas de tres especies de *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). **Revista Española de Herpetología**, 18, 79-87. 2004.
- SEBBEN, A. Microdissecação fisiológica *a fresco*: uma nova visão sobre a anatomia de anfíbios e répteis. In: **Herpetologia no Brasil II**. Editado por Luciana Barreto Nascimento (PUC Minas) e Maria Ermelinda Oliveira (UFAM), Sociedade Brasileira de Herpetologia, pp. 311-325. 2007.
- SILVA, W.R. DA; GIARETTA, A.A.; FACURE, K.G. On the natural history of the South America pepper frog, *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824) (Anura: Leptodactylidae). **Journal of Natural History**, 39(7), 555-566. 2005.
- SOKOL, O.M. The phylogeny of anuran larvae: a new look. **Copeia**, 1975, 1-23. 1975.
- SOKOL, O.M. The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. **Journal of Morphology**, 169, 161-183. 1981.
- SONG, J.; PARENTI, L.R. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage, and nerves. **Copeia**, 1995(1), 114-118. 1995.
- SPIRANDELI-CRUZ, E.F. **Estudo comparativo da morfologia oral interna de larvas de anfíbios anuros que ocorrem na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura)**, 1991 237f. Tese (Doutorado em Zoologia) Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- SWOFFORD, D.L. **PAUP*. Phylogenetic Analyses Using Parsimony (*and other methods). Version 4**. Sunderland, Sinauer Associates, 1998.

- TURNER, H.; ZANDEE, R. The behaviour of Goloboff's tree fitness measure F. **Cladistics**, 11, 57-72. 1995.
- VERA CANDIOTI, M.F. Morphology and feeding in tadpoles of *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). **Acta Zoologica**, 86, 1-11. 2005.
- VERA CANDIOTI, M.F. Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: systematic relevance and correlation with feeding habits. **Zootaxa**, 1600, 1-175. 2007.
- VERA CANDIOTI, M.F. Larval anatomy of Andean tadpole of *Telmatobius* (Anura: Ceratophryidae) from Northwestern Argentina. **Zootaxa**, 1938, 40-60. 2008.
- VERA CANDIOTI, M.F.; BRUSQUETTI, F.; NETTO, F. Morphological characterization of *Leptodactylus elenae* tadpoles (Anura: Leptodactylidae: *L. fuscus* group), from central Paraguay. **Zootaxa**, 1435, 1-17. 2007.
- VIEIRA, W.L.S.; SANTANA, G.G.; VIEIRA, K.S. Description of the tadpole of *Leptodactylus vastus* (Anura: Leptodactylidae). **Zootaxa**, 1529, 61-68. 2007.
- WASSERSUG, R.J. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. **Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas**, 48, 1-23. 1976.
- WASSERSUG, R.J. Internal oral features of larvae from eight anuran families: functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. **Miscellaneous Publications Museum of Natural History, University of Kansas**, 68, 1-146. 1980.
- WASSERSUG, R.J.; DUELLMAN, W.E. Oral structures and their development in egg-brooding hylid frogs embryos and larvae: evolutionary and ecological implications. **Journal of Morphology**, 182, 1-37. 1984.
- WASSERSUG, R.J.; HEYER, W.R. A survey of internal oral features of Leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). **Smithsonian Contributions to Zoology**, 457, 1-99. 1988.
- 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, Rio de Janeiro**, 64(2), 141-149. 2006.
- WIENS, J.J. Ontogeny of the skeleton of *Spea bombifrons* (Anura: Pelobatidae). **Journal of Morphology**, 202, 29-51. 1989.
- WIENS, J.J. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. **Systematic Biology**, 44, 482-550. 1995.
- WIENS, J.J. Coding morphological variation within species and higher tax for phylogenetic analysis. *In: Phylogenetic Analysis of Morphological Data*. Edited by John J. Wiens. Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 1-19. 2000.
- WYNN, A.; HEYER, W.R. Do geographically widespread species of tropical amphibians exist? An estimate of genetic relatedness within the neotropical frog *Leptodactylus fuscus* (Schneider 1799) (Anura Leptodactylidae). **Tropical Zoology**, 14, 255-285. 2001.

7. ANEXOS

7.1. Matriz I (Caracteres Larvários)

Espécies/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>A. vanzolini</i>	0	1	1	0	0	3	3	1	1	0	?	1	2	1
<i>A. verrucosus</i>	0	3	?	0	?	2	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>C. cranwelli</i>	0	1	1	1	0	3	3	0	0	3	2	0	2	1
<i>C. gaudichaudii</i>	0	1	1	0	1	2	1	0	0	2	1	0	2	1
<i>T. scrocchii</i>	0	1	3	0	1	2	3	1	0	1	1	0	0	1
<i>L. bufonius</i>	0	1	3	0	1	2	3	1	0	1	1	0	0	1
<i>L. camaquara</i>	0	1	3	0	1	2	3	1	0	1	1	0	0	1
<i>L. chaquensis</i>	1	[01]	[02]	0	1	2	2	1	0	1	[02]	0	1	1
<i>L. furnarius</i>	0	1	3	0	2	2	3	0	0	1	2	0	0	1
<i>L. fuscus</i>	0	1	3	0	1	2	3	1	0	1	[12]	[01]	[01]	1
<i>L. gracilis</i>	0	1	3	0	?	?	3	0	1	1	2	0	0	1
<i>L. knudseni</i>	0	1	3	0	2	0	2	1	1	3	2	0	1	1
<i>L. labyrinthicus</i>	1	1	3	0	2	2	2	1	1	3	2	0	1	1
<i>L. latinasus</i>	0	1	3	0	1	2	3	1	0	1	2	0	0	1
<i>L. mystacinus</i>	0	1	3	0	1	2	3	0	0	1	[12]	0	0	1
<i>L. natalensis</i>	0	1	2	0	1	2	0	?	?	1	[12]	0	?	2
<i>L. notoaktites</i>	0	1	2	0	1	2	0	?	?	1	1	?	?	1
<i>L. ocellatus</i>	1	[02]	0	[01]	[01]	2	[23]	[01]	[01]	1	[12]	[01]	2	1
<i>L. petersii</i>	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	1	0	2	1
<i>L. podicipinus</i>	1	0	0	0	1	[02]	0	?	?	1	1	0	2	1
<i>L. pustulatus</i>	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	1	0	2	1
<i>L. rhodomystax</i>	0	1	3	0	2	2	4	1	0	1	1	0	0	1
<i>L. riveroi</i>	2	1	4	1	0	2	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>L. spixi</i>	0	1	2	0	1	2	3	1	0	1	1	1	0	0
<i>L. tapiti</i>	0	1	3	0	2	1	3	1	0	1	1	0	0	1
<i>L. troglodytes</i>	0	1	3	0	1	2	3	[01]	0	1	[12]	0	1	1
<i>L. vastus</i>	0	1	2	0	2	2	3	1	1	3	2	0	1	1

Espécies/Caracteres	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<i>A. vanzolini</i>	1	?	2	0	0	1	1	0	3	2	4	2	1	0
<i>A. verrucosus</i>	1	?	2	0	0	1	1	0	0	2	4	2	1	3
<i>C. cranwelli</i>	?	?	0	?	?	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>C. gaudichaudii</i>	1	0	2	1	1	0	0	1	0	0	3	2	1	2
<i>T. scrocchii</i>	1	0	2	1	1	1	1	0	0	0	3	2	1	0
<i>L. bufonius</i>	0	0	1	1	1	2	1	0	1	1	2	2	0	3
<i>L. camaquara</i>	0	0	1	0	1	2	0	0	3	1	0	2	0	3
<i>L. chaquensis</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	3	1	0	2	0	3
<i>L. furnarius</i>	0	0	2	0	1	2	0	0	3	0	0	2	0	3
<i>L. fuscus</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	3	1	0	2	0	[23]
<i>L. gracilis</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	?	0	?	?	0	3
<i>L. knudseni</i>	0	0	2	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>L. labyrinthicus</i>	0	0	1	0	1	?	1	0	0	1	0	0	0	2
<i>L. latinasus</i>	1	0	2	0	1	?	0	0	3	0	0	2	0	3
<i>L. mystacinus</i>	1	0	2	0	1	?	0	0	3	[13]	[01]	2	0	0
<i>L. natalensis</i>	1	0	2	0	1	?	1	0	3	5	1	2	0	2
<i>L. notoaktites</i>	1	?	2	?	1	?	0	0	3	5	1	2	0	2
<i>L. ocellatus</i>	1	0	2	[01]	1	?	0	0	3	1	0	2	0	[23]
<i>L. petersii</i>	1	0	2	0	1	?	0	0	3	3	1	2	0	2
<i>L. podicipinus</i>	1	[01]	2	[01]	1	?	[01]	0	3	[12]	0	2	0	3
<i>L. pustulatus</i>	1	1	2	0	1	?	0	0	3	1	1	2	0	3
<i>L. rhodomystax</i>	1	0	1	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	2
<i>L. riveroi</i>	1	0	1	0	1	1	1	0	3	2	?	?	0	0
<i>L. spixi</i>	2	0	2	0	1	2	0	0	3	0	0	2	0	3
<i>L. tapiti</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	3	0	0	2	0	3
<i>L. troglodytes</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	3	3	0	[12]	0	[23]
<i>L. vastus</i>	2	0	1	1	1	2	1	0	1	0	0	2	0	0

Espécies/Caracteres	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
<i>A. vanzolini</i>	3	2	2	1	2	2	2	1	0	1	0	?	0	?
<i>A. verrucosus</i>	1	0	2	?	0	1	0	?	0	0	?	?	0	?
<i>C. cranwelli</i>	1	2	2	3	3	3	3	1	1	1	0	?	?	?
<i>C. gaudichaudii</i>	2	2	2	2	2	2	3	1	0	1	2	1	0	?
<i>T. scrocchii</i>	1	2	2	3	3	3	3	1	1	1	0	?	1	?
<i>L. bufonius</i>	2	2	2	1	0	?	1	0	0	1	0	?	2	0
<i>L. camaquara</i>	0	2	0	1	1	?	1	0	0	1	0	?	2	0
<i>L. chaquensis</i>	[02]	2	1	1	2	2	2	1	1	1	[12]	[01]	2	1
<i>L. furnarius</i>	0	2	0	1	?	?	?	0	0	1	1	0	2	1
<i>L. fuscus</i>	[12]	2	0	1	[13]	2	1	0	0	1	[12]	0	2	1
<i>L. gracilis</i>	2	2	0	1	?	?	?	1	0	0	1	0	2	?
<i>L. knudseni</i>	1	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	?	2	1
<i>L. labyrinthicus</i>	1	1	0	0	3	?	1	1	0	1	0	?	2	1
<i>L. latinasus</i>	2	2	0	2	3	?	1	1	0	1	1	0	2	1
<i>L. mystacinus</i>	2	2	0	[12]	3	2	1	1	0	1	2	0	2	1
<i>L. natalensis</i>	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>L. notoaktites</i>	1	2	0	1	3	2	1	1	1	1	1	1	2	1
<i>L. ocellatus</i>	[12]	2	[12]	[12]	2	2	3	1	1	1	2	1	2	1
<i>L. petersii</i>	2	2	0	1	?	?	2	1	?	?	?	?	2	?
<i>L. podicipinus</i>	2	2	0	1	[13]	[12]	2	1	1	1	2	1	2	1
<i>L. pustulatus</i>	1	2	2	1	2	2	3	1	1	1	2	1	2	1
<i>L. rhodomystax</i>	2	1	0	1	1	2	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>L. riveroi</i>	1	1	0	1	0	2	0	?	0	1	0	?	1	0
<i>L. spixi</i>	2	2	0	1	1	1	1	1	0	1	0	?	2	1
<i>L. tapiti</i>	1	2	0	1	3	2	1	1	0	1	1	0	2	1
<i>L. troglodytes</i>	2	2	0	[12]	3	2	1	1	0	1	1	1	2	1
<i>L. vastus</i>	2	1	0	1	0	2	1	1	0	1	0	?	2	1

Espécies/Caracteres	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
<i>A. vanzolinii</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0
<i>A. verrucosus</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0
<i>C. cranwelli</i>	0	0	2	2	3	?	?	3	0	2	1	0	?	0
<i>C. gaudichaudii</i>	0	0	0	?	?	?	0	?	?	0	?	0	?	?
<i>T. scrocchii</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>L. bufonius</i>	1	2	1	0	1	2	0	2	0	1	1	1	3	1
<i>L. camaquara</i>	1	0	1	0	1	2	0	1	0	1	2	1	0	0
<i>L. chaquensis</i>	1	1	1	1	[12]	3	1	2	0	[02]	2	0	[012]	1
<i>L. furnarius</i>	1	1	1	1	1	2	0	1	0	1	3	0	0	0
<i>L. fuscus</i>	1	1	1	0	1	2	0	[12]	0	1	[12]	0	[02]	0
<i>L. gracilis</i>	1	0	1	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. knudseni</i>	1	2	1	0	1	2	0	2	0	2	1	1	0	1
<i>L. labyrinthicus</i>	1	2	1	0	0	2	0	2	0	2	1	1	0	2
<i>L. latinasus</i>	1	1	1	0	1	2	0	2	0	2	2	0	1	0
<i>L. mystacinus</i>	[12]	1	1	0	1	2	0	2	0	[01]	[02]	0	2	0
<i>L. natalensis</i>	1	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. notoaktites</i>	1	1	1	1	1	2	1	2	0	[12]	2	0	[01]	1
<i>L. ocellatus</i>	1	1	1	0	[12]	2	1	2	0	1	2	0	0	0
<i>L. petersii</i>	1	1	1	0	2	3	1	2	1	2	3	1	1	0
<i>L. podicipinus</i>	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	[01]	?	?
<i>L. pustulatus</i>	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. rhodomystax</i>	1	1	1	0	1	2	0	?	1	0	2	0	0	1
<i>L. riveroi</i>	1	1	0	0	1	2	0	?	0	1	1	1	0	0
<i>L. spixi</i>	1	1	1	0	1	2	0	?	0	1	2	0	0	0
<i>L. tapiti</i>	1	1	1	1	1	2	0	?	0	2	2	0	0	1
<i>L. troglodytes</i>	1	1	1	0	1	2	0	?	[01]	2	1	0	[01]	1
<i>L. vastus</i>	1	2	1	0	0	2	0	2	0	0	2	0	1	1

Espécies/Caracteres	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
<i>A. vanzolinii</i>	0	1	?	0	1	1	2	0	0	0	1	0	1	1
<i>A. verrucosus</i>	1	1	?	0	1	1	2	0	0	0	1	0	1	1
<i>C. cranwelli</i>	0	0	?	0	3	1	2	0	0	0	0	?	0	0
<i>C. gaudichaudii</i>	?	?	?	0	4	0	0	0	0	0	?	?	1	0
<i>T. scrocchii</i>	0	?	0	0	4	1	2	0	0	1	1	0	0	0
<i>L. bufonius</i>	1	0	1	0	1	1	1	2	0	1	1	0	0	1
<i>L. camaquara</i>	0	0	1	0	1	1	1	2	0	1	1	0	0	1
<i>L. chaquensis</i>	[01]	1	1	0	1	1	[23]	1	[12]	0	1	1	0	1
<i>L. furnarius</i>	1	0	1	0	2	0	2	1	2	0	1	0	1	1
<i>L. fuscus</i>	1	0	0	0	[12]	0	[123]	1	2	1	[01]	1	1	1
<i>L. gracilis</i>	0	0	0	0	2	1	1	2	0	0	0	0	1	1
<i>L. knudseni</i>	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	1	1	0	1
<i>L. labyrinthicus</i>	1	0	0	1	1	0	2	1	1	0	1	0	0	1
<i>L. latinasus</i>	0	0	1	0	1	0	1	2	0	1	1	1	0	1
<i>L. mystacinus</i>	1	0	1	0	2	0	[12]	1	2	0	1	1	[01]	1
<i>L. natalensis</i>	1	0	1	0	1	0	3	0	0	1	1	0	0	1
<i>L. notoaktites</i>	2	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	1	1	1
<i>L. ocellatus</i>	[01]	0	1	0	1	0	[23]	1	1	0	1	[01]	1	1
<i>L. petersii</i>	1	0	1	1	0	1	4	0	0	0	0	0	0	1
<i>L. podicipinus</i>	1	1	0	0	0	1	3	0	1	0	1	0	1	1
<i>L. pustulatus</i>	0	?	?	0	1	1	2	0	?	0	1	0	1	1
<i>L. rhodomystax</i>	1	2	2	1	0	1	4	1	1	0	1	0	1	1
<i>L. riveroi</i>	0	0	1	1	3	1	3	0	1	0	1	0	0	1
<i>L. spixi</i>	0	1	1	1	3	0	2	1	2	0	1	1	1	1
<i>L. tapiti</i>	1	0	0	0	2	1	1	2	0	1	1	1	0	1
<i>L. troglodytes</i>	1	0	1	0	1	0	2	1	2	0	0	1	1	1
<i>L. vastus</i>	0	0	1	1	1	0	3	1	2	0	1	0	0	1

Espécies/Caracteres	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84
<i>A. vanzolinii</i>	0	1	1	1	0	2	1	1	0	0	1	?	1	1
<i>A. verrucosus</i>	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	1	2	1	0
<i>C. cranwelli</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>C. gaudichaudii</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>T. scrocchii</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>L. bufonius</i>	1	1	0	0	0	2	0	3	0	0	1	0	0	1
<i>L. camaquara</i>	1	0	0	1	0	2	0	2	0	0	1	0	0	0
<i>L. chaquensis</i>	1	1	0	[02]	[01]	2	[01]	2	[01]	1	0	1	0	1
<i>L. furnarius</i>	1	1	0	0	1	2	1	2	2	0	1	0	1	1
<i>L. fuscus</i>	1	0	0	[12]	[12]	2	[01]	3	[12]	[01]	1	0	0	1
<i>L. gracilis</i>	1	1	0	0	0	1	1	2	2	1	1	0	0	1
<i>L. knudseni</i>	0	1	0	2	2	2	0	3	1	1	1	0	0	2
<i>L. labyrinthicus</i>	0	1	0	2	2	2	0	3	0	1	1	0	0	0
<i>L. latinasus</i>	1	1	0	2	0	2	1	3	0	1	1	0	0	0
<i>L. mystacinus</i>	1	1	0	0	0	[12]	1	3	?	[01]	1	0	0	1
<i>L. natalensis</i>	1	1	0	0	1	2	1	3	2	1	1	1	1	1
<i>L. notoaktites</i>	1	0	0	2	0	1	1	?	0	1	1	0	0	1
<i>L. ocellatus</i>	1	1	0	[12]	1	[12]	[01]	2	2	[01]	0	1	[01]	1
<i>L. petersii</i>	1	0	0	0	1	2	1	3	?	1	1	1	1	2
<i>L. podicipinus</i>	1	1	0	1	0	2	1	3	[12]	1	1	1	0	1
<i>L. pustulatus</i>	1	1	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	0	1
<i>L. rhodomystax</i>	1	2	0	1	1	2	1	3	0	1	1	0	1	2
<i>L. riveroi</i>	1	0	0	0	1	2	1	1	0	0	1	1	1	2
<i>L. spixi</i>	1	1	0	2	0	2	0	3	1	1	1	0	1	1
<i>L. tapiti</i>	1	1	0	1	0	1	0	3	1	0	1	0	0	1
<i>L. troglodytes</i>	1	1	0	2	0	2	1	3	[12]	0	1	0	[01]	1
<i>L. vastus</i>	0	1	0	0	0	2	0	3	0	1	1	0	0	1

7.2. Matriz II (Caracteres Codificados por Ponssa, 2008 + Caracteres Larvários)

Espécies/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>C. cranwelli</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	2	3	1	3	0	0
<i>C. gaudichaudii</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	2	3	1	0	1	0
<i>T. scroochii</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	2	3	1	[02]	1	0
<i>L. bufonius</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	[12]	0	1	0	0	0
<i>L. camaquara</i>	0	0	1	0	0	[01]	[01]	1	0	1	[01]	0	0	0
<i>L. chaquensis</i>	0	1	0	0	3	1	0	0	[12]	2	1	0	1	0
<i>L. furnarius</i>	1	0	1	0	0	[12]	0	0	1	0	0	[01]	0	1
<i>L. fuscus</i>	[02]	[01]	1	0	2	[01]	[01]	0	0	[01]	1	0	0	[01]
<i>L. gracilis</i>	0	0	1	1	2	0	0	1	0	[01]	0	0	0	1
<i>L. knudseni</i>	0	1	0	0	1	[01]	[01]	0	0	[01]	1	0	0	[01]
<i>L. labyrinthicus</i>	0	1	0	0	[01]	[01]	[01]	0	[124]	[01]	1	[0123]	[01]	[01]
<i>L. latinasus</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	[01]	0	0	0	[01]
<i>L. mystacinus</i>	0	0	1	0	1	[01]	[01]	0	0	0	0	[124]	0	[01]
<i>L. notaktites</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	[01]	0	[01]	0	[01]
<i>L. podicipinus</i>	0	0	0	0	0	[01]	[01]	0	1	2	1	4	1	[01]
<i>L. rhodomystax</i>	0	[01]	0	0	1	[01]	[01]	0	[124]	[01]	[01]	[013]	[01]	1
<i>L. spixi</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	[01]	0	1
<i>L. troglodytes</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	[01]	1	[01]

Espécies/Caracteres	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<i>C. cranwelli</i>	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	2	0	1	1
<i>C. gaudichaudii</i>	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	4	2	1	1
<i>T. scroochii</i>	0	0	[12]	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. bufonius</i>	[01]	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. camaquara</i>	1	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. chaquensis</i>	0	0	0	[01]	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1
<i>L. furnarius</i>	0	0	[01]	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. fuscus</i>	0	0	[01]	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. gracilis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. knudseni</i>	0	0	[013]	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. labyrinthicus</i>	0	[01]	[123]	0	0	1	1	0	0	0	5	2	1	1
<i>L. latinasus</i>	[01]	0	[01]	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. mystacinus</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. notaktites</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. podicipinus</i>	0	0	4	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1
<i>L. rhodomystax</i>	[01]	0	1	0	0	1	1	0	0	0	5	2	1	1
<i>L. spixi</i>	[01]	1	[01]	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>L. troglodytes</i>	0	0	[01]	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1

Espécies/Caracteres	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
<i>C. cranwelli</i>	0	0	0	0	[01]	0	0	0	0	?	?	?	?	?
<i>C. gaudichaudii</i>	1	1	1	0	0	2	2	1	0	0	1	0	0	0
<i>T. scroochii</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>L. bufonius</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	[01]	0	1	2
<i>L. camaquara</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	[01]	0	0	1	0
<i>L. chaquensis</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	[12]	0	0	1	0
<i>L. furnarius</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	[12]
<i>L. fuscus</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	[12]
<i>L. gracilis</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	[12]
<i>L. knudseni</i>	1	1	1	0	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1
<i>L. labyrinthicus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0
<i>L. latinasus</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	[01]
<i>L. mystacinus</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	[01]
<i>L. notaktites</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>L. podicipinus</i>	1	1	1	0	0	0	?	0	0	[01]	0	0	1	[01]
<i>L. rhodomystax</i>	1	1	1	0	0	0	?	0	0	1	0	0	1	[01]
<i>L. spixi</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>L. troglodytes</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	[01]	0	1	2

Espécies/Caracteres	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
<i>C. cranwelli</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>C. gaudichaudii</i>	0	0	4	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1
<i>T. scroochii</i>	0	0	3	0	0	0	2	1	0	0	0	3	1	1
<i>L. bufonius</i>	2	1	0	0	1	0	2	0	0	0	2	0	0	0
<i>L. camaquara</i>	2	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0
<i>L. chaquensis</i>	0	0	[12]	0	1	0	[02]	0	0	0	[12]	[01]	1	[01]
<i>L. furnarius</i>	1	1	0	0	[01]	0	[01]	0	0	0	0	0	1	0
<i>L. fuscus</i>	[12]	1	0	0	1	0	2	0	0	0	[124]	0	1	0
<i>L. gracilis</i>	1	1	[01]	0	[01]	0	2	0	0	0	[01]	1	0	0
<i>L. knudseni</i>	0	0	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0
<i>L. labyrinthicus</i>	0	0	2	0	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0
<i>L. latinasus</i>	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	[01]	0	0	0
<i>L. mystacinus</i>	[01]	1	0	0	1	0	[12]	0	0	0	2	0	0	[01]
<i>L. notaktites</i>	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	[01]	0	1	0
<i>L. podicipinus</i>	0	0	2	0	1	0	[12]	0	0	0	2	[01]	1	[01]
<i>L. rhodomystax</i>	0	0	[14]	0	1	[01]	[12]	2	0	0	0	0	1	[01]
<i>L. spixi</i>	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	[01]	0	1	0
<i>L. troglodytes</i>	2	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	[01]	0

Espécies/Caracteres	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
<i>C. cranwelli</i>	?	?	0	1	1	?	?	0	0	[01]	1	0	?	?
<i>C. gaudichaudii</i>	0	2	1	1	1	?	?	0	0	1	0	0	0	2
<i>T. scroochii</i>	2	0	1	1	1	0	?	1	0	2	0	1	2	2
<i>L. bufonius</i>	0	0	0	1	1	1	2	0	0	1	0	0	[01]	[01]
<i>L. camaquara</i>	0	0	0	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	1
<i>L. chaquensis</i>	0	0	[01]	1	1	1	1	[23]	0	1	0	0	[12]	2
<i>L. furnarius</i>	0	0	0	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	1
<i>L. fuscus</i>	0	0	0	1	1	1	1	[23]	0	0	1	0	[01]	1
<i>L. gracilis</i>	0	0	0	1	1	1	1	[23]	0	0	1	0	0	0
<i>L. knudseni</i>	0	0	1	1	1	1	1	3	0	1	1	0	2	2
<i>L. labyrinthicus</i>	0	0	0	1	1	1	1	3	0	1	1	0	0	2
<i>L. latinasus</i>	0	0	0	1	1	[01]	1	[23]	1	0	1	0	0	0
<i>L. mystacinus</i>	0	0	0	1	1	1	1	3	1	0	1	0	[12]	[01]
<i>L. notaktites</i>	0	0	0	1	1	1	1	3	0	0	1	0	[01]	[12]
<i>L. podicipinus</i>	0	0	1	1	1	[01]	1	2	0	1	0	[01]	1	2
<i>L. rhodomystax</i>	0	1	0	1	1	1	1	2	0	1	1	0	[02]	2
<i>L. spixi</i>	0	1	0	1	1	1	1	2	[01]	1	1	0	1	2
<i>L. troglodytes</i>	0	0	0	1	1	1	1	[23]	0	0	1	0	[01]	[01]

Espécies/Caracteres	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84
<i>C. cranwelli</i>	?	0	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>C. gaudichaudii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	1	?
<i>T. scroccii</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	?	?	?	1	?
<i>L. bufonius</i>	0	0	0	0	[01]	0	0	0	2	0	0	1	0	0
<i>L. camaquara</i>	0	0	0	0	[12]	0	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>L. chaquensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	1
<i>L. furnarius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	[01]	0	1
<i>L. fuscus</i>	0	0	0	0	[01]	0	0	0	2	0	0	[01]	0	1
<i>L. gracilis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1
<i>L. knudseni</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?
<i>L. labyrinthicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	1	0	?
<i>L. latinasus</i>	0	0	0	0	[01]	0	0	0	1	0	0	[01]	0	1
<i>L. mystacinus</i>	0	0	0	[01]	0	0	0	[01]	?	0	0	1	0	1
<i>L. notaktites</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	1	0	1
<i>L. podicipinus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	1	0	1
<i>L. rhodomystax</i>	0	0	0	[01]	0	0	0	0	?	0	0	1	0	2
<i>L. spixi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	1
<i>L. troglodytes</i>	0	0	0	[01]	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1

Espécies/Caracteres	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98
<i>C. cranwelli</i>	1	1	2	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>C. gaudichaudii</i>	1	1	2	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>T. scroccii</i>	1	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. bufonius</i>	0	1	1	1	1	0	?	?	?	[01]	1	1	0	1
<i>L. camaquara</i>	0	1	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. chaquensis</i>	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. furnarius</i>	0	1	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. fuscus</i>	0	1	1	[01]	1	0	[01]	0	[01]	?	0	0	?	1
<i>L. gracilis</i>	?	?	0	1	1	0	?	?	?	?	0	0	0	1
<i>L. knudseni</i>	?	?	0	1	1	0	?	?	?	?	0	0	0	0
<i>L. labyrinthicus</i>	?	?	0	1	1	0	?	?	?	?	0	0	0	0
<i>L. latinasus</i>	0	1	1	1	1	0	?	?	?	?	0	1	0	1
<i>L. mystacinus</i>	0	1	1	1	1	0	?	?	?	?	0	1	0	1
<i>L. notaktites</i>	0	1	1	1	1	0	?	?	?	?	0	0	0	?
<i>L. podicipinus</i>	0	1	1	1	1	1	?	?	?	?	0	?	?	?
<i>L. rhodomystax</i>	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. spixi</i>	0	1	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. troglodytes</i>	0	1	1	1	1	0	?	?	?	?	0	1	1	0

Espécies/Caracteres	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112
<i>C. cranwelli</i>	0	3	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>C. gaudichaudii</i>	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>T. scroccii</i>	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. bufonius</i>	0	1	3	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. camaquara</i>	0	1	[01]	[02]	0	1	?	?	?	?	[02]	0	1	1
<i>L. chaquensis</i>	0	1	3	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. furnarius</i>	0	1	3	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. fuscus</i>	0	1	3	0	1	?	?	?	?	?	[12]	[01]	[01]	1
<i>L. gracilis</i>	0	1	3	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. knudseni</i>	0	1	3	0	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. labyrinthicus</i>	1	1	3	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. latinasus</i>	0	1	3	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. mystacinus</i>	0	1	3	0	1	?	?	?	?	?	[12]	?	?	?
<i>L. notaktites</i>	0	1	2	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. podicipinus</i>	0	1	0	0	1	[02]	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. rhodomystax</i>	0	1	3	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. spixi</i>	0	1	3	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. troglodytes</i>	0	1	3	0	1	?	?	?	?	?	[12]	?	?	?

Espécies/Caracteres	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126
<i>C. cranwelli</i>	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>C. gaudichaudii</i>	1	0	2	?	1	0	1	1	0	0	3	2	1	2
<i>T. scroccii</i>	1	0	2	1	1	1	1	1	0	0	3	2	1	0
<i>L. bufonius</i>	0	0	1	1	1	2	1	0	1	1	2	0	0	3
<i>L. camaquara</i>	0	0	1	0	1	2	0	0	3	1	0	2	0	3
<i>L. chaquensis</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	3	1	0	2	0	3
<i>L. furnarius</i>	0	0	2	0	1	2	0	0	3	3	0	2	0	3
<i>L. fuscus</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	3	1	0	2	0	[23]
<i>L. gracilis</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	3	?	0	?	0	3
<i>L. knudseni</i>	0	0	2	0	1	2	1	0	0	?	0	?	0	3
<i>L. labyrinthicus</i>	0	0	1	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	2
<i>L. latinasus</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	3	1	0	2	0	3
<i>L. mystacinus</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	3	[13]	[01]	?	0	3
<i>L. notaktites</i>	1	?	2	?	1	2	0	0	3	1	0	2	0	2
<i>L. podicipinus</i>	1	[01]	2	[01]	1	2	[01]	0	3	[12]	0	2	0	3
<i>L. rhodomystax</i>	1	0	1	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	3
<i>L. spixi</i>	2	0	2	0	1	2	0	0	3	0	0	0	0	3
<i>L. troglodytes</i>	1	0	2	0	1	2	0	0	3	3	0	[12]	0	[23]

Espécies/Caracteres	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140
<i>C. cranwelli</i>	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?
<i>C. gaudichaudii</i>	2	2	2	2	2	2	3	1	0	1	2	1	0	?
<i>T. scroccii</i>	1	2	2	3	3	3	3	1	1	1	0	?	1	?
<i>L. bufonius</i>	2	2	2	1	0	?	?	0	0	1	0	?	2	0
<i>L. camaquara</i>	0	2	0	1	1	?	?	1	0	1	?	?	2	0
<i>L. chaquensis</i>	[02]	2	0	1	2	?	?	1	0	1	[12]	[01]	?	1
<i>L. furnarius</i>	0	2	0	1	3	?	?	0	0	1	?	?	2	1
<i>L. fuscus</i>	[12]	2	0	1	[13]	?	?	1	0	1	[12]	0	2	1
<i>L. gracilis</i>	2	2	0	1	3	?	?	1	0	1	1	0	2	1
<i>L. knudseni</i>	1	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	?	2	1
<i>L. labyrinthicus</i>	1	1	0	0	3	?	?	1	1	1	1	?	1	1
<i>L. latinasus</i>	2	2	0	2	3	?	?	1	1	0	1	0	2	1
<i>L. mystacinus</i>	2	2	0	[12]	3	?	?	1	0	1	2	0	2	1
<i>L. notaktites</i>	1	2	0	1	3	?	?	1	1	1	1	1	2	1
<i>L. podicipinus</i>	2	2	0	1	[13]	[12]	2	1	1	1	2	1	2	1
<i>L. rhodomystax</i>	1	1	0	1	1	2	1	0	?	1	1	0	1	1
<i>L. riveroi</i>	1	1	0	1	0	2	1	0	?	1	0	?	1	0
<i>L. spixi</i>	2	2	0	1	1	1	1	1	0	1	0	?	2	1
<i>L. troglodytes</i>	2	2	0	[12]	3	2	1	1	0	1	1	1	2	1

Espécies/Caracteres	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154
<i>C. cranwelli</i>	0	0	2	2	3	?	?	3	0	2	1	0	?	0
<i>C. gaudichaudii</i>	0	0	0	?	?	0	0	?	?	0	?	0	?	?
<i>T. scroccii</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>L. bufonius</i>	1	2	1	0	1	2	0	2	0	1	1	1	3	1
<i>L. camaquara</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	2	1	0	1
<i>L. chaquensis</i>	1	1	1	1	[12]	3	1	2	0	[02]	2	0	[012]	1
<i>L. furnarius</i>	1	1	1	1	1	2	0	1	1	0	3	0	0	0
<i>L. fuscus</i>	1	1	1	0	1	2	0	[12]	0	1	[12]	0	[02]	0
<i>L. gracilis</i>	1	0	1	?	?	?	0	?	?	1	?	1	?	?
<i>L. knudseni</i>	1	2	1	0	1	2	0	2	0	2	1	1	0	1
<i>L. labyrinthicus</i>	1	2	1	0	0	2	0	2	0	2	1	0	2	0
<i>L. latinasus</i>	1	1	1	0	1	2	0	2	0	2	2	0	1	0
<i>L. mystacinus</i>	[12]	?	1	?	?	?	0	?	[01]	[02]	?	?	?	?
<i>L. notpaktites</i>	1	?	1	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?	?
<i>L. podicipinus</i>	1	1	1	0	2	3	1	1	0	2	2	1	[01]	1
<i>L. rhodomystax</i>	1	1	1	0	1	2	0	2	1	0	2	0	0	1
<i>L. spixi</i>	1	1	1	0	1	2	0	2	0	1	2	0	0	0
<i>L. troglodytes</i>	1	1	1	0	1	2	0	2	[01]	2	1	0	[01]	1

Espécies/Caracteres	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168
<i>C. cranwelli</i>	0	?	?	1	3	1	2	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. gaudichaudii</i>	?	?	?	0	4	0	0	0	0	0	?	?	?	?
<i>T. scroccii</i>	0	?	0	0	4	1	2	0	0	1	1	1	0	0
<i>L. bufonius</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	2	0	1	0	0	1
<i>L. camaquara</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	2	0	1	1	0	1
<i>L. chaquensis</i>	[01]	1	1	0	1	1	[23]	1	[12]	0	1	1	0	1
<i>L. furnarius</i>	1	0	1	0	2	0	2	1	2	0	1	1	0	1
<i>L. fuscus</i>	1	0	0	0	[12]	0	[123]	1	2	1	[01]	1	1	1
<i>L. gracilis</i>	0	0	0	0	2	0	1	1	2	0	1	1	0	1
<i>L. knudseni</i>	1	0	1	1	1	0	2	1	1	0	1	1	0	1
<i>L. labyrinthicus</i>	1	0	0	1	1	0	2	1	1	0	1	0	0	1
<i>L. latinasus</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1
<i>L. mystacinus</i>	1	0	1	0	2	0	[12]	1	2	1	1	1	[01]	1
<i>L. notpaktites</i>	2	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	1	1	1
<i>L. podicipinus</i>	1	1	0	0	0	1	3	0	1	0	1	0	1	1
<i>L. rhodomystax</i>	1	2	2	1	0	1	4	1	1	0	1	0	1	1
<i>L. spixi</i>	0	1	1	1	3	0	2	1	2	0	1	1	1	1
<i>L. troglodytes</i>	1	0	1	0	1	0	2	1	2	0	0	1	1	1

Espécies/Caracteres	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182
<i>C. cranwelli</i>	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	1	2	1	0
<i>C. gaudichaudii</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>T. scroccii</i>	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>L. bufonius</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>L. camaquara</i>	1	0	0	1	0	2	0	2	0	0	1	0	1	0
<i>L. chaquensis</i>	1	1	0	0	[02]	[01]	2	[01]	2	[01]	1	0	1	1
<i>L. furnarius</i>	1	1	0	0	1	2	0	2	2	1	1	0	1	1
<i>L. fuscus</i>	1	0	0	[12]	[12]	2	[01]	3	[12]	[01]	1	0	0	1
<i>L. gracilis</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	0	0	1
<i>L. knudseni</i>	0	1	0	2	2	2	0	3	1	1	1	0	0	2
<i>L. labyrinthicus</i>	0	1	0	2	2	2	0	3	0	0	1	0	0	0
<i>L. latinasus</i>	1	1	0	2	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0
<i>L. mystacinus</i>	1	1	0	0	0	[12]	1	3	1	[01]	1	0	0	1
<i>L. notpaktites</i>	1	0	0	2	0	1	1	3	0	1	1	0	1	1
<i>L. podicipinus</i>	1	1	0	1	0	2	1	3	[12]	1	1	1	1	1
<i>L. rhodomystax</i>	1	2	0	1	0	2	1	0	1	1	1	0	1	2
<i>L. spixi</i>	1	1	0	2	0	2	0	1	1	1	1	0	1	1
<i>L. troglodytes</i>	1	1	0	2	0	2	1	3	[12]	0	1	0	[01]	1