
Ciências Biológicas

Clara Grangeiro Rodrigues Nascimento

**Descrição da morfologia do aparato
hiobranquial e da musculatura
condrocraniana larval em espécies de
Hyloidae**

An abstract geometric pattern composed of various colored triangles (blue, green, grey, and white) arranged in a complex, overlapping structure, resembling a stylized globe or a network of interconnected shapes.

Rio Claro
2011

Clara Grangeiro Rodrigues Nascimento

Descrição da morfologia do aparato hiobranquial e da
musculatura condrocraniana larval em espécies de
Hylodidae

Orientador: Prof. Dr. Célio Fernando Baptista Haddad

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Instituto de Biociências da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de
Mesquita Filho” - Câmpus de Rio Claro,
para obtenção do grau de bacharel e
licenciado em Ciências Biológicas

Rio Claro

2011

597.8 Nascimento, Clara Grangeiro Rodrigues
N244d Descrição da morfologia do aparato hiobranquial e da musculatura condrocraniana larval em espécies de Hylodidae / Clara Grangeiro Rodrigues Nascimento. - Rio Claro : [s.n.], 2011
39 f. : il., figs., fots.

Trabalho de conclusão de curso (licenciatura e bacharelado - Ciências Biológicas Integral) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad

1. Anuro. 2. Zoologia. 3. Vertebrados. I. Título.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente à Olívia, cujas ideias meio malucas geraram esse TCC e me possibilitaram conhecer mais a fundo a vida acadêmica. Obrigada pela atenção e pelas broncas, Olívia. Aprendi muito com você nesses anos.

Agradeço ao Célio, pelas aulas, pela disponibilidade dos materiais do laboratório e pela orientação.

À Marília, minha sempre presente amiga, companheira de graduação e de laboratório. Sua ajuda foi fundamental para a elaboração desse trabalho e para conseguirmos enfrentar juntas o término da faculdade.

Agradeço à minha família, sempre longe fisicamente, porém presente em todos os momentos.

Ao Jorge, meu querido para todas as horas.

Resumo

Estudos sobre a morfologia de larvas e adultos de anuros são importantes para apoiar hipóteses ecológicas, filogenéticas e taxonômicas das espécies. O presente trabalho teve como objetivo descrever o aparato hiobranquial larval e a musculatura condrocraniana para a família Hylodidae, utilizando-se de sete espécies: *Megaelosia goeldii*, *Megaelosia massarti*, *Crossodactylus dispar*, *Hylodes magalhaesi*, *Hylodes meridionalis*, *Hylodes perplicatus* e *Hylodes heyeri*. Os girinos, já fixados, pertencem à Coleção CFBH (Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro) e estão entre os estágios de desenvolvimento 25 e 32 de acordo com a tabela de Gosner (1960). Os espécimes foram diafanizados seguindo a técnica de Taylor e Van Dyke (1985) para, posteriormente, serem fotografados e analisados sob estereomicroscópios. Para a estrutura do aparato hiobranquial, os resultados revelaram uma maior semelhança entre os gêneros *Hylodes* e *Megaelosia* e uma maior diferença entre esses dois gêneros com *Crossodactylus*. Para a origem e a inserção da musculatura condrocraniana, não houve diferenças significativas entre os gêneros, ocorrendo um padrão dentro das espécies analisadas. A morfologia do aparato hiobranquial larval e de sua musculatura associada para a família Hylodidae tem muitas semelhanças com a família Bufonidae, um táxon considerado aparentado.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	6
2. DESENVOLVIMENTO.....	9
2.1. Objetivos.....	9
2.2. Material e Métodos.....	9
2.3. Forma de análise dos dados.....	11
2.4. Resultados.....	13
2.4.1. Aparato hiobranquial.....	13
2.4.2. Musculatura.....	26
3. DISCUSSÃO.....	28
3.1. Aparato hiobranquial.....	28
3.2. Musculatura.....	32
4. CONCLUSÃO.....	33
5. REFERÊNCIAS.....	34

1. INTRODUÇÃO

A família Hyloidae Günther, 1858 engloba anuros de hábitos principalmente diurnos distribuídos do noroeste ao sul do Brasil e norte da Argentina, encontrados frequentemente associados a riachos e córregos da Mata Atlântica (POMBAL et al., 2006; WEBER; CARAMASCHI, 2006; FROST, 2011). O táxon é composto por três gêneros, sendo eles: *Crossodactylus* Duméril e Bibron, 1841 (11 espécies); *Hylodes* Fitzinger, 1826 (24 espécies) e *Megaelosia* Miranda-Ribeiro, 1923 (sete espécies), (FROST, 2011). A sub-família Hyloinae foi recentemente redefinida como família Hyloidae (Figura 1); dessa forma, qualquer trabalho que agregue dados morfológicos que corroborem ou não essa classificação são de suma importância (GRANT et al., 2006).

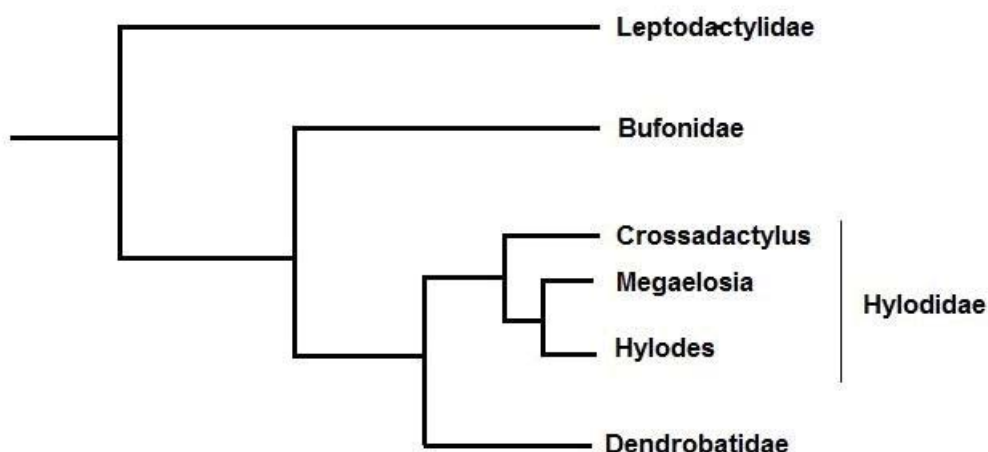


Figura 1. Filogenia da família Hyloidae, baseado em Grant et al., 2006.

O estudo sobre a morfologia e ontogenia em larvas e adultos de Anura fornece informações complementares para o desenvolvimento de pesquisas relacionadas à taxonomia e filogenia,

além de aprofundar o conhecimento sobre estas espécies (DE BEER, 1937; SOKOL, 1975; ROČEK, 1998; HAAS, 2003; PUGENER et al., 2003; FROST et al., 2006).

O aparato hiobranquial de larvas de anuros atua nas trocas gasosas e na filtragem de partículas alimentares (Wassersug & Rosenberg, 1979) e, no decorrer do seu desenvolvimento, ele passa por uma reorganização, sendo que partes das estruturas larvais podem permanecer ou se remodelar contribuindo com a estrutura do aparato hiobranquial do adulto (Trewavas, 1932-1933; Roček, 2003). Além disso, a diversidade morfológica do aparato hiobranquial possibilita a realização de inferências sobre a ecologia dos girinos (Figura 2), como sua posição no corpo d'água e seus hábitos alimentares (Candiotti et al., 2004; Candiotti, 2007).

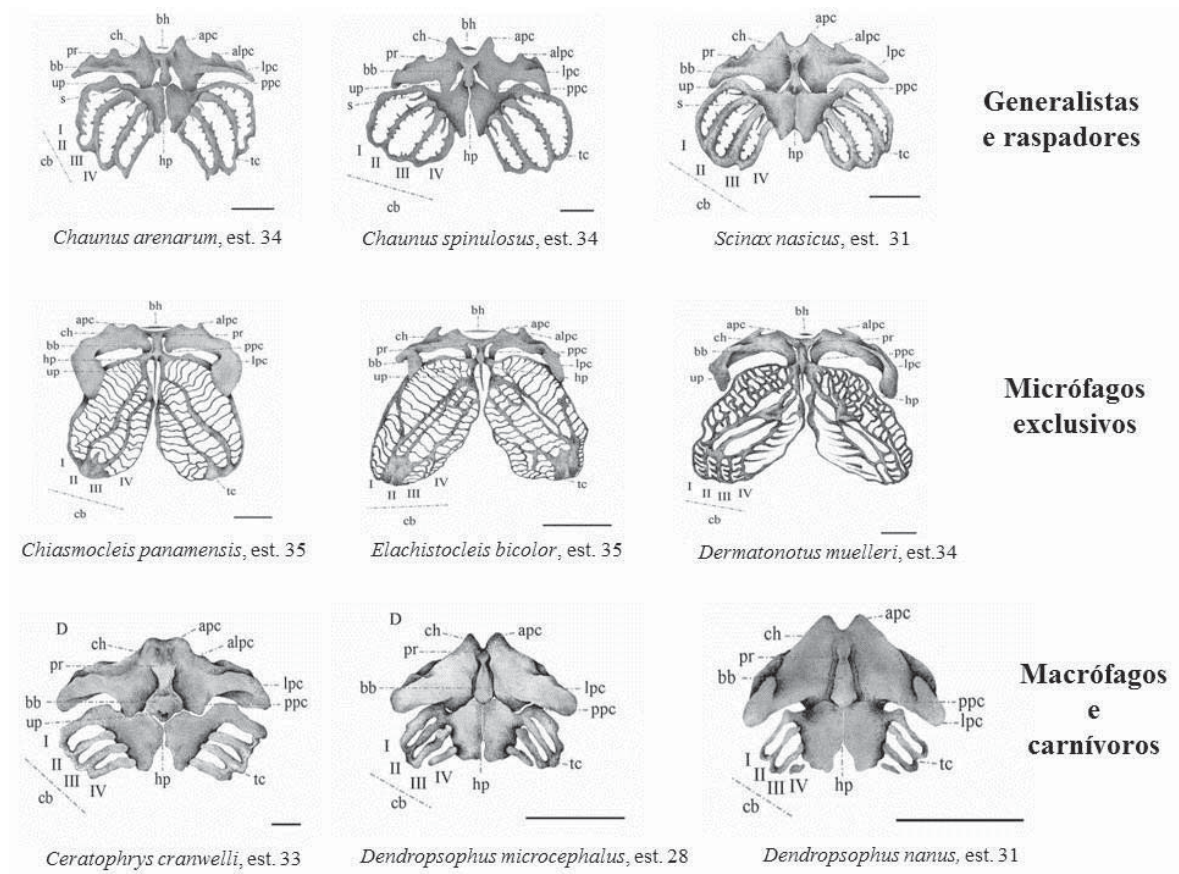


Figura 2. Diferentes morfologias de hiobranquiais em larvas de Anura, organizadas de acordo com o hábito de vida do girino. Esquema retirado do trabalho de Candiotti (2007).

Um dos primeiros a se dedicar ao estudo do desenvolvimento craniano em anuros, incluindo a ontogenia do aparato hiobranquial, foi Parker (1881), dando ênfase para as estruturas ósseas de adultos. Posteriormente, Ridewood (1898), publicou um clássico artigo onde comparava o aparato hiobranquial de *Alytes* com demais gêneros, evidenciando a importância do estudo para complementar análises de parentesco entre os clados. Atualmente, muitas publicações sobre condrocrânio larval, incluindo trabalhos com descrição de hiobranquiais, comprovam a colaboração da descrição morfológica para corroborar informações moleculares (TRUEB, 1993; HAAS, 1997; LARSON; DE SÁ, 1998; CANNATELLA, 1999; MAGLIA et al., 2001; PUGENER et al., 2003).

As características morfológicas musculares em larvas de Anura, como origem e inserção, são dados importantes para evidenciar caracteres sinapomórficos e, conseqüentemente, ajudar a elucidar as relações de parentesco entre os grupos. Um dos primeiros a estudar a musculatura larval de anuros foi De Jongh, que em seu clássico trabalho de 1968 descreve a morfologia mandibular para *Rana temporaria*, incluindo dados funcionais sobre o aparato hiobranquial e sua musculatura associada. Mais recentemente, muitos autores se dedicaram a descrever a musculatura condrocraniana de anuros, discorrendo sobre a funcionalidade de cada músculo na abertura oral, movimentação branquial para trocas gasosas e captura de alimento (HAAS, 2001; CANDIOTI, 2005; ALCADE; BARG, 2006; CANDIOTI, 2007; FABREZI; QUINZIO, 2008).

No entanto, os estudos abrangendo a morfologia de Hylodidae ainda são escassos, comprometendo uma melhor compreensão sobre a taxonomia e a ecologia da família. Dessa forma, são necessários mais estudos morfológicos de larvas e adultos de Hylodidae para complementar hipóteses filogenéticas para o grupo.

2. DESENVOLVIMENTO

2.1. Objetivos

- Descrever e analisar a morfologia do aparato hiobranquial larval da família Hylodidae.
- Descrever e analisar a morfologia da musculatura craniana larval da família Hylodidae.
- Comparar a morfologia entre as espécies estudadas e bibliografia existente.

2.2. Material e Métodos

As análises foram realizadas com girinos de *Crossodactylus caramaschii*, *Megaelosia goeldii*, *Megaelosia massarti*, *Hylodes meridionalis*, *Hylodes perplicatus* e *Hylodes heyeri* entre os estágios 25 e 30 de desenvolvimento, classificados de acordo com a Tabela de Gosner (1960). O material, já previamente fixado, pertence à coleção CFBH (Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro, São Paulo).

Os exemplares foram diafanizados seguindo-se a técnica de Taylor & Van Dyke (1985) descrita a seguir:

- Retirada da pele e vísceras
- Desidratação em soluções de etanol com concentrações crescentes (70%, 90% e 95%), permanecendo 24 horas em cada solução.

- Coloração de cartilagens: imersão em solução composta por 40% de ácido acético glacial e 60% de álcool puro + 0,3-0,4 g/l de azul de alcian, por um período de 3 a 5 horas.
- Neutralização em solução aquosa saturada de bórax (tetraborato de sódio) por no mínimo dois dias, trocando a solução a cada dia.
- Diafanização: imersão em solução composta por 30% de solução aquosa saturada de bórax + 70% de água destilada + aproximadamente 1 g/l de tripsina, até que os músculos fiquem transparentes.
- Coloração de ossos: solução aquosa de KOH a 0,5-1% + uma pitada de vermelho de alizarina; imergir os espécimes até que os ossos adquiram coloração vermelha.
- Lavagem em solução de KOH (0,5-1%) para a retirada do excesso de corante. Deixar os espécimes imersos no KOH por dois dias, trocando a solução a cada 24 horas.
- Manutenção do material diafanizado em solução crescente de glicerina em KOH (0,5-1%): 40%, 70% e 95%. Os espécimes devem permanecer um dia em cada concentração; na última solução, são acrescentados cristais de timol.

2.3. Forma de análise dos dados

Os aparatos hiobranquiais dos espécimes diafanizados foram analisados em estereomicroscópios, fotografados e desenhados em câmera clara para posterior descrição e comparação. A nomenclatura morfológica em larvas seguiu os modelos contidos no trabalho de Haas (1997) para hiobranquiais (Figuras 3 e 4) e de Candiotti (2005, 2007) para a musculatura. A nomenclatura científica das espécies está de acordo com Frost (2011). As consultas sobre homologia foram baseadas em Gaupp (1893) e Roček (2003).

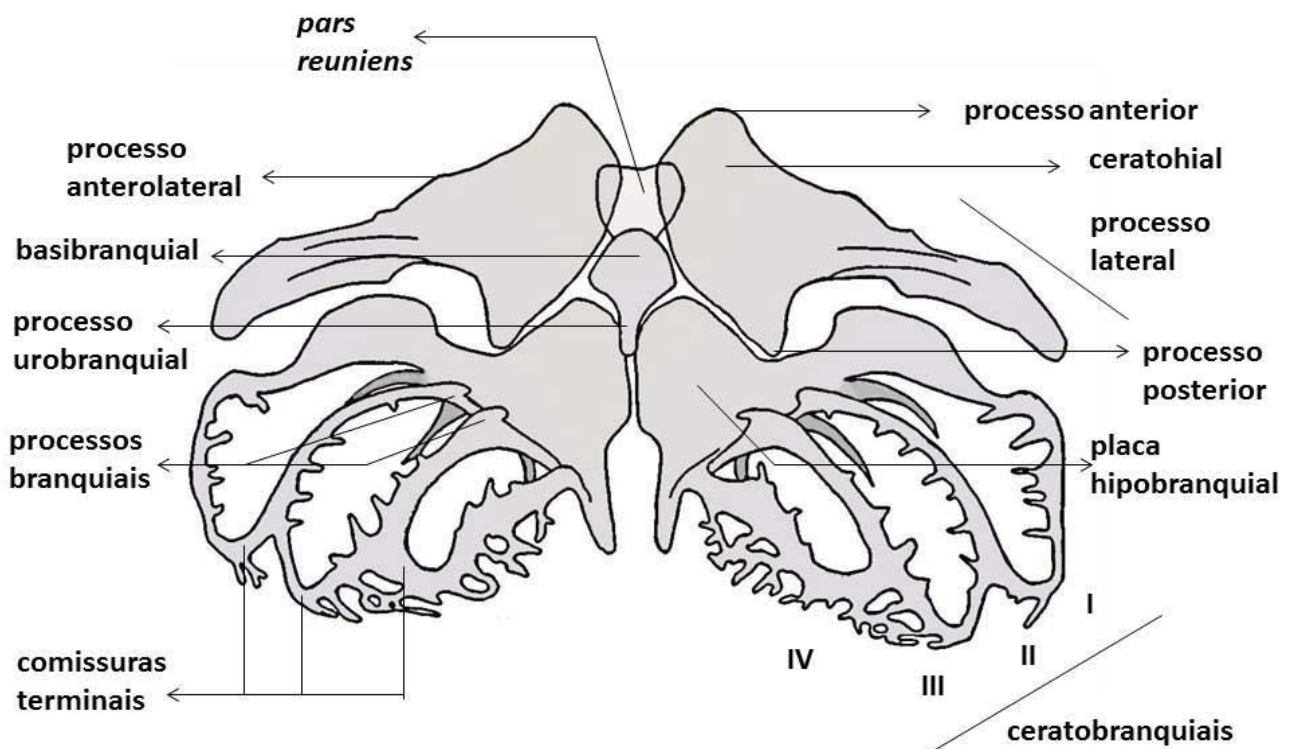


Figura 3. Esquema de aparato hiobranquial de *Hylodes meridionalis* no estágio 25 com suas estruturas representadas. Visão ventral.

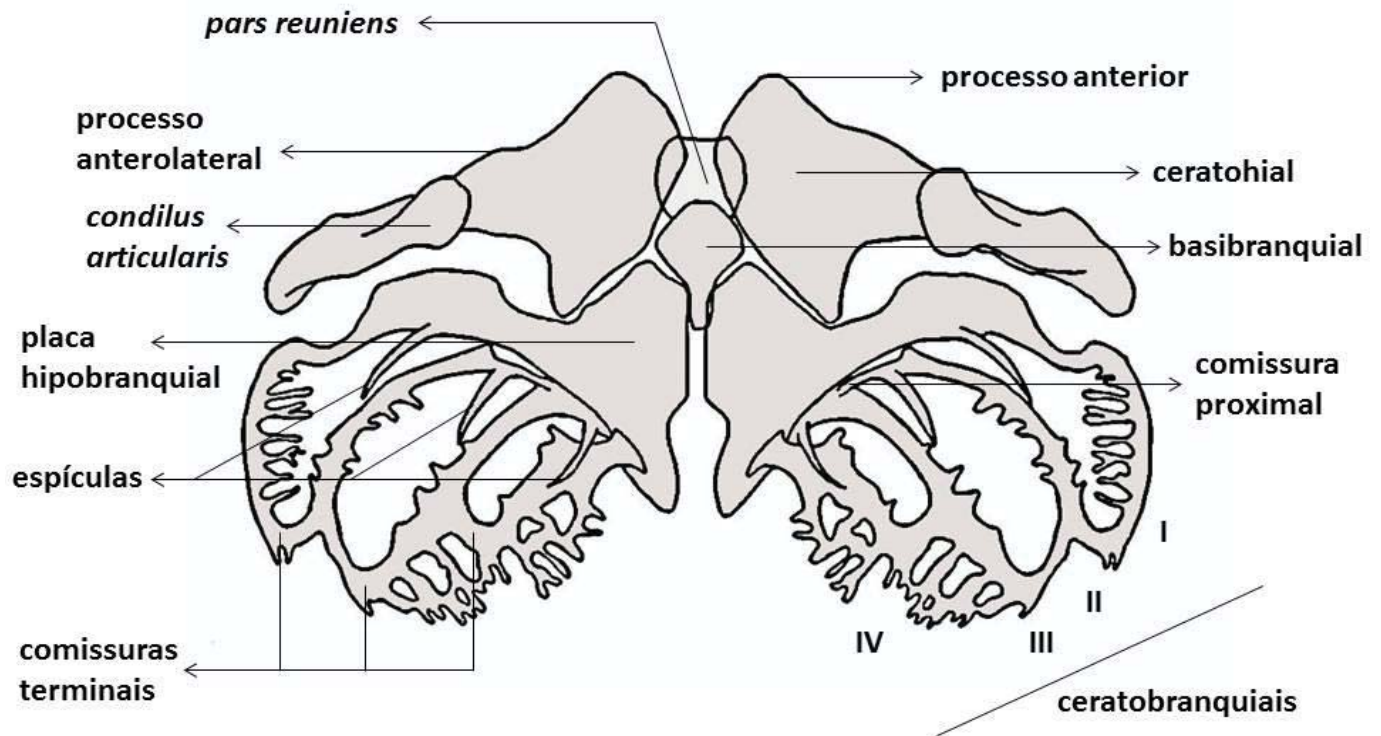


Figura 4. Esquema de aparato hiobranquial de *Hylodes meridionalis* no estágio 25 com suas estruturas representadas.

Visão dorsal.

2.4. Resultados

2.4.1. Aparato Hiobranquial

Crossocactylus caramaschii (Figura 5)

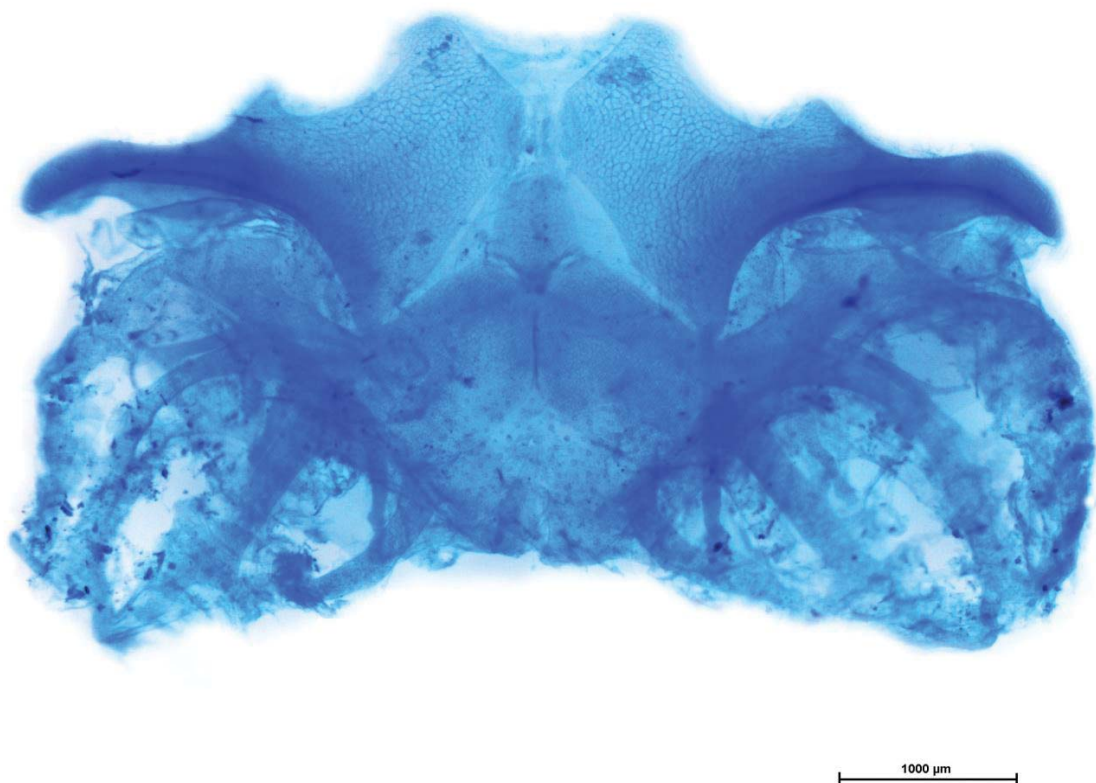


Figura 5. Foto do hiobranquial de *Crossodactylus caramaschii* em visão ventral.

Hiobranquial bem desenvolvido, com formato ligeiramente arredondado.

Basihial ausente.

Ceratohiais desenvolvidos. Suas regiões mediais formam duas peças cartilaginosas com processos anterior e posterior bem visíveis e pontiagudos. Borda dos ceratohiais possuem processos anterolaterais bastante proeminentes e agudos. Entre o processo anterior e o processo anterolateral existe uma concavidade acentuada. Processos laterais desenvolvidos, mas pouco alongados. Presença de uma região mais saliente ventralmente nos ceratohiais que

acompanha os processos laterais, com formato fino e alongado. Em visão dorsal, os *condilus articularis* são bem desenvolvidos como uma projeção arredondada.

Ceratohiais direito e esquerdo não são contínuos; eles se articulam através do *pars reuniens*. *Pars reuniens* composto por cartilagem mais fina que os ceratohiais, com contornos arredondados e região anterior achatada e côncava. Sua região posterior é contínua ao basibranquial.

Basibranquial não se articula com os ceratohiais. Entre essas estruturas, há dois espaços- direito e esquerdo- não preenchidos por cartilagem. Basibranquial possui contornos arredondados anteriormente; posteriormente apresenta uma pequena projeção pontiaguda em sua face ventral, o processo urobranquial.

Placas hipobranquiais bem desenvolvidas. Anteriormente elas estão próximas aos ceratobranquiais e possuem um ramo lateral contínuo ao ceratobranquial I, com uma expansão lateral pontiaguda. Medialmente as placas hipobranquiais não são contínuas, mas estão em íntimo contato e conectam-se através de uma articulação retilínea. Posteriormente ocorre um espaçamento entre as placas.

Ceratobranquiais robustos; III e IV articulam-se com a borda da placa hipobranquial. Ceratobranquial II conecta-se ao ceratobranquial III através da comissura proximal II. Entre a comissura proximal II e a placa hipobranquial há um espaço não preenchido por cartilagem. Os processos branquiais II e III possuem saliências pontiagudas. Ceratobranquiais I e III possuem projeções finas e alongadas. Ceratobranquial II apresenta projeções curtas e robustas, como pequenas calosidades. Ceratobranquial IV não possui projeções.

Presença de três espículas. Espícula I projeta-se da borda da placa hipobranquial. Espícula II projeta-se da da comissura proximal II. Espícula III é continuidade do ceratobranquial III.

Presença de comissura terminal I, II e III, sendo que a III está posicionada de forma mais anteromedial que as demais.

***Hylodes heyeri* (Figura 6)**

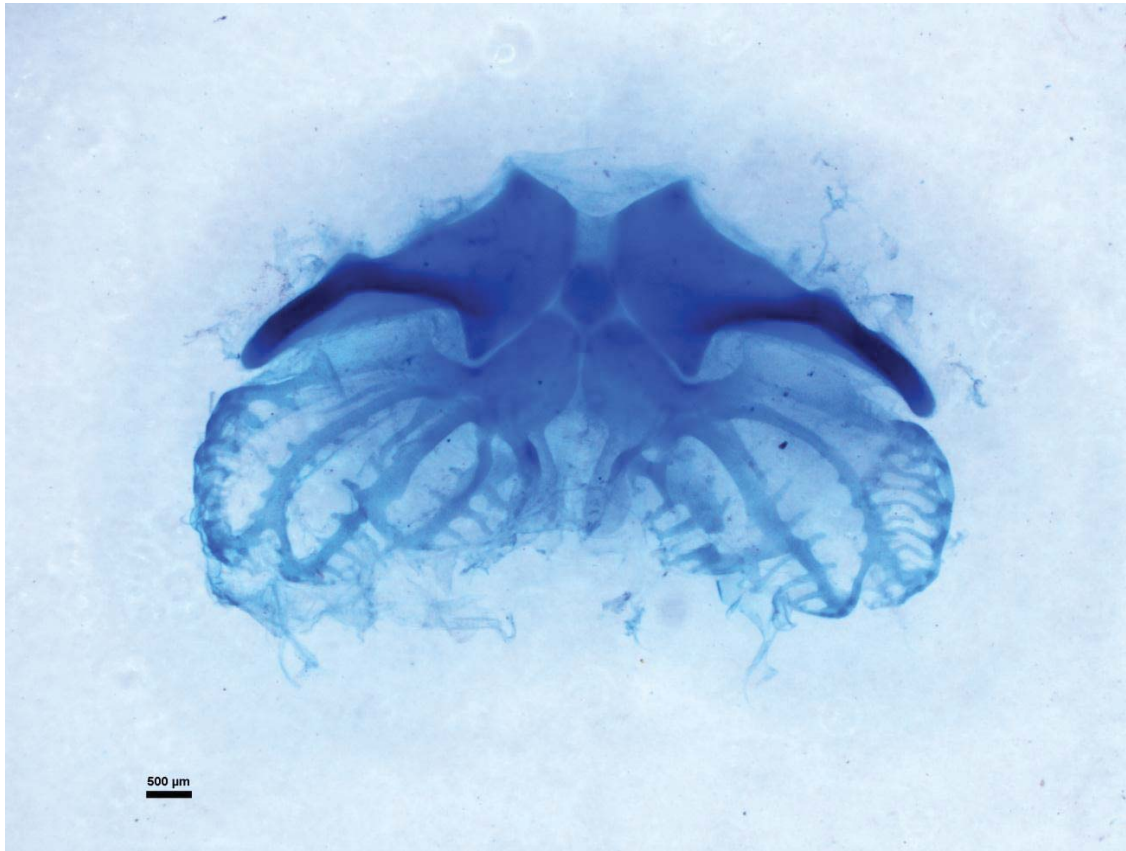


Figura 6. Foto do hiobranquial de *Hylodes Heyeri* em visão ventral.

Hiobranquial bem desenvolvido. Seu eixo transversal é maior que o longitudinal, o que lhe confere um aspecto elíptico.

Basihial ausente.

Ceratohiais robustos. Suas regiões mediais formam duas placas cartilaginosas com processos anterior e posterior bem visíveis e pontiagudos. Borda dos ceratohiais possuem processos anterolaterais visíveis e arredondados. Processos laterais são bem desenvolvidos e alongados. Presença de uma região mais saliente ventralmente nos ceratohiais que acompanha os processos laterais, com formato fino e alongado. Em visão dorsal, os *condilus articularis* são bem desenvolvidos como uma projeção arredondada.

Ceratohiais direito e esquerdo não são contínuos; eles se articulam através do *pars reuniens* composto por cartilagem fina e translúcida, diferente do tecido dos ceratohiais. *Pars reuniens* é contínuo aos ceratohiais e não possui contornos claros, mas sua região anterior é achatada e

levemente côncava. Posteriormente, é contínuo ao basibranquial, não existindo articulação clara entre ambos.

Anteriormente o basibranquial é arredondado e articula-se com as bordas dos ceratohiais direito e esquerdo. Posteriormente ocorre a projeção do processo urobranquial em sua face ventral, como um abrupto afunilamento com formato alongado e base retangular.

Placas hipobranquiais bem desenvolvidas e próximas anteriormente aos ceratohiais. Na região anterior das placas hipobranquiais há um ramo lateral que se conecta ao ceratobranquial I, sendo contínuo a ele; na transição entre eles há uma expansão distal que logo se afunila. As placas hipobranquiais não são contínuas uma à outra; medialmente há um espaçamento estreito entre elas que se torna maior posteriormente. Na região posterior, próximo ao ceratobranquial IV, as placas hipobranquiais são expandidas e alongadas longitudinalmente.

Ceratobranquial II conecta-se ao ceratobranquial III através da comissura proximal II. Ceratobranquiais III e IV articulam-se com a borda da placa hipobranquial. Entre a comissura proximal II e a placa hipobranquial há um espaço não preenchido por cartilagem. Os processos branquiais II e III possuem saliências com pontas arredondadas. Ceratobranquiais I, II e IV possuem projeções finas e alongadas. Ceratobranquial II possui projeções menores.

Presença de três espículas. Espícula I projeta-se da borda da placa hipobranquial. Espículas II e III são continuidade dos ceratobranquiais II e III, respectivamente.

Presença de comissura terminal I, II e III. A comissura terminal III posiciona-se de forma mais anteromedial em relação às demais, pois o ceratobranquial IV corresponde à metade do tamanho do ceratobranquial III.

***Hylodes meridionalis* (Figura 7)**

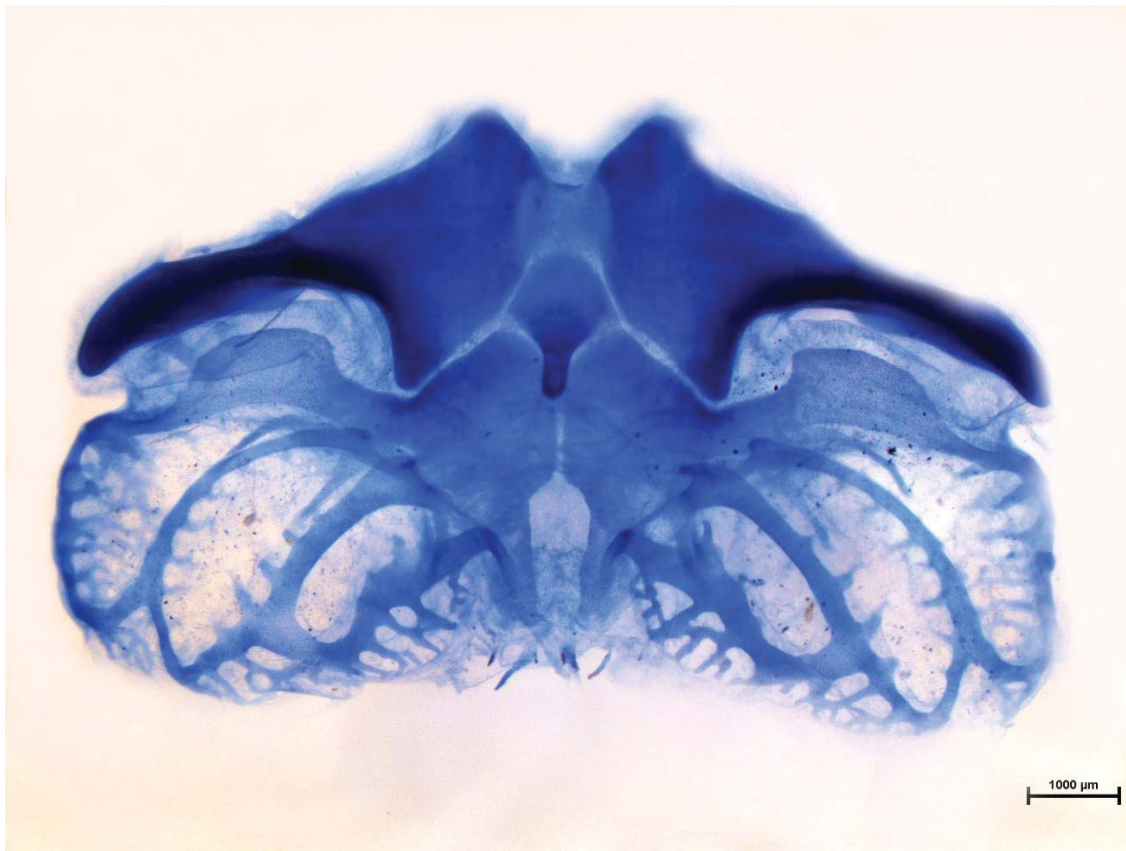


Figura 7. Foto do hiobranquial de *Hylodes meridionalis* em visão ventral.

Hiobranquial como um todo bem desenvolvido, com seu eixo transversal maior que o eixo longitudinal, o que lhe confere contorno elíptico.

Basihial ausente.

Ceratohiais robustos; suas regiões proximais formam duas peças cartilaginosas com processos anterior e posterior bem visíveis e pontiagudos. As bordas dos ceratohiais apresentam pequenas protuberâncias que não chegam a se diferenciar em um processo anterolateral. Os processos laterais são bastante desenvolvidos. Há uma região mais saliente ventralmente acompanhando os processos laterais, com formato fino e alongado. Em visão dorsal, os *condilus articularis*, contínuos aos processos laterais, são bem definidos e apresentam contorno arredondado.

Ceratohiais não são contínuos; eles interconectam-se pelo *pars reuniens* que é amplo e arredondado, formado por tecido cartilaginoso fino e translúcido. O *pars reuniens* salienta-se ventralmente, não ocupando o mesmo plano que os ceratohiais. Ele é contínuo ao

basibranquial, ou seja, não existe uma articulação clara entre ambos, mas sim uma continuidade entre suas células cartilaginosas.

Anteriormente, o basibranquial é grande e arredondado, confluyente com a região posterior do *pars reuniens*. Posteriormente ocorre a projeção do processo urobranquial em sua face ventral, com formato alongado e dendrítico, bastante proeminente.

Placas hipobranquiais bastante visíveis e desenvolvidas, próximas anteriormente aos ceratohiais. Na região anterior das placas hipobranquiais há um ramo lateral que se conecta ao ceratobranquial I, sendo contínuo a ele; na transição entre eles, há uma expansão distal que logo se afunila. As placas hipobranquiais não são contínuas uma à outra; medialmente há um espaçamento estreito entre elas que se torna maior posteriormente. Próximas ao ceratobranquiais II, III e IV, a cartilagem da placa hipobranquial torna-se mais translúcida.

Ceratobranquial II anteriormente ligado ao ceratobranquial III por meio da comissura proximal II. Ceratobranquiais III e IV articulados diretamente com a borda da placa hipobranquial. Entre a comissura proximal II e a placa hipobranquial há um espaço não preenchido por cartilagem. Os processos branquiais II e III possuem saliências com pontas arredondadas. As projeções do ceratobranquial I são finas e reticulares. As projeções dos ceratobranquiais II e III são curtas e presentes em pequena quantidade- entre quatro e seis. Ceratobranquial IV mais robusto que os demais e apresenta projeções reticulares.

Presença de três espículas. A espícula I, mais próxima ao ceratobranquial I, projeta-se diretamente da placa hipobranquial. As espículas II e III projetam-se dos processos branquiais II e III, respectivamente.

Presença de comissura terminal I, II e III. A comissura terminal III, no entanto, posiciona-se de forma mais anteromedial que as demais e apresenta projeções reticulares.

***Hylodes perplicatus* (Figura 8)**

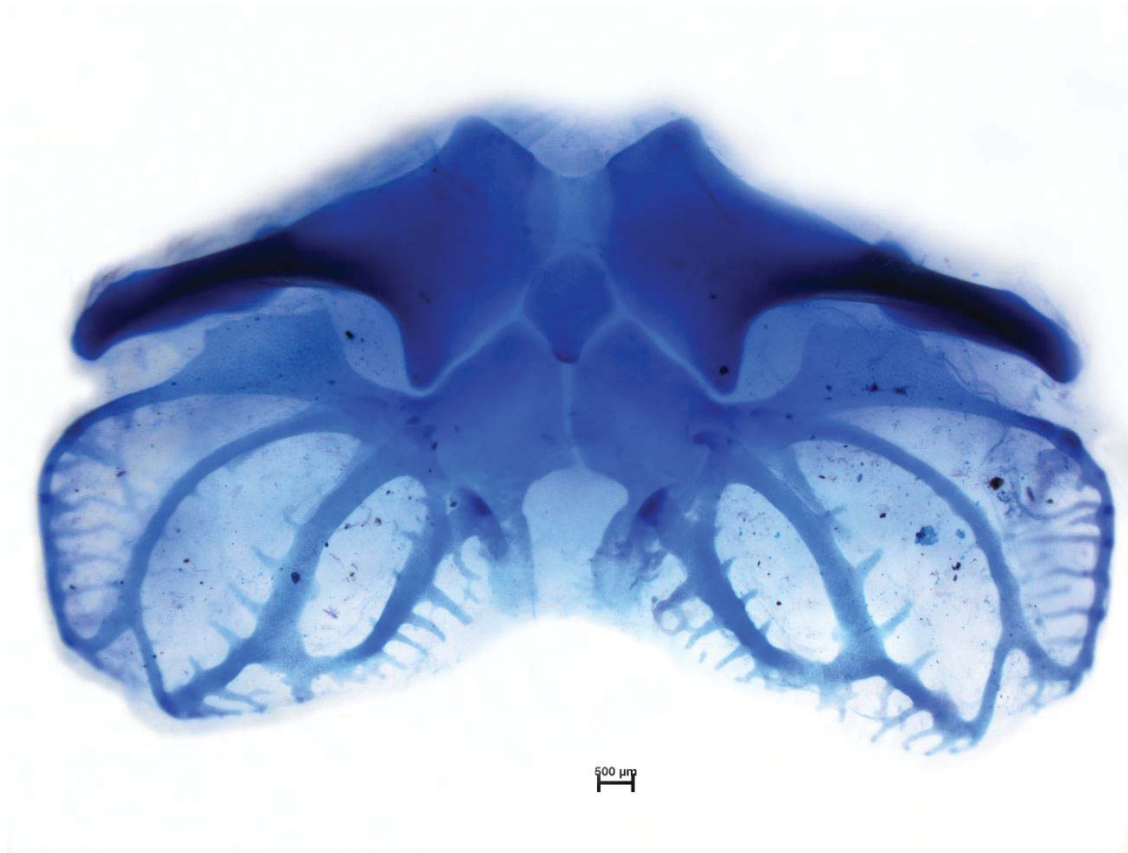


Figura 8. Foto do hiobranquial de *Hylodes perplicatus* em visão ventral.

Hiobranquial como um todo bem desenvolvido. Seu eixo transversal é maior que o longitudinal, o que lhe confere um formato elíptico.

Basihial ausente.

Ceratohiais robustos; suas regiões mediais formam duas peças cartilaginosas com processos anterior e posterior bem definidos e pontiagudos. Não há um processo anterolateral bem definido; a borda dos ceratohiais é quase contínua, ocorrendo apenas uma suave curvatura. Processos laterais bastante desenvolvidos e alongados. Acompanhando os processos laterais, há uma saliência ventral fina e alongada. Em visão dorsal, os *condilus articularis*, contínuos aos processos laterais, são bem definidos e apresentam contorno arredondado.

Ceratohiais articulam-se através do *pars reuniens*, constituído por cartilagem fina e translúcida. Apresenta contornos arredondados e região anterior achatada. Sua região posterior é contínua ao basibranquial.

Basibranquial é anteriormente arredondado; posteriormente ele se afunila e ocorre a projeção do processo urobranquial em sua face ventral, sendo ele curto e arredondado.

Placas hipobranquiais são robustas. Anteriormente estão próximas aos ceratohiais e são contínuas ao ceratobranquial I. Entre eles, há uma expansão cartilaginosa distal, com formato aproximadamente quadrado, que logo se afunila. Medialmente há um pequeno espaçamento entre as placas hipobranquiais que aumenta abruptamente posteriormente.

Ceratobranquiais III e IV articulam-se com a borda das placas hipobranquiais. Ceratobranquiais II e III são unidos por meio da comissura proximal II. Entre a comissura proximal II e a borda da placa hipobranquial há um espaço não preenchido por cartilagem. Os processos branquiais II e III possuem uma saliência pontiaguda. Ceratobranquiais I e IV possuem projeções finas e alongadas, enquanto que os ceratobranquiais II e III possuem projeções menores.

Presença de três espículas. A espícula I projeta-se da borda da placa hipobranquial. Espícula II projeta-se da comissura proximal II e espícula III é continuidade do ceratobranquial III.

Há comissuras terminais I, II e III, sendo que a III encontra-se posicionada de forma mais anteromedial que as demais.

***Megaelosia goeldii* (Figura 9)**

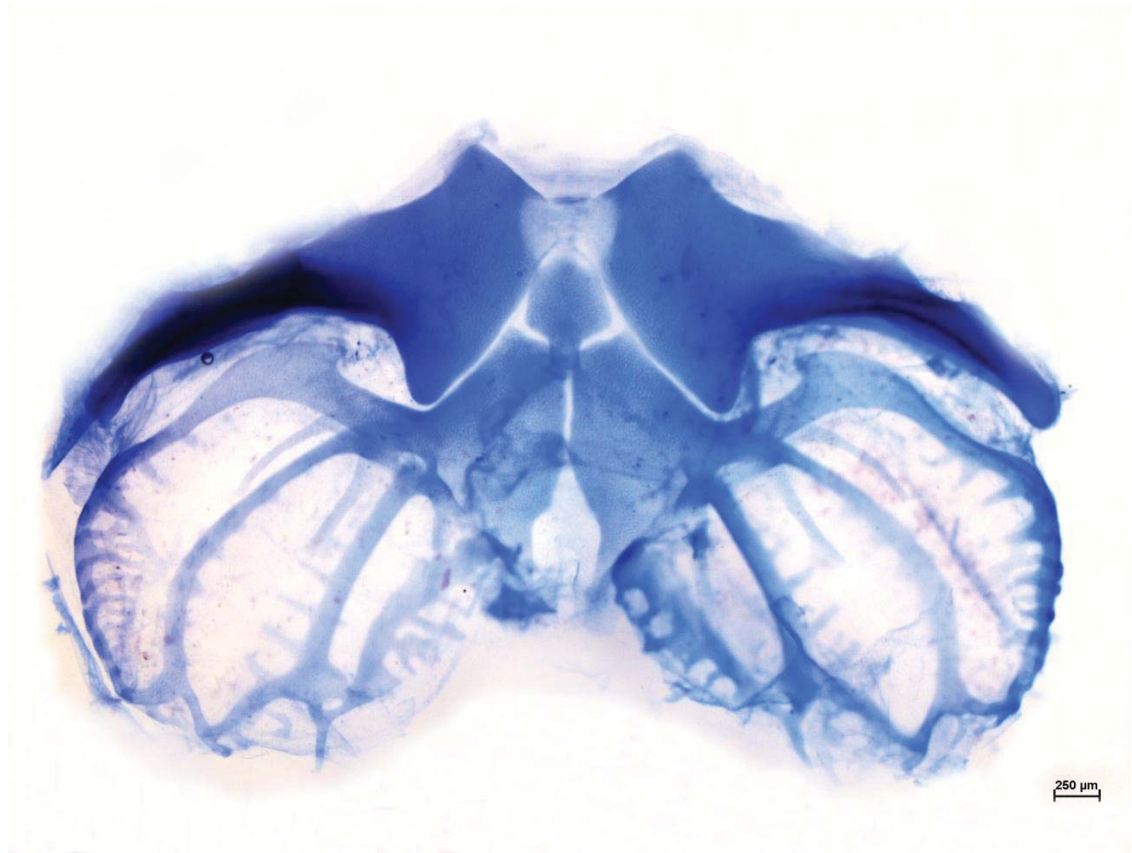


Figura 9. Foto do hiobranquial de *Megaelosia goeldii* em visão ventral.

Hiobranquial bem desenvolvido. Seu eixo transversal é maior que o eixo longitudinal, o que lhe confere contorno elíptico.

Basihial ausente.

Ceratotiais robustos. As regiões mediais dos ceratotiais formam duas peças cartilaginosas com processos anterior e posterior acentuados. Processos anterolaterais visíveis, mas não pontiagudos. Processos laterais são bem desenvolvidos e alongados. Presença de uma região mais saliente ventralmente nos ceratotiais que acompanha os processos laterais, com formato fino e alongado. Em visão dorsal os *condilus articularis* são bem desenvolvidos como uma projeção arredondada.

Ceratotiais direito e esquerdo não são contínuos, mas conectados pelo *pars reuniens* composto por cartilagem fina e translúcida. *Pars reuniens* saliente ventralmente, com contornos arredondados e região anterior achatada. Posteriormente, é contínuo ao basibranquial, não existindo uma articulação clara entre ambos.

Anteriormente o basibranquial é arredondado e articula-se com as bordas dos ceratohiais direito e esquerdo. Posteriormente ocorre a projeção do processo urobranquial em sua face ventral, com formato alongado e base retangular.

Placas hipobranquiais bem desenvolvidas e próximas anteriormente aos ceratohiais. Na região anterior das placas hipobranquiais há um ramo lateral que se conecta ao ceratobranquial I, sendo contínuo a ele; na transição entre eles há uma expansão distal levemente pontiaguda que logo se afunila. As placas hipobranquiais não são contínuas uma à outra; medialmente há um espaçamento estreito entre elas que se torna maior posteriormente. Na região posterior, próximo ao ceratobranquial IV, as placas hipobranquiais são expandidas e alongadas longitudinalmente.

Ceratobranquial II conecta-se ao ceratobranquial III através da comissura proximal II. Ceratobranquiais III e IV articulam-se com a borda da placa hipobranquial. Entre a comissura proximal II e a placa hipobranquial há um espaço não preenchido por cartilagem. Os processos branquiais II e III possuem saliências com pontas arredondadas. Ceratobranquiais I, III e IV apresentam projeções finas e alongadas, sendo elas reticulares em IV. Ceratobranquial II possui poucas projeções, curtas e levemente robustas.

Presença de três espículas. Espícula I projeta-se da placa hipobranquial. Espículas II e III são contínuas aos ceratobranquiais II e III, respectivamente.

Presença de comissura terminal I, II e III. A comissura terminal III posiciona-se de forma mais anteromedial em relação às demais.

***Megaelosia massarti* (Figura 10)**

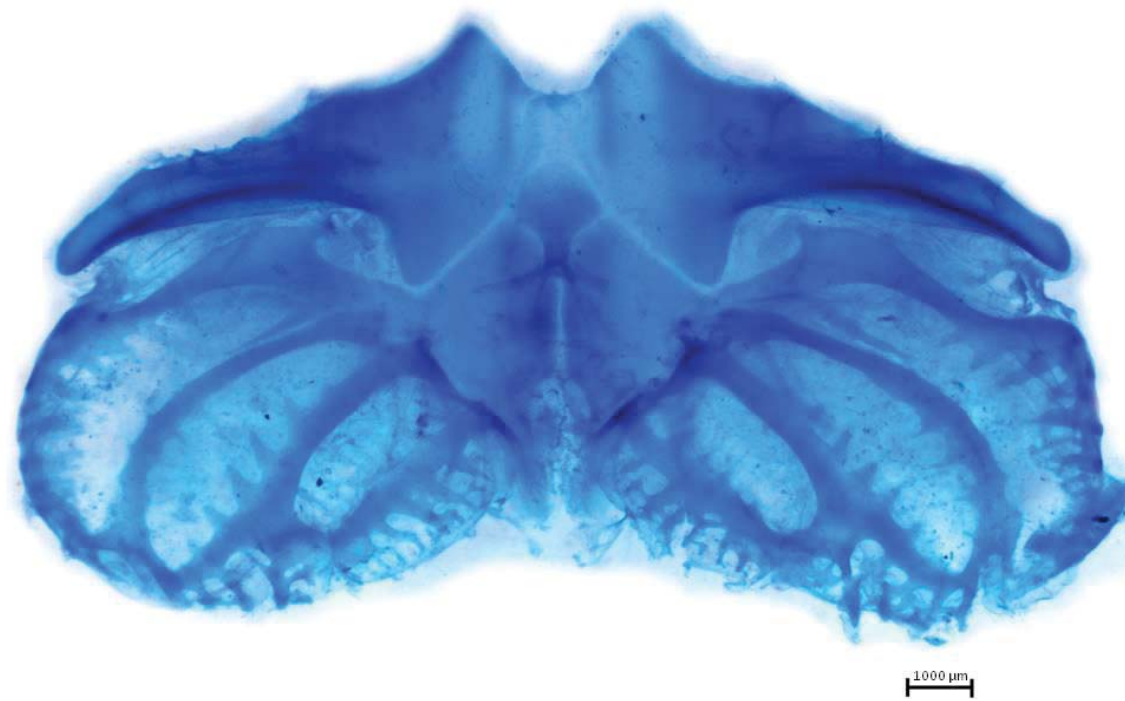


Figura 10. Foto do hiobranquial de *Megaelosia massarti* em visão ventral.

Hiobranquial robusto e bem desenvolvido.

Eixo transversal é maior que o eixo longitudinal, o que lhe confere contornos elípticos.

Basihial ausente.

Ceratohiais bem desenvolvidos; suas regiões mediais formam duas peças cartilaginosas com processos anterior e posterior visíveis e pontiagudos. Os ceratohiais não possuem processo anterolateral diferenciado; ocorre apenas uma suave convexidade em sua borda. Processos laterais são bem desenvolvidos e alongados. Acompanhando os processos laterais, existe uma região saliente ventralmente, com formato fino e alongado.

Ceratohiais não são contínuos; eles se articulam através do *pars reuniens*, constituído por cartilagem fina e translúcida e com formato retangular. Posteriormente ele é contínuo ao basibranquial.

Basibranquial é arredondado anteriormente. Posteriormente ele se afunila e ocorre a projeção do processo urobranquial em sua face ventral, com formato dendrítico e base retangular.

Placas hipobranquiais bem desenvolvidas e robustas. Anteriormente, são bastante próximas aos ceratohiais e contínuas ao ceratobranquial I. Na transição entre ambos existe uma expansão cartilaginosa distal que se afunila. Medialmente há um espaçamento entre as placas hipobranquiais que aumenta posteriormente.

Ceratobranquiais III e IV articulam-se com a borda das placas hipobranquiais. Ceratobranquial II conecta-se ao ceratobranquial III através da comissura proximal II. Entre a comissura proximal II e a placa hipobranquial há um espaço não preenchido por cartilagem. Nos processos branquiais II e III há projeções levemente pontiagudas. Ceratobranquiais I e IV possuem projeções finas e reticulares. Ceratobranquiais II e III possuem projeções menores e mais robustas.

Presença de três espículas. Espícula I projeta-se da borda da placa hipobranquial. Espícula II projeta-se da comissura proximal II e espícula III é continuidade do ceratobranquial III.

Há comissuras terminais I, II e III, sendo que a III está posicionada de forma mais anteromedial que as demais.

Síntese dos resultados para hiobranquial

O gênero *Crossodactylus* é o que possui hiobranquial mais diferenciado para a família Hylodidae, ocorrendo uma pequena disparidade entre ele e *Hylodes* e *Megaelosia*, sendo estes dois muito próximos morfológicamente entre si. As diferenças morfológicas do hiobranquial de *Crossodactylus* em relação à *Hylodes* e *Megaelosia* são apresentadas em tópicos a seguir:

- Formato do hiobranquial como um todo mais arredondado do que elipsoide ou ovalado.
- Ceratohial com processo anterolateral bastante diferenciado e pontiagudo.
- Grande espaçamento entre basibranquial e ceratohiais direito e esquerdo.
- Ceratobranquial IV sem projeções.

Entretanto, foi possível observar pontos em comum para todos os gêneros, estabelecendo características compartilhadas para a família. São elas:

- Ausência de basihial.
- Basibranquial pequeno, o que possibilita a articulação entre as placas hipobranquiais medialmente.
- Placa hipobranquial contínua ao ceratobranquial I, com uma expansão lateral cartilaginosa entre ambos.
- Ceratobranquiais III e IV articulados à borda da placa hipobranquial.
- Processos branquiais dos ceratobranquiais com saliências cartilaginosas, pontiagudas ou arredondadas.
- Presença de comissura proximal II.
- Espaço não preenchido por cartilagem entre comissura proximal II e a placa hipobranquial (Figura 11).

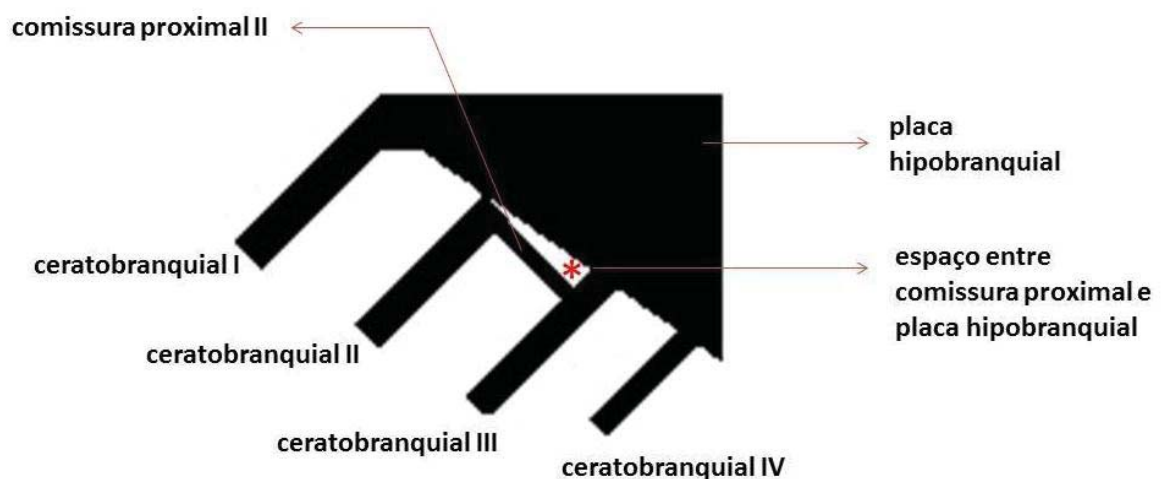


Figura 11. Esquema representando a articulação dos ceratobranquiais com a placa hipobranquial e o espaço presente entre ela e a comissura proximal II.

- Comissura terminal III posicionada de forma mais anteromedial que as demais.
- Presença apenas de espículas I, II e III.

2.4.1. Musculatura

Os músculos analisados no trabalho foram os seguintes: *intermandibularis*, *geniohyoideus*, *suspensorioangularis*, *hyoangularis*, *orbitohyoideus*, *interhyoideus*, *subarcualis rectus*, *subarcualis obliquus*, *constrictor branchialis* II, III e IV (figura 11).

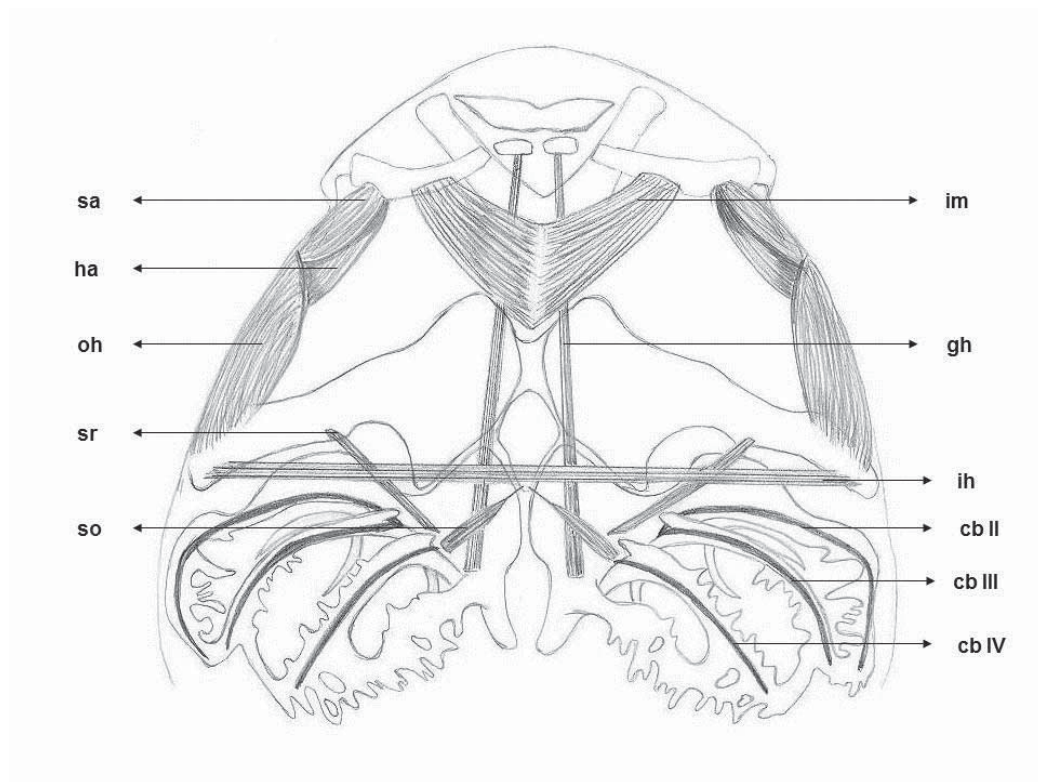


Figura 11. Esquema de condrocrânio com indicações dos principais músculos. Visão ventral. Legenda: cb (II-IV), *constrictor branchialis*; gh, *geniohyoideus*; ha, *hyoangularis*; ih, *interhyoideus*; im, *intermandibularis*; oh, *orbitohyoideus*; sa, *suspensorioangularis*; so, *subarcualis obliquus*; sr, *subarcualis rectus*.

Os resultados sobre origem e inserção da musculatura condrocraniana são apresentados a seguir (Tabela 1):

Tabela 1. Origens e inserções dos músculos cranianos para os três gêneros de Hyloidae.

	<i>Crossodactylus</i>		<i>Hylodes</i>		<i>Megaelosia</i>	
Músculo	Origem	Inserção	Origem	Inserção	Origem	Inserção
<i>Intermandibularis</i>	Porção medial da cartilagem de Meckel	Aponeurose medial	Porção medial da cartilagem de Meckel	Aponeurose medial	Porção medial da cartilagem de Meckel	Aponeurose medial
<i>Geniohyoideus</i>	Face ventral da cartilagem infrarostral	Região central da placa hipobranquial	Cartilagem infrarostral	Região central da placa hipobranquial	Face ventral da cartilagem infrarostral	Região posterior da placa hipobranquial
<i>Suspensorioangularis</i>	Lateral externa do palatoquadrado	Processo articular da cartilagem de Meckel	Lateral externa do palatoquadrado	Processo articular da cartilagem de Meckel	Região superior e posterior do processo muscular	Processo articular da cartilagem de Meckel
<i>Hyoangularis</i>	Processo lateral do ceratohial	Processo articular da cartilagem de Meckel	Processo lateral do ceratohial	Processo articular da cartilagem de Meckel	Face dorsal do processo lateral do ceratohial	Processo articular da cartilagem de Meckel
<i>Orbitohyoideus</i>	Região dorsal e posterior do processo muscular	Processo lateral do ceratohial	Toda a extremidade dorsal anterior do processo muscular	Processo lateral do ceratohial	Toda a extremidade dorsal anterior do processo muscular	Processo lateral do ceratohial
<i>Interhyoideus</i>	Face ventral da extremidade do ceratohial	Aponeurose medial	Face ventral da extremidade do ceratohial	Aponeurose medial	Face ventral da extremidade do ceratohial	Aponeurose medial
<i>Subarcualis rectus</i>	Extremidade posterior do ceratohial	Região medial da placa hipobranquial	Face dorsal da região medial do ceratohial	Região medial da placa hipobranquial	Face dorsal da região medial do ceratohial	Região medial da placa hipobranquial
<i>Subarcualis obliquus</i>	Porção inferior do basibranquial	Região central da placa hipobranquial	Extremidade inferior do basibranquial	Região central da placa hipobranquial	Extremidade medial da placa hipobranquial	Centro da placa hipobranquial
Constrictor branchialis II	Processo branquial	Comissura terminal I	Processo branquial	Comissura terminal I	Processo branquial	Comissura terminal I
Constrictor branchialis III	Processo branquial	Comissura terminal II	Processo branquial	Comissura terminal II	Processo branquial	Comissura terminal II
Constrictor branchialis IV	Parte proximal do ceratobranquial IV	Comissura terminal III	Parte proximal do ceratobranquial IV	Comissura terminal III	Parte proximal do ceratobranquial IV	Comissura terminal III

Os dados obtidos demonstram que não existem diferenças significativas na origem e inserção dos músculos para a família Hyloidae, ocorrendo um padrão dentro das espécies analisadas. As variações encontradas referem-se ao local da cartilagem onde o músculo se origina ou se insere.

O músculo *geniohyoideus*, por exemplo, insere-se na região central da placa hipobranquial em *Crossodactylus* e *Hylodes*. Em *Megaelosia*, ele se insere na região posterior da placa hipobranquial, próximo ao ceratobranquial IV.

O músculo *suspensorioangularis* origina-se na lateral externa do palatoquadrado em *Crossodactylus* e *Hylodes*. Em *Megaelosia*, a origem do mesmo músculo ocorre na volta do processo muscular.

O músculo *orbitohyoideus* origina-se ao longo de toda a volta do processo muscular em *Hylodes* e *Megaelosia*; já em *Crossodactylus*, sua origem se concentra em apenas um ponto do processo muscular. Além disso, em *Crossodactylus* o músculo é bastante longo e delgado, enquanto em *Megaelosia* e *Hylodes* ele é robusto e arredondado, chegando a sobressair da cabeça do girino.

3. DISCUSSÃO

3.1. Aparato Hiobranquial

O formato e as proporções das partes cartilaginosas do aparato hiobranquial são bastante diversos em Anura, como mostrado na figura 1. Geralmente, as proporções entre os ceratohiais e os ceratobranquiais são um indicativo do hábito alimentar do girino: ceratobranquiais bem desenvolvidos e maiores em proporção do que os ceratohiais são característicos de larvas micrófagas filtradoras, enquanto que ceratohiais pequenos são indicativo de larvas carnívoras (WASSERSUG; HOFF, 1979; HAAS, 1997; CANDIOTI, 2004; CANDIOTI, 2007). Dessa forma, pode-se inferir que os girinos da família Hylodidae apresentam hábito generalista, pois as proporções entre os ceratohiais e os ceratobranquiais são bastante equilibradas.

O basihial é considerado uma característica plesiomórfica para Anura, sendo comumente encontrado em Ascaphidae e Discoglossidae (RIDEWOOD, 1898; SOKOL, 1975; HAAS, 1995; PUGENER et al., 2003). Em seu trabalho de 1997, Haas afirma que a maioria de Neobatrachia não apresenta o basihial, o que corrobora os dados obtidos para Hylodidae nesse trabalho. Entretanto, alguns gêneros próximos de Hylodidae possuem o basihial, como

Bufo, *Rhinella*, *Epipedobates* e *Phyllobates* (SEDRA; MICHAEL, 1958; HAAS, 1995; CANDIOTI, 2007). A permanência de um carácter plesiomórfico em determinados grupos derivados talvez possa estar relacionada a particularidades ecológicas e ontogenéticas das espécies, diferenciando-as das demais.

Os ceratohiais de *Hylodes* e *Megaelosia* não apresentam processo anterolateral bem definido, sendo essa uma característica que os diferencia do género *Crossodactylus*. Os ceratohiais de *Crossodactylus*, por apresentarem processo anterolateral proeminente e bastante pontiagudo, assemelham-se aos ceratohiais de Bufonidae e Dendrobatidae (HAAS, 1995; LARSON, 2004; CANDIOTI, 2007).

O *pars reuniens* de Hylodidae está de acordo com o encontrado na maioria dos Neobatrachia, ou seja, está posicionado de forma a conectar os ceratohiais e é confluyente posteriormente ao basibranquial (HAAS, 1997; HAAS; RICHARDS, 1998; LARSON, 2004; FABREZI; GOLDBERG, 2009). Cannatella (1999) descreveu a composição histológica do *pars reuniens* em Anura como uma pequena massa de tecido fibroso branco, diferente da composição dos ceratohiais; em Hylodidae, o *pars reuniens* apresenta a característica de ser formado por tecido cartilaginoso diferenciado, mas não como o descrito por Cannatella: ele é menos denso e mais translúcido que o dos ceratohiais.

Assim como ocorre na maioria do demais Neobatrachia e, principalmente, nos táxons irmãos Bufonidae e Dendrobatidae (SEDRA; MICHAEL, 1958; SOKOL, 1975; DE JONGH, 1968; HAAS, 1995; HAAS, 1997; LARSON; DE SÁ, 1998; LARSON, 2004; CANDIOTI, 2007), o basibranquial para os géneros estudados da família Hylodidae é uma estrutura pequena que não se estende até a região medial das placas hipobranquiais, permitindo a articulação direta entre ambas. O mesmo não ocorre em *Alytes*, *Bombina* e *Discoglossus*: nesses géneros, o basibranquial projeta-se até a região medial das placas hipobranquiais, separando-as completamente (RIDEWOOD, 1898a; PUGENER; MAGLIA, 1997; ROČEK, 2003; HAAS, 2003).

O processo urobranquial está presente em Hylodidae como uma projeção cartilaginosa do basibranquial, assim como ocorre em Bufonidae, Dendrobatidae e Leptodactylidae (SEDRA; MICHAEL, 1958; HAAS, 1995; LARSON; DE SÁ, 1998; CANDIOTI, 2007).

As placas hipobranquiais de Hylodidae são contínuas ao ceratobranquial I, com uma expansão lateral cartilaginosa entre ambos. O mesmo pode ser observado nas famílias

Bufonidae, Dendrobatidae e Leptodactylidae, ocorrendo variações nos formatos das expansões laterais cartilaginosas (HAAS, 1995; LARSON; DE SÁ, 1998; CANDIOTI, 2007).

Em Dendrobatidae, os ceratobranquiais II e III não se articulam com a extremidade da placa hipobranquial; suas extremidades proximais são livres e se conectam à placa hipobranquial através de ligamentos (HAAS, 1995). Em Hylodidae, no entanto, os ceratobranquiais II e III conectam-se entre si através da comissura proximal, sendo o ceratobranquial III articulado com a borda da placa hipobranquial.

A presença ou ausência de comissuras proximais varia entre os grupos de anuros. Em algumas espécies de *Ascaphus*, Discoglossidae, Pipidae e Microhylidae todas as comissuras proximais estão presentes conectando as extremidades proximais dos ceratobranquiais; em Bufonidae e Dendrobatidae, todas as comissuras proximais foram perdidas (HAAS, 1995; HAAS, 1997; HAAS, 2003). Dendrobatidae possui a particularidade de possuir ligamentos conectando a extremidade proximal dos ceratobranquiais II e III às placas hipobranquiais (HAAS, 1995; CANNATELLA, 1999). Em Hylodidae, foi encontrada uma situação intermediária entre esses dois extremos, ou seja, a presença apenas de comissura proximal II. Talvez essa possa ser uma peculiaridade para a família, pois não foram encontradas na literatura descrição da presença apenas de comissura proximal II em outras famílias de Anura.

A presença de um espaço não cartilaginoso entre a borda da placa hipobranquial e a comissura proximal II (Figura 12) pode ser observada em diversos gêneros de Anura (HAAS, 1997), como *Discoglossus*, *Alytes*, *Limnodynastes* e *Xenopus*. Portanto, essa não pode ser considerada uma característica exclusiva para a família Hylodidae.

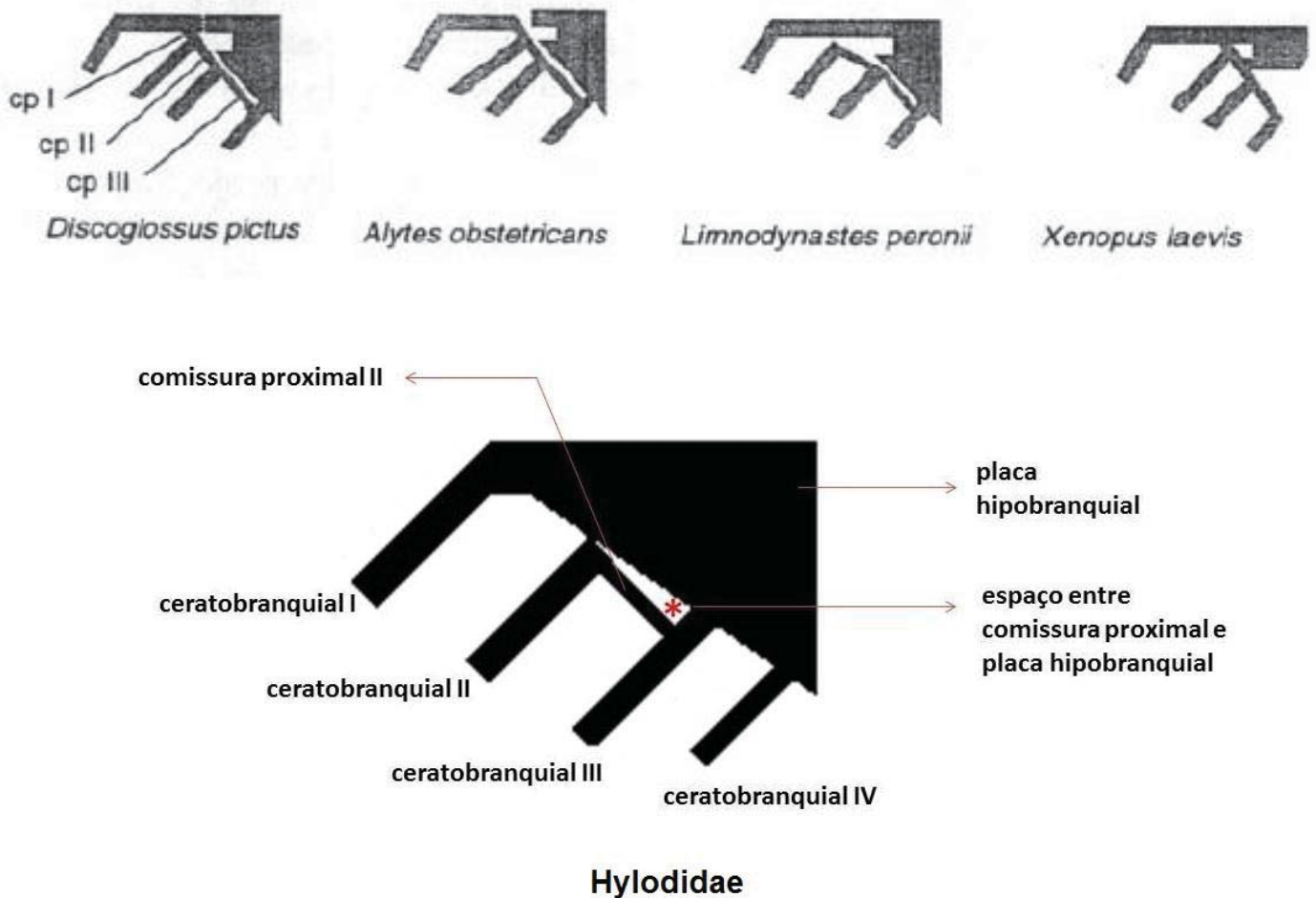


Figura 12. Comparação entre a família Hylodidae e outras espécies quanto à inserção dos ceratobranquiais na placa hipobranquial. Esquemas retirados de Haas (1997).

As projeções dos ceratobranquiais são mais diferenciadas em *Crossodactylus*, que apresenta o ceratobranchial IV liso – ou seja, sem projeções. O mesmo pode ser observado para algumas espécies de Dendrobatidae (HAAS, 1995).

Todos os gêneros de Hylodidae possuem espículas I-III; a espícula IV não está presente como nas famílias próximas Bufonidae e Dendrobatidae. Muitos trabalhos afirmam que a maior parte de Neobatrachia possui as espículas I-IV bem desenvolvidas (SEDRA; MICHAEL, 1958; DE JONGH, 1968; HAAS, 1997; LARSON, 2004; CANDIOTI, 2007). No entanto, o mesmo não é observado para *Ascaphus*, *Lepidobatrachus laevis*, *Ceratophrys ornata* e algumas espécies do gênero *Bombina*, que perderam as espículas I-III (HAAS, 2003). Portanto, a perda de espículas observada para Hylodidae pode ocorrer em algumas

espécies de Neobatrachia, mesmo que esse não seja o padrão esperado para a maioria dos anuros.

Em todos os grupos de Anura, as comissuras terminais conectam posteriormente os ceratobraquiais I-IV (HAAS, 1997; CANNATELLA, 1999). Assim como ocorre em Dendrobatidae (HAAS, 1995), o ceratobranquial IV em Hylodidae é bem menor do que o ceratobranquial III, o que resulta em um posicionamento diferenciado da comissura terminal III em relação às demais: ela é mais anterior.

3.2. Musculatura

Os resultados mostraram que ocorre um padrão dentro da família Hylodidae para a origem e inserção dos músculos cranianos larvais. Similaridades morfológicas entre espécies podem ser um forte indicativo de proximidade filogenética ou ocupação de nichos ecológicos semelhantes (NOBLE, 1929; SOKOL, 1975; WASSERSUG, 1980; ALTIG; JOHNSTON, 1989; HAAS; RICHARDS, 1998; HAAS, 2003; CANDIOTI, 2007). Os gêneros *Crossodactylus*, *Hylodes* e *Megaelosia* foram recentemente agrupados na família Hylodidae com base em dados moleculares (GRANT et al., 2006). Além disso, os gêneros têm em comum o fato de viverem associados a corpos d'água lóticos, como riachos e cachoeiras (POMBAL et al., 2006; WEBER E CARAMASCHI, 2006; FROST, 2011). Dessa forma, pode-se dizer que a similaridade muscular em Hylodidae pode estar associada à proximidade filogenética entre os gêneros e à similaridade ecológica entre eles.

Ao se comparar os dados obtidos com outros grupos de Anura, é possível desenvolver a mesma linha de raciocínio.

As fibras do músculo *intermandibularis* são adjacentes à região anterior do músculo *interhyoideus* em *Ascaphus*, *Bombina*, *Discoglossus* e *Pipa* (SOKOL, 1977; HAAS, 1997; HAAS, 2003), não havendo espaçamento entre os dois músculos. Em Hylodidae, o espaçamento existe e é bastante visível, assim como em Bufonidae, Ranidae e na maior parte de Neobatrachia (DE JONGH, 1968; HAAS, 1997; CANDIOTI, 2007; HAAS, 2003).

O músculo *suspensorioangularis* origina-se no palatoquadrado em *Alytes*, *Ascaphus*, *Bombina* e *Discoglossus* (HAAS, 1997; HAAS, 2003). Dentro da família Bufonidae e em algumas espécies de Neobatrachia (HAAS, 1997; CANDIOTI, 2007) ele se origina no

processo muscular, como é observado para Hylodidae. Em Pipidae, o músculo *suspensorioangularis* é ausente (SOKOL, 1977).

O músculo *geniohyoideus* insere-se nas placas hipobranquiais em Hylodidae, assim como em Bufonidae, Ceratophryidae, Hylidae e em outros grupos de Neobatrachia (HAAS, 2003; CANDIOTI, 2004; ALCADE; BARG, 2006; CANDIOTI, 2007). Contudo, esse padrão não ocorre para Pipidae: o músculo *geniohyoideus* insere-se no ceratobranquial II (CANDIOTI, 2007).

Em algumas espécies de *Bombina*, *Discoglossus* e *Pipa*, o músculo *constrictor branchialis* IV é inexistente (SOKOL, 1975; SOKOL, 1977; HAAS, 1997; CANDIOTI, 2007). Em contraste, todas as espécies de Hylodidae estudadas possuem os músculos *constrictor branchialis* II-IV.

Os demais músculos observados em Hylodidae seguem o padrão de origem e inserção para a maioria de Neobatrachia, mas não estão de acordo com grupos filogeneticamente distantes, como Pipidae e Ascaphidae. O músculo *hyoangularis*, por exemplo, é presente em Hylodidae e nas famílias próximas, mas é ausente em *Ascaphus truei* e algumas espécies de *Discoglossus* (HAAS, 2003), distantemente relacionadas a Hylodidae.

Esse fato corrobora a afirmativa de que similaridades morfológicas podem ser um indicativo de parentesco filogenético entre as espécies, como já mencionado anteriormente.

4. CONCLUSÃO

De acordo com as análises realizadas, pode-se dizer que as maiores variações morfológicas encontradas para Hylodidae referem-se ao aparato hiobranquial, sendo as origens e inserções da musculatura mais ou menos constantes para o grupo. Talvez as estruturas cartilaginosas do hiobranquial sejam mais sensíveis a variações ambientais e ecológicas do que a musculatura condrocraniana, refletindo em sua morfologia o hábito de vida dos girinos. Além disso, a musculatura pode ser uma característica mais conservada filogeneticamente na evolução de Anura do que o aparato hiobranquial.

O gênero com características morfológicas mais diferenciadas em Hyloidae é *Crossodactylus*, que apresenta semelhanças no aparato hiobranquial –não compartilhadas com *Hylodes* e *Megaelosia*– com a família Dendrobatidae. Assim, pode-se inferir que *Hylodes* e *Megaelosia* formam um grupo que derivou mais tardiamente do que *Crossodactylus*, sendo mais próximos entre si se comparados com o gênero *Crossodactylus*.

No entanto, as publicações sobre morfologia de Hyloidae e seus táxons irmãos ainda são escassas, o que impossibilita inferir relações de parentesco dentro da família e entre ela e os demais grupos. Como já afirmado anteriormente, a morfologia colabora com os estudos de filogenia para uma melhor compreensão sobre as relações evolutivas dos seres vivos. Dessa forma, pode-se dizer que esse estudo gerou dados morfológicos relevantes sobre Hyloidae, que poderão contribuir e agregar informações para pesquisas filogenéticas futuras.

5. REFERÊNCIAS

- ALCADE, L.; BARG, M. Chondrocranium and cranial muscle morphology in *Lysapsus* and *Pseudis* tadpoles (Anura: Hylidae: Hylinae). **Acta Zoologica**, v. 87, p. 91-100. 2006.
- ALTIG, R.; JOHNSTON, G.F. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies and habits. **Herpetological Monographs**, v. 2, p. 81–109. 1989.
- CANNATELLA, D. Cranial and axial musculoskeleton. In: McDIARMID, R. W. & ALTIG, R. **Tadpoles: The biology of anuran larvae**. Chicago: The University of Chicago Press. p. 52-91. 1999.
- CANDIOTI, M. F. V. Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: Systematic relevance and correlation with feeding habits. **Zootaxa**, 1600, p.1-175. 2007.
- CANDIOTI, M. F. V. Morphology and feeding in tadpoles of *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Lophodactylidae). **Acta Zoologica**, v. 86, p. 1-11. 2005.
- CANDIOTI, M. F. V.; LAVILLA, E. O.; ECHEVERRÍA, D. D. Feeding Mechanisms in two treefrogs, *Hyla nana* and *Scinax nasicus* (Anura: Hylidae). **Journal of Morphology**, v. 261, p.206-224. 2004.
- DE BEER, G. The development of the vertebrate skull. **Oxford: Clarendon Press**. 1937.
- DE JONGH, H. J. Functional morphology of the jaw apparatus of larval and metamorphosing *Rana temporaria* L. **Netherlands Journal of Zoology**, v. 18, p. 1-103. 1968.

FABREZI, M.; QUINZIO, S. I. Morphological evolution in Ceratophrynae frogs (Anura, Neobatrachia): The effects of heterochronic changes during larval development and metamorphosis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 154, p. 752–780. 2008.

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

FROST, D. R. 2011. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5 (31 January, 2011). Electronic Database accessible at [http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/American Museum of Natural History](http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/American%20Museum%20of%20Natural%20History), New York, USA.

GAUPP, E. Beiträge zur Morphologie des Schädels. I.: Primordial- Cranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. **Morphologische Arbeiten**, 2: 275- 481. 1893a.

GAUPP, E. Beiträge zur Morphologie des Schädels. II.: Das Hyo- Branchial- Skelet der Anuren und seine Umwandlung. **Morphologische Arbeiten**, 3: 399- 438. 1893b.

GOSNER, K. L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. **Herpetologica**, v.16, n. 3. 1960.

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

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

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

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

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

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

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

MAGLIA, A. M.; PUGENER, L. A.; TRUEB, L. Comparative development of anurans: Using phylogeny to understand ontogeny. **Amer. Zool.**, 41, p. 538-551. 2001.

NOBLE, G.K. The adaptive modifications of the arboreal tadpoles of *Hoplophryne* and the torrent tadpoles of *Staurois*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, n.58, p. 291-337. 1929.

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

POMBAL Jr., J. P.; PRADO, G. M.; CANEDO, C. A new species of giant torrent frog, genus *Megaelosia*, from the Atlantic rain forest of Espírito Santo, Brazil (Amphibia: Leptodactylidae). **Journal of Herpetology**, v. 37, n. 3, p. 453-460. 2003.

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 Societ**, 139, p.129-155. 2003.

RIDEWOOD, W. G. On the larval hyobranchial skeleton of the Anurous Batrachians, with special reference to the axial parts. **Journal of the Linnean Society of London, Zoology**, v.26, n.170, p. 474-487. 1898.

ROČEK, Z. Developmental Story of the anuran skull: does it provide any phylogenetic information? In: MIAUD, C.; GUYÉTANT, R. (eds.). **Current Studies in Herpetology**. Le Bourget du Lac: Societas Europaea Herpetologica. p. 35-50. 1998.

ROČEK, Z. Larval development and evolutionary origin of the anuran skull. In: HEATWOLE, H. **Amphibian Biology**. Australia: Surrey Beatty & Sons. V. 5, chapter 7, p.1878-1995. 2003.

SEDRA, S. N.; MICHAEL, M. I. The metamorphosis and growth of the hyobranchial apparatus of the Egyptian toad, *Bufo regularis*. **Journal of Morphology**, v. 103, n. 1, p. 1-30. 1958.

SOKOL, O. M. The phylogeny of anuran larvae: a new look. **Copeia**, v. 1975, n. 1, p. 1-23. 1975.

SOKOL, O. M. The free swimming *Pipa* larvae, with a review of pipid larvae and pipid phylogeny (Anura: Pipidae). **Journal of Morphology**, v. 154, p. 357-426. 1977.

TAYLOR, W. R.; VAN DYKE, G. C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, 9, p. 107-119. 1985.

TREWAVAS, E. The hyoid and larynx of the Anura. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, Series B, Containing Papers of a Biological Character, v.222, p. 401-527. 1932-1933.

TRUEB, L. Patterns of cranial diversity among the Lissamphibia. In: HANKEN, J. & HALL, B. K. **The Skull**. Chicago: The University of Chicago Press. 1993. V. 2, chapter 6, p. 255-343.

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

WASSERSUG, R. J; HOFF, K. A comparative study of the buccal pumping mechanism of tadpoles. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 12, p. 225–259. 1979.

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

WEBER, L. N.; CARAMASCHI, U. Descrição da morfologia oral interna de larvas do gênero *Crossodactylus* Duméril & Bibron, 1841 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v.64, n.2, p. 141-149, abr./jun. 2006.