



Universidade Federal de Minas Gerais
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Zoologia



Ontogenia musculoesquelética craniana na família Phyllomedusidae com ênfase no gênero *Phasmahyla* (ANURA: PHYLLOMEDUSIDAE)

RAÍLA BRENA ARAÚJO

BELO HORIZONTE

2021

RAÍLA BRENA ARAÚJO

Ontogenia musculoesquelética craniana na família Phyllomedusidae com ênfase no gênero *Phasmahyla* (ANURA: PHYLLOMEDUSIDAE)

Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação em Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientador: Dr. Felipe Sá Fortes Leite

BELO HORIZONTE

2021

043

Araújo, Raíla Brena.

Ontogenia musculoesquelética craniana na família Phyllomedusidae com ênfase no gênero Phasmahyla (Anura: Phyllomedusidae) [manuscrito] / Raíla Brena Araújo. - 2021.

97 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Dr. Felipe Sá Fortes Leite.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Zoologia. 2. Anuros. 3. Anatomia. I. Leite, Felipe Sá Fortes. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 591



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

RAÍLA BRENA ARAÚJO

Ao vigésimo sétimo dia do mês de julho do ano de dois mil e vinte e um, às quatorze horas, ocorreu a defesa de Mestrado da Pós-Graduação em Zoologia, de autoria da Mestranda Raíla Brena Araújo intitulada: **“Ontogenia musculoesquelética craniana na família Phyllomedusidae com ênfase no gênero *Phasmahyla* (ANURA: PHYLLOMEDUSIDAE)”**. Abrindo a sessão, o Presidente da Comissão, Prof. Dr. Felipe Sá Fortes Leite, após dar a conhecer aos presentes o teor das Normas Regulamentares do Trabalho Final, passou a palavra para a candidata para apresentação de seu trabalho.

Esteve presente a Banca Examinadora composta pelos membros: Filipe Augusto Cavalcanti do Nascimento, Pedro Henrique dos Santos Dias, e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa da candidata.

Após a arguição, apenas os Srs. Examinadores permaneceram na sala para avaliação e deliberação acerca do resultado final, a saber: o trabalho foi APROVADO SEM ALTERAÇÕES.

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Belo Horizonte, 27 de julho de 2021

Assinatura dos membros da banca examinadora:



Documento assinado eletronicamente por **Felipe Sá Fortes Leite, Usuário Externo**, em 24/08/2021, às 08:33, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Filipe Augusto Cavalcanti do Nascimento, Usuário Externo**, em 24/08/2021, às 09:23, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Pedro Henrique dos Santos Dias, Usuário Externo**, em 24/08/2021, às 11:41, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **0919589** e o código CRC **E11D47B4**.

Referência: Processo nº 23072.229818/2021-05

SEI nº 0919589

AGRADECIMENTOS

Agradeço todas as pessoas que de alguma forma foram responsáveis para que esse trabalho fosse realizado.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Felipe Leite, por ter aceitado me orientar, e por todo apoio e confiança ao longo do mestrado.

Ao meu coorientador Prof. Dr. Tiago Pezzuti, pela ideia de estudar morfologia interna em *Phasmahyla*, por todos os ensinamentos, conselhos e principalmente por ter me apresentado o universo incrível dos girinos. Muito obrigada por toda ajuda e apoio ao longo de toda a minha trajetória no mestrado.

Ao programa de pós-graduação em Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais.

Às agências financiadoras, CAPES e CNPq pela bolsa concedida.

Ao Professor Paulo Garcia por ter me aceitado em seu laboratório e ter oferecido as condições necessárias para a realização desse trabalho.

Aos colegas do laboratório de herpetologia da UFMG: Caroline, Dani, Brenda, Iasodhara, Bárbara, Igor, Rafael, Jean, Rachel pelo acolhimento em Belo Horizonte e no laboratório, por toda amizade, cafés e companhia no primeiro ano de mestrado.

A equipe de girinos: Tiago, Daniela, Iasodhara, Bárbara por todo apoio e ajuda em todos os projetos.

A todas as mulheres incríveis do grupo mulheres na ciência ICB-UFMG. Todas vocês são grandes inspirações acadêmicas e de vida, sem dúvidas vocês tem grande contribuição para a mulher cientista que estou me tornando.

Aos meus amigos de vida, por todo apoio, confiança e amizade. Ao Gabriel por suporte emocional e companheirismo nesse último ano.

A minha família pelo suporte de sempre, por acreditar e apoiar todos os meus sonhos, mesmo que em outro estado e tão longe de casa. Vocês são incríveis. Muito obrigada!

RESUMO

Existem atualmente 67 espécies de Phyllomedusidae compreendendo oito gêneros. O gênero *Phasmahyla*, é endêmico da Mata Atlântica e atualmente é composto por oito espécies. Uma das principais características das espécies do gênero é a morfologia diferenciada de seus girinos que apresentam discos orais voltados para o dorso, em uma estrutura em forma de funil (i.e., umbeliformes), empregados na coleta de partículas que estão na superfície da água (guilda neustônica). Este estudo teve como objetivo descrever comparativamente a ontogenia da morfologia musculoesquelética craniana em *Phasmahyla jandaia*, *Pithecopus ayeaye* e *Phyllomedusa burmeisteri*, a fim de contribuir com novas interpretações das variações cranianas dentro da família Phyllomedusidae. Foram analisados girinos entre os estágios 26 e 44 que foram limpos e corados através de um método de diafanização para a análise da morfologia musculoesquelética craniana. *Phasmahyla jandaia* possui várias características em comum com *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*, bem como outras espécies da família Phyllomedusidae, incluindo as sinapomorfias larvais conhecidas para a família. Por outro lado, *P. jandaia* diferencia-se das demais espécies principalmente na região rostral do condrocânio, devido a caracteres associados ao disco oral umbeliforme dessa espécie. As particularidades mais marcantes do condrocânio de *P. jandaia* incluem a cartilagem suprarrostral com face dorsal; cornos trabeculares curtos; cartilagem de Meckel e infrarrostral posicionadas dorsalmente; longo processo articular do palatoquadrado com leve inclinação dorsal; processo muscular do palatoquadrado fino e ceratohial robusto com processos anteriores menos destacados e com processos laterais voltados posteriormente. Em relação a musculatura craniana, as principais diferenças de *P. jandaia* em relação as outras duas espécies e outros Phyllomedusidae são as fibras do *mandibulolabialis* mais desenvolvidas, *interhyoideus* mais robusto e as fibras musculares do *supensorioangularis* restritas à metade inferior do

processo muscular do palatoquadrado. Em relação à ontogenia musculoesquelética craniana, foram observadas algumas particularidades em *P. jandaia* relacionadas ao seu disco oral dorsal, como a presença do funil bucal e *mandibulolabialis* retidos até o estágio 42; projeção anterior da mandíbula inferior nos estágios 42 e 43 e uma leve inclinação ântero dorsal da premaxila nos estágios 43 e 44. Os dados do presente trabalho corroboram as informações disponíveis para outras espécies de *Phasmahyla*, que apontam que a orientação dorsal da cartilagem suprarrostral e a rotação da mandíbula inferior podem ser sinapomorfias para o gênero *Phasmahyla*. Além dessas, destacamos que as condições dos músculos *mandibulolabialis*, *interhyoideus* e *supensorioangularis*, assim como descritas acima, podem ser únicas para o gênero *Phasmahyla*. Ao final, discutimos aspectos sobre convergência entre girinos neustônicos de diferentes linhagens de anuros.

Palavras-chave: Anatomia interna; Condrocrânio; Girinos; Músculos cranianos.

ABSTRACT

There are currently 67 species of Phyllomedusidae comprising eight genera. The genus *Phasmahyla* is endemic to the Atlantic Forest and currently comprises eight species. One of the main characteristics of the species of the genus is the distinct morphology of their tadpoles, which have oral discs facing the back, in a funnel-shaped structure (i.e., umbeliform oral discs), used in the collection of particles that are on the water surface (neustonic guild). This study aimed to describe comparatively the ontogeny of musculoskeletal cranial morphology in *Phasmahyla jandaia*, *Pithecopus ayeaye* and *Phyllomedusa burmeisteri*, in order to contribute with new interpretations of cranial variations within the Phyllomedusidae family. Tadpoles between stages 26 and 44 were cleaned and stained and then were analyzed regarding their cranial musculoskeletal morphology. *P. jandaia* has several features in common with *P. ayeaye* and *P. burmeisteri*, as well as other species in the Phyllomedusidae family, including the larval synapomorphies known for the family. On the other hand, *P. jandaia* differs from other species mainly in the rostral region of the chondrocranium, due to characters associated with the umbeliform oral disc of this species. The most striking features of the *P. jandaia* chondrocranium include the dorsal surface suprarostal cartilage; short trabecular horns; Meckel's and infrarostal cartilages positioned dorsally; long articular process of the palatoquadrate with slight dorsal inclination; thin palatoquadrate muscle process and robust ceratohyal with less prominent anterior processes and posteriorly directed lateral processes. Regarding the cranial musculature, the main differences of *P. jandaia* in relation to the other two species and other Phyllomedusidae are the more developed *mandibulolabialis* fibers, the more robust *interhyoideus* and the *supensorioangularis* muscle fibers restricted to the lower half of the palatoquadrate muscle process. Concerning the cranial musculoskeletal ontogeny, some characters related to the dorsal

oral disc of *P. jandaia* were observed, such as the presence of the buccal funnel and *mandibulolabialis* retained until stage 42; anterior projection of the lower mandible in stages 42 and 43 and a slight anterodorsal inclination of the premaxilla in stages 43 and 44. The data from the present study corroborate the information available for other *Phasmahyla* species, which indicate that the dorsal orientation of the suprarostrals cartilage and the lower jaw rotation may be synapomorphies for the *Phasmahyla* genus. In addition to these, we emphasize that the condition of the *mandibulolabialis*, *interhyoideus* and *supensorioangularis* muscles, as described above, may be unique for the *Phasmahyla* genus. Finally, we discuss the convergence aspects between neustonic tadpoles from different anuran lineages.

Keywords: Internal anatomy; Chondrocranium; Tadpoles; Cranial muscles.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Ilustração da morfologia do condrocânio de *P. jandaia* UFMG 363 no estágio 37 nas vistas dorsal (A), ventral com a cartilagem suprarrostral removida (B) e lateral (E). Detalhe para a suprarrostral (C), cartilagens de Meckel e cartilagem infrarrostral (D) e aparato hiobranquial (F) 77

Figura 2 – Ilustração da morfologia do condrocânio de *P. ayeaye* UFMG 365 no estágio nas vistas dorsal (A), ventral com a cartilagem suprarrostral removida (B) e lateral (E). Detalhe para a cartilagem suprarrostral (C), cartilagens de Meckel e infrarrostral (D) e aparato hiobranquial (F) 79

Figura 3 – Ilustração da morfologia do condrocânio de *P. burmeisteri* UFMG 1948 no estágio 37 nas vistas dorsal (A), ventral com a cartilagem suprarrostral removida (B) e lateral (E). Detalhe para a cartilagem suprarrostral (C), cartilagens de Meckel e infrarrostral (D) e aparato hiobranquial (F). 81

Figura 4 – Condrocânio de *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. *P. jandaia* UFMG 363 no estágio 37, (A) vista dorsal, (B) ventral, (C) suprarrostral, e (D) cartilagens de Meckel e infrarrostral. *P. ayeaye* UFMG 365 no estágio 36, (E) vista dorsal, (F) ventral, (G) suprarrostral, e (H) cartilagens de Meckel e infrarrostral. *P. burmeisteri* UFMG 538, (I) vista dorsal, (J) ventral, (H) suprarrostral, e (L) cartilagens de Meckel e infrarrostral. 83

Figura 5 – Sequência de ossificação craniana em vista dorsal de *P. jandaia*. (A) UFMG 363, (B) UFMG 337, (C) UFMG 363, (D) UFMG 359, (E) UFMG 359, (F) UFMG 508, (G) UFMG 337 e (H) UFMG 2340 84

Figura 6 – Ossificações cranianas nas espécies *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. Vista dorsal do condrocânio de *P. jandaia* UFMG 508 estágio 40 (A) e UFMG 2591 estágio 44 (B); vista dorsal do condrocânio de *P. ayeaye* UFMG 365 estágio 40 (C) e 43

(D) e vista dorsal do condrocrânio de <i>P. burmeisteri</i> UFMG 1948 estágio 40 (E) e UFMG 20628 estágio 44	87
Figura 7 – Comparação entre o condrocrânio de imagos de <i>P. jandaia</i> e <i>P. burmeisteri</i> . <i>P. jandaia</i> UFMG 2591 no estágio 43 nas vistas dorsal (A) e lateral (B). <i>P. burmeisteri</i> UFMG 20628 no estágio 44 nas vistas dorsal (C) e lateral (D)	88
Figura 8 – Ontogenia do aparato hiobranquial em <i>P. jandaia</i> . Aparato hiobranquial de um espécime UFMG 363 no estágio 37 (A), espécime UFMG 2591 no estágio 43 (B) e espécime UFMG 2591 no estágio 44 (C)	89
Figura 9 – Musculatura na região ventral nos girinos de <i>P. jandaia</i> , <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i> . <i>P. jandaia</i> UFMG 377 no estágio 40 (A), <i>P. ayeaye</i> UFMG 365 no estágio 40 (B) e em <i>P. burmeisteri</i> UFMG 1948 no estágio 40 (C)	90
Figura 10 – Músculos elevadores mandibulares de <i>P. jandaia</i> , <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i> . <i>P. jandaia</i> UFMG 337 no estágio 27 (A), <i>P. ayeaye</i> UFMG 365 no estágio 30 (B) e em <i>P. burmeisteri</i> UFMG 538 no estágio 28 (C)	91
Figura 11 – Músculos <i>orbitohyoideus</i> e <i>suspensoriohyoideus</i> em vista lateral nos girinos de <i>P. jandaia</i> , <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i> . <i>P. jandaia</i> UFMG 377 no estágio 40 (A), <i>P. ayeaye</i> UFMG 365 no estágio 36 (B) e em <i>P. burmeisteri</i> UFMG 1948 no estágio 34 (C)	92
Figura 12 – Músculos <i>suspensorioangularis</i> e <i>hyoangularis</i> em vista lateral nos girinos de <i>P. jandaia</i> , <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i> . <i>P. jandaia</i> UFMG 377 no estágio 40 (A), <i>P. ayeaye</i> UFMG no estágio (B) e em <i>P. burmeisteri</i> UFMG 1948 no estágio 34 (C).	93
Figura 13 – Ilustração da musculatura craniana nas espécies <i>P. jandaia</i> , <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i> . <i>P. jandaia</i> nas vistas dorsal (A) e ventral (B), <i>P. ayeaye</i> vista dorsal (C) e ventral (D) e <i>P. burmeisteri</i> vista dorsal (E) e ventral (F)	94

Figura 14 – Ilustração da musculatura craniana nas espécies *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. *P. jandaia* em vista lateral (A), (B) e (C); *P. ayeaye* vista lateral (D), (E) e (F); e *P. burmeisteri* vista lateral (G), (H) e (I). 96

Figura 15 – Ontogenia da musculatura craniana na espécie *P. jandaia* em vista lateral e ventral. (A) UFMG 337 estágio 35, (B) UFMG 363 estágio 41, (C) UFMG 2591 estágio 43, (D) UFMG 2591 estágio 44, (E) UFMG 337 estágio 35, (F) UFMG 363 estágio 41, (G) UFMG 2591 estágio 43 e (H) UFMG 2591 estágio 44..... 97

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Comparação da sequência de ossificação e mudanças ontogenéticas nas estruturas do condrocânio de <i>Phasmahyla jandaia</i> , <i>Pithecopus ayeaye</i> , e <i>Phyllomedusa burmeisteri</i> , de acordo com os estágios de desenvolvimento.....	33
Tabela 2 – Musculatura larval de <i>Phasmahyla jandaia</i> , <i>Pithecopus ayeaye</i> e <i>Phyllomedusa burmeisteri</i> (Fig. 13).	37
Tabela 3 – Comparação das características que apresentam variação no condrocânio dos girinos da família Phyllomedusidae.	48
Tabela 4 – Sequência de ossificação craniana na família Phyllomedusidae.	53

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	18
2. MATERIAL E MÉTODOS	22
2.1. Amostragem	22
2.2. Análise dos dados	22
2.2.1. Descrição da morfologia musculoesquelética craniana	22
2.2.2. Terminologia adotada	23
2.2.3. Descrições	23
3. RESULTADOS	23
3.1. Condrocrânio	24
3.2. Ontogenia e ossificações cranianas	28
3.3. Musculatura craniana	34
3.4. Ontogenia dos músculos cranianos	41
4. DISCUSSÃO	43
4.1. Condrocrânio na família Phyllomedusidae	43
4.2. Ontogenia e ossificações cranianas na família Phyllomedusidae	49
4.3. Musculatura craniana em Phyllomedusidae	54
4.4. Ontogenia dos músculos cranianos	58
4.5. Convergência evolutiva do disco oral umbeliforme em girinos	62
5. CONCLUSÃO	64
6. REFERÊNCIAS	66
APÊNDICE A – Espécimes analisados	74

1. INTRODUÇÃO

Estudos do desenvolvimento ontogenético produzem informações que permitem compreender e explicar os processos relacionados à evolução morfológica (e.g. Senevirathne et al., 2016; Klinger-Strobel et al., 2020; Lukas & Olsson, 2020). Nesse sentido, a ontogenia comparada fornece dados que permitem atribuir uma dimensão temporal às mudanças observadas nas estruturas morfológicas ao longo do desenvolvimento dos organismos, como variações no crescimento e tempo de desenvolvimento de estruturas entre espécies (e.g. Barrionuevo, 2018; Arenas-Rodríguez et al., 2018; Grosso et al., 2019).

Dentre os vertebrados, os anfíbios podem ser considerados um dos melhores modelos para o estudo das modificações que ocorrem ao longo do processo de desenvolvimento. Isso ocorre, pois geralmente os anfíbios possuem embriões de vida livre, apresentando um estágio larval diferente dos adultos, e devido a isso, a obtenção de séries de desenvolvimento é facilitada (Duellman & Trueb, 1994). Além disso, descrições ontogenéticas detalhadas são ferramentas importantes para comparar os padrões de crescimento de diferentes táxons de anfíbios (Costa et al., 2009).

O estágio larval dos anuros representa um elemento importante para a sua diversificação (Wassersug, 1975; Roelants et al., 2011). Os girinos apresentam diversas adaptações à vida aquática permitindo que ocupem ambientes distintos e, conseqüentemente, estejam sob pressões seletivas diferentes dos adultos, o que é refletido na sua grande diversidade de formas larvais (Altig & McDiarmid, 1999; Duellman & Trueb, 1994, Dias et al., 2021).

Os girinos são muito diversificados morfológicamente, e possuem estruturas morfológicas exclusivas, como bainhas mandibulares, cartilagem suprarrostral e infrarrostral, que são fontes importantes de informação para o conhecimento evolutivo e

sistemático dos anuros (e.g. Wassersug, 1980; Haas, 2003; Grosso et al., 2020; Nascimento et al., 2021). Além do uso dos caracteres morfológicos externos dos girinos, outra fonte que tem sido explorada é proveniente da morfologia interna, como a anatomia musculoesquelética (e.g. Haas, 2003; Vera Candiotti, 2007; Dias et al., 2018, 2021; Nascimento et al., 2021). Esse sistema de caracteres; tem se mostrando bastante informativo para a compreensão de diversos aspectos sistemáticos, evolutivos, ecológicos e funcionais (Vera Candiotti, 2007; Dias et al., 2021; Nascimento et al., 2021). No entanto, o conhecimento morfológico sobre girinos ainda é incipiente, principalmente no que se refere à anatomia interna, que ainda não foi explorada para muitos táxons.

Dentre os anuros, a família Phyllomedusidae é um grupo monofilético bem sustentado por numerosos caracteres moleculares e morfológicos (Faivovich et al., 2010; Pyron & Wiens, 2011; Duellman et al., 2016). Espécies dessa família estão distribuídas do México tropical à Argentina, e apresentam características únicas que incluem: pupila em fenda vertical; cor verde no dorso e regiões ocultas das coxas com padrões contrastantes de vermelho, azul e amarelo e larvas aquáticas com diversos caracteres exclusivos (Faivovich et al., 2005). São conhecidas atualmente 67 espécies de filomedusídeos compreendendo oito gêneros: *Agalychnis* Cope, 1864; *Callimedusa* Duellman et al., 2016; *Cruziohyla* Faivovich et al., 2005; *Hylomantis* Peters, 1873; *Phasmahyla* Cruz, 1990; *Phrynomedusa* Miranda-Ribeiro, 1923; *Phyllomedusa* Wagler, 1830; e *Pithecopus* Cope, 1866 (Frost, 2021).

A família Phyllomedusidae tem sido foco de vários estudos taxonômicos e sistemáticos (Funkhouser, 1957; Wiens et al., 2005, 2006, 2010; Gomez-Mestre et al., 2008; Faivovich et al., 2010; Pyron & Wiens, 2011). No entanto, as relações filogenéticas da família são baseadas principalmente em análises de dados moleculares, não sendo ainda completamente exploradas análises baseadas em caracteres morfológicos de adultos

e larvas. Tampouco são conhecidos aspectos sobre a evolução fenotípica de sistemas morfológicos larvais na família.

Descrições de morfologia interna em girinos são escassas na família Phyllomedusidae, principalmente aquelas que contemplam séries de desenvolvimento da anatomia musculoesquelética craniana. No entanto as informações que existem sobre a anatomia interna dos girinos da família, revelaram-se importantes pois apresentam inúmeras sinapomorfias (Haas, 2003). Nos girinos da família, já foram analisadas séries de desenvolvimento metamórfico entre os estágios 42 e 46 da musculatura submandibular das espécies *Pithecopus azureus* (Cope, 1862) e *Phyllomedusa boliviana* Boulenger, 1902 (Faivovich et al., 2011), a musculatura craniana de *Pithecopus hypochondrialis* (Daudin, 1800) (Alcalde, 2005), a morfologia musculoesquelética de *P. azureus* e *Phyllomedusa sauvagii* Boulenger, 1882 (Vera Candiotti, 2007), *Agalychnis callidryas* (Cope, 1862), *Phyllomedusa distincta* Lutz, 1950, *P. trinitatis* (Haas, 2003), a ontogenia craniana de *Phyllomedusa vaillantii* Boulenger, 1882 (Sheil & Alamillo, 2005) e *Phyllomedusa trinitatis* Mertens, 1926 (Haas, 1996), o condrocrânio e sequência de ossificação craniana em *P. boliviana* (Fabrezi & Lavilla, 1992; de Sá & Lavilla, 1996), e o condrocrânio *Phasmahyla guttata* (Lutz, 1924) (Fabrezi & Lavilla, 1992; Dias et al., 2018) e *P. cruzi* Carvalho-e-Silva, Silva & Carvalho-e-Silva, 2009 (Dias et al., 2018).

Dentre os gêneros pertencentes a família Phyllomedusidae, o gênero *Phasmahyla* é endêmico da Mata Atlântica brasileira (Cruz, 1990; Carvalho-e-Silva et al., 2009), e seu monofiletismo é altamente suportado por transformações moleculares (Faivovich et al., 2010). Atualmente, o gênero é composto por oito espécies: *P. guttata*; *P. cochranæ* (Bokermann, 1966); *P. jandaia* (Bokermann & Sazima, 1978); *P. exilis* (Cruz, 1980); *P. spectabilis* Cruz, Feio & Nascimento, 2008; *P. timbo* Cruz, Napoli & Fonseca, 2008; *P. cruzi*; *P. lisbella* Pereira et al. (2018). As espécies do gênero são caracterizadas

principalmente pela ausência de sacos e fendas vocais, íris creme, e pela morfologia diferenciada de seus girinos (Bokermann & Sazima, 1978; Cruz, 1990; Altig & McDiarmid, 1999).

Os girinos de *Phasmahyla* são neustônicos [Guilda II (exotróficos), A (lóticos), 3 (neustônicos); McDiarmid & Altig, 1999] e apresentam discos orais direcionados dorsalmente em uma estrutura em forma de funil (i.e., umbeliformes; Bokermann & Sazima, 1978; Cruz, 1990; Altig & McDiarmid, 1999). Esse disco oral incomum é empregado na alimentação para a coleta de partículas que estão presentes na superfície da água (Cruz, 1982; 1990). No entanto, apesar da morfologia particular desses girinos, estudos ontogenéticos e sobre anatomia interna são escassos para o gênero, existindo algumas poucas descrições. Apenas dois trabalhos descrevem o desenvolvimento ontogenético da morfologia externa de girinos das espécies *P. cruzi* e *P. guttata* (Costa et al., 2008; Costa et al., 2009). Informações referentes à morfologia interna são restritas a descrições do condrocânio (Fabrezi & Lavilla, 1992; Dias et al., 2018) e cavidade oral dessas mesmas espécies (Dias et al., 2018).

Diante disso, é possível notar que há uma carência de estudos descritivos e ontogenéticos sobre morfologia interna das espécies de Phyllomedusidae e do gênero *Phasmahyla*, principalmente no que se refere à anatomia musculoesquelética. Com isso, o presente estudo pretende contribuir para novas interpretações sobre padrões de desenvolvimento ontogenético musculoesquelético craniano no gênero *Phasmahyla* e na família Phyllomedusidae. Para isso, esse trabalho teve como objetivo geral comparar a variação ontogenética na anatomia musculoesquelética em girinos de *P. jandaia*, *Pithecopus ayeaye* Lutz, 1966 e *Phyllomedusa burmeisteri* Boulenger, 1882. Os objetivos específicos foram: 1) Descrever comparativamente a morfologia do condrocânio ao longo do desenvolvimento larval nas espécies *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*; 2)

Identificar e caracterizar os músculos cranianos ao longo do desenvolvimento dos girinos dessas espécies; 3) Comparar as variações na ontogenia musculoesquelética das espécies estudadas com outras espécies da família Phyllomedusidae.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Amostragem

Para esse estudo foram utilizados exemplares em diferentes estágios de desenvolvimento larvais e metamórficos (sensu Gosner, 1960), de *Phasmahyla jandaia* (estágios 26 a 44), *Pithecopus ayeaye* (estágios 26 a 43) *Phyllomedusa burmeisteri* (estágios 26 a 40 e 44) que se encontram tombados na Coleção de Girinos do Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais. Foram utilizados pelo menos dois indivíduos de cada espécie, em cada estágio de desenvolvimento, de acordo com a disponibilidade. Detalhes sobre os espécimes examinados encontram-se listados no apêndice A.

2.2. Análise dos dados

2.2.1. Descrição da morfologia musculoesquelética craniana

Para a descrição do condrocrânio e músculos, pelo menos dois exemplares de cada estágio, quanto possível, de *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* foram submetidos ao processo de diafanização, utilizando o método de coloração dupla, de acordo com Wassersug (1976). Nesse procedimento, os exemplares foram clareados e corados para análise e descrição de ossos e cartilagens do crânio. O processo foi interrompido antes da digestão, para que a musculatura craniana fosse analisada e descrita.

Após os procedimentos de diafanização e coloração, os crânios preparados foram analisados com o auxílio de um microscópio estereoscópico Leica M205. Ilustrações das

estruturas e músculos cranianos foram feitos com base nas fotografias registradas no estereomicroscópio.

2.2.2. Terminologia adotada

A terminologia para a descrição do sistema musculoesquelético larval seguiu a proposta por Haas (2003) e Vera Candioti (2007). Para a ontogenia craniana e ossificações a terminologia adotada seguiu Sheil & Alamillo (2005) e Barrionuevo (2018). Para a ontogenia dos músculos cranianos foi adotada a terminologia por Haas (2001) e Faivovich et al. (2011). Os nomes foram traduzidos para português sempre que possível. Aqueles que não puderam ser traduzidos, foram deixados em Latim e colocados em itálico.

2.2.3. Descrições

A descrição comparativa dos esqueletos e musculatura de *Phasmahyla jandaia*, *Pithecopus ayeaye* e *Phyllomedusa burmeisteri* foi baseada em espécimes nos estágios de desenvolvimento entre 34 e 37 (Gosner, 1960). Caracteres que apresentaram diferentes estados entre as espécies foram destacados no texto. As variações ontogenéticas são apresentadas separadamente. Ilustrações do condrocânio estão presentes no apêndice B.

A caracterização morfológica do condrocânio será apresentada dividida nas seguintes partes: 1) neurocânio, que corresponde a parte do condrocânio que protege o encéfalo e órgãos sensoriais, sendo composta pelas regiões etmoidal, orbitotemporal e otooccipital; 2) componentes viscerais, que formam o aparato mandibular (composto, pelo palatoquadrado, cartilagens de Meckel e infrarostral) e o aparato hiobranquial (Cannattela, 1999).

3. RESULTADOS

3.1. Condrocrânio

O condrocrânio é mais longo do que largo nas três espécies. Em *P. jandaia*, maior largura no plano do processo articular do palatoquadrado e maior altura no plano das cápsulas óticas. Em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*, maior largura na barra subocular no plano do processo ascendente e maior altura no plano do processo articular do palatoquadrado (Figs. 1, 2, 3 e 4).

Neurocrânio

Região etmoidal: forma a região mais anterior do condrocrânio com a função de suportar as cápsulas nasais e mandíbulas superiores dos girinos, sendo formado pela cartilagem suprarrostral e pelos cornos trabeculares.

A cartilagem suprarrostral sustenta o bico córneo superior e é formada por corpos centrais e duas alas laterais. Em *P. jandaia* os corpos são formados por duas barras largas e curvas que estão fundidas ao longo do plano mediano, com o entalhe em forma de U (Figs. 1C e 4C). Em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* os corpos não são fundidos medialmente e são mais delgados, com as bases inferiores afiladas em *P. ayeaye*, formando um entalhe em forma de V (Figs. 2C e 4G), e retas em *P. burmeisteri* (Figs. 3C e 4K). Os dois segmentos dos corpos são fundidos proximalmente às alas laterais. Cada ala tem um formato plano, triangular, se curvando posteriormente a partir do ponto de junção com o corpo (Figs. 1C, 2C, 3C e 4C, G, K). Um processo posterior dorsal expandido terminalmente emerge de cada margem da ala, se projetando lateralmente, e um processo anterodorsal pequeno que se estende lateralmente à junção corpo-ala. As margens ventrais das alas são arredondadas em *P. jandaia* e *P. ayeaye*; são retas em *P. burmeisteri* e posicionadas paralelamente na mesma linha dos corpos em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* (Figs. 1C, 2C, 3C e 4C, G, K). Além disso, a cartilagem suprarrostral apresenta a face

frontal orientada dorsalmente em *P. jandaia* e anteroventralmente em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* (Figs. 1A, 2A, 3A e 4A, E, I).

Os cornos trabeculares são curtos em *P. jandaia* e alongados em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* (Figs. 1A, 2A e 3A). Divergem da placa etmoidal deixando um largo entalhe em forma de U entre elas em vista dorsal; esse entalhe é mais proeminente em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* do que em *P. jandaia*. As extremidades anteriores possuem projeções laterais mais proeminentes em *P. burmeisteri* do que em *P. ayeaye* e *P. jandaia*. A margem interna de cada corno trabecular é irregular e fina sendo mais irregular em *P. jandaia*. Em *P. jandaia*, lateralmente à base de cada corno, delimita-se um pequeno processo trabecular lateral, que é pouco desenvolvido em *P. burmeisteri* e ausente em *P. ayeaye*. Em vista lateral, os cornos trabeculares são curvados ventralmente em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* (Figs. 2E e 3E) e com uma posição retilínea em *P. jandaia* (Figs. 1E). A articulação dos cornos trabeculares com a suprarrostral é feita através das alas; em *P. ayeaye* e em *P. burmeisteri* a suprarrostral se localiza abaixo dos cornos trabeculares, já em *P. jandaia*, no mesmo plano (Figs. 1A, 2A, 3A e 4A, E, I).

Região orbitotemporal: corresponde às paredes laterais do condrocânio e ao assoalho craniano.

O piso craniano é cartilaginoso, a fenestra básio-craniana é oclusa por uma fina cartilagem, o plano intertrabecular que é mais fino em *P. burmeisteri* (Figs. 3B e 4J). Dois pares de forames são visíveis no piso craniano, um forame craniopalatino anterior e menor e um forame carotico primário posterior e maior, semelhante nas três espécies (Figs. 1 B, 2B e 3B).

As paredes laterais da caixa craniana são formadas pelas cartilagens orbitais que se estendem em direção à cápsula ótica deixando a margem dorsal do forame proótico aberta. A cartilagem orbital se funde à base da caixa craniana por três pilares: o primeiro

e mais anterior é o pilar proótico que se estende de sua inserção nas trabéculas até a margem anterior do forame ótico; o segundo é o pilar metótico, que está entre os forames ótico e oculomotor; e o terceiro é o pilar antótico que separa o forame oculomotor do forame proótico.

Uma fenestra frontoparietal grande e quase retangular pode ser vista dorsalmente. Essa fenestra é delimitada anteriormente pelo plano etmoidal, lateralmente pela *taeniae tecti marginales* e posteriormente por um *tectum synoticum*. Em estágios mais avançados no desenvolvimento é possível notar uma *taeniae tecti mediales e transversales* (Figs. 1A, 2A, 3A, e 6B, F).

Região otoocipital: corresponde a região posterior do condrocânio onde estão localizados os principais forames, as cápsulas óticas e os arcos occipitais.

As cápsulas óticas possuem formato ovoide, são bem desenvolvidas e robustas com crista parótica presente (Figs. 1A, 2A e 3A). Anterior à fenestra oval, o processo ótico larval une a região posterior do palatoquadrado com a cápsula ótica (Figs. 1E, 2E e 3E). A partir da vista ventral das cápsulas óticas é possível visualizar o forame jugular, que é menor e localizado lateralmente e o forame perilinfático inferior que é maior e posicionado medialmente. Posterior às cápsulas óticas estão presentes os arcos occipitais.

Componentes viscerais

Palatoquadrado: é uma longa faixa de cartilagem localizada lateral ao neurocânio, sendo formado por um conjunto de estruturas: o processo articular e o processo muscular que formam a porção anterior do palatoquadrado e a barra subocular e o processo ascendente que formam a porção posterior.

O palatoquadrado anteriormente é robusto e curva-se medialmente. O processo articular é curvado medialmente na sua região anterior; em *P. jandaia* ele é mais alongado

e curva-se levemente para o dorso para se articular com a cartilagem de Meckel (Fig. 1 E). Anteriormente, a comissura quadratocranial anterior conecta o palatoquadrado ao neurocrânio (Figs. 1B, 2B e 3B). Na base da margem anterior dessa comissura, um processo quadratoetmodal está presente, o qual serve como ponto de inserção para o ligamento quadratoetmoide (Figs. 1A, 2A e 3A). Já na região posterior da comissura quadratocranial anterior, um processo pseudopteriogoide de forma triangular emerge para dentro da fenestra subocular em *P. jandaia* e *P. burmeisteri* (Figs. 1A e 3A), sendo este ausente em *P. ayeaye*. O processo muscular estende-se dorsalmente da margem lateral do palatoquadrado e tem uma forma triangular, com a extremidade arredondada em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* (Figs. 2B e 3B) e pontiaguda em *P. jandaia* (Figs. 1A, B). Em vista dorsal a extremidade do processo muscular curva-se medialmente em direção ao neurocrânio, curvatura que é mais evidente em *P. burmeisteri* e *P. ayeaye* do que em *P. jandaia* (Figs. 1A, 2A e 3A). Na base do processo muscular, está presente um processo ventrolateral, *facies articularis hyalis*, que conecta palatoquadrado ao ceratohial (Figs. 2A e 3A). A barra subocular do palatoquadrado é levemente alargada em direção posterior; sua margem externa possui três processos triangulares localizados lateralmente (Figs. 1A, 2A e 3A). A conexão posterior do palatoquadrado com a cartilagem orbital é feita através do processo ascendente (Figs. 1E, 2E e 3E).

Cartilagens de Meckel e infrarrostral: essas duas cartilagens formam a mandíbula inferior larval.

As cartilagens de Meckel apresentam um formato sigmóide e são rotacionadas dorsalmente em *P. jandaia*, articulando-se assim com o processo articular do palatoquadrado através da superfície anteroposterior do processo retroarticular (Figs. 1D e 4D). A cartilagem de Meckel articula-se com a cartilagem infrarrostral por meio de processos dorsomedial e ventromedial. As cartilagens infrarrostrais são curvas com um

formato retangular, articulam-se medialmente descrevendo uma forma de U em vista dorsal nas três espécies estudadas (Figs. 1D, 2D, 3D e 4D, H, L); em *P. jandaia* são rotacionadas dorsalmente (Figs. 1A e 4A).

Aparato hiobranquial: encontra-se ventral ao neurocrânio, ligando-se ao mesmo pelo palatoquadrado. É formado pelo ceratohial e pelo esqueleto hiobranquial.

Os ceratohiais possuem um formato subtriangular, são robustos e bem condrificados. Possuem processos emergindo de sua margem anterior, sendo estes mais arredondados em *P. jandaia* e pontiagudos em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*; processos anterolaterais se projetam dorsolateralmente a partir da margem lateral, sendo mais proeminentes em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* (Figs. 1F, 2F e 3F). Os extremos laterais do ceratohiais são mais curvos e expandidos posteriormente em *P. jandaia* (Figs. 1F). Os processos posteriores do ceratohial possuem forma triangular e divergem medialmente até entrarem em contato com a placa hipobranquial. Os ceratohiais são unidos entre si por um *pars reuniens* pequeno e pouco condrificado. O basihial é pequeno e elíptico e o basibranquial é longo e possui um processo urobranquial. As placas hipobranquiais são triangulares e se articulam ao longo de sua metade anterior. Os cestos branquiais são formados por quatro ceratobranquiais curvos com numerosas projeções laterais e possuem quatro longas espículas que se desenvolvem dorsalmente. O ceratobranquial I é contínuo com as placas hipobranquiais apresentando um processo branquial anterior, medialmente inclinado, o qual é maior em *P. jandaia*. Os ceratobranquiais II e III se fundem à placa hipobranquial e apresentam processos brânquias arredondados. O ceratobranquial IV é fundido a placa hipobranquial e é mais curto e largo. Os quatro ceratobranquiais são unidos distalmente pelas comissuras terminais (Figs. 1F, 2F e 3F).

3.2. Ontogenia e ossificações cranianas

O condrocânio das espécies *P. jandaia* e *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* sofrem algumas mudanças morfológicas ao longo do seu desenvolvimento. Das séries de estágios representadas no estudo foi possível observar que as características gerais do condrocânio (e.g. forma, desenvolvimento de processos) são basicamente as mesmas entre os estágios 26 - 40 com exceção das ossificações, e as maiores mudanças ocorrem entre os estágios 40 - 44. Em *P. jandaia* as ossificações cranianas têm início no estágio 34, em *P. ayeaye* os primeiros sinais de ossificação do condrocânio tem início no estágio 36, e em *P. burmeisteri* no estágio 38. A seguir, são descritas as mudanças mais significativas em cada um desses estágios, bem como as ossificações cranianas, que estão sumarizadas na Tabela 1.

Os frontoparietais iniciam sua ossificação como pequenos elementos alongados e finos na borda lateral da *taenia tecti marginales*, em *P. jandaia*, no estágio 34 (Fig. 5A), e nos estágios 37 e 38 em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*, respectivamente. Com o desenvolvimento, nos estágios que se seguem, o frontoparietal se torna cada vez mais alongado na sua região posterior, se aproximando das cápsulas óticas. Na região anterior, o frontoparietal se aproxima da região anterior orbital e se estende medialmente cobrindo parte da caixa craniana, sendo mais desenvolvidos em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* no estágio 40 (Figs. 6C, E).

O parasfenoide também inicia a ossificação em *P. jandaia* no estágio 34, como um pequeno elemento na região posterior do assoalho craniano (Fig. 5A). Esse elemento inicia sua ossificação em *P. ayeaye* no estágio 36, como um elemento mais alongado do que o que foi observado em *P. jandaia*; e é observado no estágio 40 em *P. burmeisteri* (Fig. 6E). O parasfenoide possui um formato de T, sendo composto por um processo cultriforme medial e dois processos alares laterais posteriores.

Os exoccipitais são observados pela primeira vez no estágio 35 em *P. jandaia*, 37 em *P. ayeaye* e 38 em *P. burmeisteri*. São elementos que se ossificam a partir de um centro de ossificação no arco occipital na região posterior do crânio (Figs. 5 e 6).

Os proóticos iniciam sua ossificação a partir do estágio 40 em *P. jandaia*, 41 em *P. ayeaye*, e no estágio 44 foram observados em *P. burmeisteri* (Figs. 5 e 6). São elementos que surgem de um centro de ossificação na região anterior da margem medial da cápsula ótica cartilaginosa.

As primeiras mudanças na morfologia do condrocrânio começam a partir do estágio 41. A cartilagem suprarrostral em *P. jandaia* começa a se desintegrar na região dos corpos centrais, que começam a se reduzir medialmente. Em *P. ayeaye*, os corpos da suprarrostral não estão mais presentes, restando somente as alas laterais. Em *P. ayeaye*, os cornos trabeculares começam a ficar mais irregulares na região interna, estão bastante reduzidos e perdem a articulação com a suprarrostral; e as capsulas nasais são formadas nessa espécie. As cartilagens infrarrostrais encontram-se mais alongadas nesse estágio em *P. jandaia* e *P. ayeaye*.

O início da ossificação da premaxila ocorre próximo a extremidade anterior dos cornos trabeculares. Essa estrutura começa a se ossificar nos estágios 41 em *P. ayeaye* e 42 em *P. jandaia* (Fig. 5G), está presente no estágio 44 em *P. burmeisteri* (Fig. 6F e 7D). A premaxila é levemente inclinada dorsalmente em *P. jandaia*, enquanto em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* possui uma orientação anteroventral (Figs. 6B, D, F e 7B, D). Os maxilares começam a se ossificar no estágio 42 em *P. ayeaye*, estão presentes no estágio 43 e 44 em *P. jandaia* (Fig. 5H e 6B) e 44 em *P. burmeisteri* (Figs. 6F).

A partir do estágio 42 as cartilagens suprarrostrais não estão mais presentes em *P. jandaia* e *P. ayeaye* (Fig. 5G). A cartilagem de Meckel está mais alongada e a suspensão da mandíbula encontra-se em uma posição mais lateral em *P. jandaia* e em *P. ayeaye*. No

esqueleto hiobranquial, as comissuras terminais que unem os ceratobranquiais começam a desaparecer em *P. jandaia* e *P. ayeaye*.

As septomaxilas são visíveis no estágio 42 em *P. jandaia* (Fig. 5G) no estágio 41 em *P. ayeaye*, e no estágio 44 foi observada em *P. burmeisteri* (Fig. 6G). São elementos pares em formato aproximado de “U”, que se ossificam dentro das cápsulas nasais. O esquamosal é observado no estágio 42 em *P. ayeaye* e 44 em *P. burmeisteri* (Fig. 6D, F) em *P. jandaia* o esquamosal não foi observado nos estágios examinados.

A partir do estágio 43, os cornos trabeculares não estão mais presentes. A região posterior do palatoquadrado começa a se reorganizar, o processo ótico larval e processo ascendente começam a se desintegrar junto com as projeções laterais da barra subocular (Figs. 6D e 7A, B). Ainda no palatoquadrado, o processo articular está reduzido, assim como o processo muscular que se encontra extensivamente separado da região dorsal do neurocrânio (Figs. 6D e 7A, B). A comissura quadratocranial anterior está mais alongada (Figs. 6D e 7A, B). Na mandíbula inferior, a cartilagem de Meckel e infrarrostral estão mais alongadas e giradas posteriormente em *P. ayeaye* (Figs. 6D). Em *P. jandaia*, a mandíbula inferior está deslocada anteriormente e os ossos da premaxila, maxila e cápsula nasal estão com a face anterior posicionada com uma inclinação dorsal (Figs. 7A, B). No esqueleto hiobranquial os ceratohias adquirem uma orientação mais longitudinal, iniciando sua curvatura posterior em *P. jandaia* e *P. ayeaye* (Fig. 8B). O basiial desaparece, assim como as espículas dos ceratobranquiais. O *pars reuniens* começa a desintegrar-se em *P. jandaia* e *P. ayeaye* e os basiobranquias estão quase completamente regredidos em *P. jandaia* (Fig. 8B).

No estágio 44, no teto craniano de *P. burmeisteri*, estão presentes uma *taenia tecti medialis* e uma *taenia tecti transversalis* quase completas, deixando a margem superior medial das fenestras parietais abertas (Figs. 6F e 7C). Em *P. jandaia* é possível observar

uma *taenia tecti medialis*, e uma *taenia tecti transversalis* completamente formadas, com fenestrações parietais, mais finas e estreitas que em *P. burmeisteri* (Figs. 6B). O palatoquadrado perde suas conexões posteriores com a regressão dos processos ascendentes e barras suboculares, restando somente resquícios do processo ótico larval em *P. jandaia* e *P. burmeisteri* (Figs. 6B, F). Além disso, nessas duas espécies, o eixo do palatoquadrado é girado verticalmente (Fig. 7). Os infrarrostrais da mandíbula inferior são perdidos em *P. jandaia*, mas ainda estão presentes em *P. burmeisteri* (Figs. 6B e 7D). No esqueleto hiobranquial de *P. burmeisteri*, os ceratobranquias ainda estão presentes, parcialmente desintegrados e o ceratohial apresenta uma grande curvatura posterior lateral. Em *P. jandaia*, os ceratohiais são bastante delgados, alongados e com uma orientação posterior. Nessa espécie os ceratobranquias são absorvidos e as placas hipobranquiais diminuem de tamanho e em suas margens laterais estão presentes os processos ântero-lateral e póstero-lateral (Fig. 8C).

Os nasais foram observados no estágio 44 em *P. jandaia* e *P. burmeisteri* (Figs. 6A, F). Em *P. ayeaye*, esse osso não foi observado nos estágios examinados. A ossificação dos elementos nasais começa com a aparição de uma lâmina fina sobre a superfície dorsal dos cornos trabeculares, no mesmo estágio que elas começam a erodir.

Na mandíbula inferior no estágio 44, é possível ver o início da ossificação do anguloesplênico, que surge na borda posterior da cartilagem de Meckel. Assim como a premaxila, foi observado que a mandíbula inferior também apresenta um posicionamento diferente em *P. jandaia*. Nessa espécie, no estágio 43 e 44, a mandíbula tem um posicionamento anterior (Fig. 7B), enquanto em *P. ayeaye*; e *P. burmeisteri* a mandíbula tem um deslocamento posterior (Figs. 6D, F e 7D).

Tabela 1 – Comparação da sequência de ossificação e mudanças ontogenéticas nas estruturas do condrocânio de *Phasmahyla jandaia*, *Pithecopus ayeaye*, e *Phyllomedusa burmeisteri*, de acordo com os estágios de desenvolvimento.

Principais mudanças morfológicas no condrocânio	<i>P. jandaia</i>	<i>P. ayeaye</i>	<i>P. burmeisteri</i>
Ossificação do frontoparietal	34	37	38
Ossificação do parasfenoide	34	36	40
Ossificação do exoccipital	35	37	38
Ossificação do proótico	40	41	‘?’ 44
Desintegração da suprarrostral	41	41	‘?’ 44
Alongamento das infrarrostrais	41	41	‘?’ 44
Ossificação da septomaxila	42	41	‘?’ 44
Ossificação da premaxila	42	41	‘?’ 44
Alongamento da cartilagem de Meckel	42	42	‘?’ 44
Redução da comissura terminal do ceratobranquiais	42	42	44
Redução dos cornos trabeculares	42	41	‘?’ 44
Capsulas nasais presente	42	41	44
Suprarrostral ausente	42	42	44
Ossificação da maxila	43	42	44
Cornos trabeculares ausentes	43	43	44
Início da desintegração dos processos ótico larval e ascendente	43	43	44

Redução do processo muscular	43	43	44
Comissura quadratocranial anterior alongada e fina	43	43	44
Ceratobranquias com orientada mais longitudinal e com curvatura posterior	43	43	?
Basiial e espículas dos ceratobranquias desaparecem	43	43	44
Ceratobranquiais quase que totalmente desintegrados	43	43	?
Início da desintegração do <i>pars reuniens</i>	43	43	44
Ossificação do nasal	44	?	‘?’ 44
Ossificação do anguloesplênico	44	?	44
Ossificação do esquamoso	?	42	‘?’ 44
<i>Taenia tecti medialis</i> e <i>taenia tecti transversalis</i> presente	44	?	44
Regressão dos processos ascendentes e barras suboculares do palatoquadrado	44	?	?
Ceratohiais são bastante delgados, alongados e com uma orientação posterior	44	?	44
Ceratobranquias são absorvidos	44	?	?
Placas hipobranquiais diminuem de tamanho e em suas margens laterais estão presentes os processos ântero-lateral e pósterolateral	44	?	?

Legenda: ? = estrutura não foi observada nos estágios disponíveis. ‘?’ = desconhecimento sobre a primeira aparição da estrutura (em *P. burmeisteri* o símbolo ‘?’ foi utilizado junto com o estágio que a estrutura foi observada, porém a ausência de indivíduos entre os estágios 41 a 43 nessa espécie, não possibilitou identificar em qual estágio do desenvolvimento houve o início de mudanças ontogenéticas e de ossificações).

3.3. Musculatura craniana

As espécies *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* apresentam musculaturas cranianas similares, sendo que as principais diferenças se referem aos músculos do arco mandibular e arco hióide de *P. jandaia*. Os músculos branquiais e hipobranquiais não apresentaram variações significativas, sendo semelhantes nas espécies estudadas. A musculatura craniana e a variação interespecífica nas espécies *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* estão listadas na Tabela 2 e ilustradas na Figuras 13 e 14.

Musculatura do arco mandibular

O *mandibulolabialis* é um músculo que tem inserção na região ventromedial da cartilagem de Meckel, próximo à inserção com a infrarrostral. Divide-se em dois feixes, um deles inserindo-se no lábio inferior e outro no lábio superior do disco oral dispondo-se em forma de leque em ambos os lábios. Em *P. jandaia* as fibras do *mandibulolabialis* são bem desenvolvidas, se estendendo além da fileira de denticulos, alcançando a extremidade do funil bucal (Fig. 9A). Nas espécies *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*, os dois feixes do *mandibulolabialis* têm uma extensão de fibras musculares mais reduzida e não alcançam as extremidades dos lábios (Fig. 9B, C). O *intermandibularis* tem sua inserção na região ântero medial da cartilagem de Meckel e possui uma aponeurose mediana. As fibras desse músculo têm uma configuração em forma de U, não apresentando variação nas espécies estudadas (Fig. 9). O músculo *levator mandibulae longus superficialis* tem inserção posterior na margem externa da barra subocular e inserção na região dorso medial da cartilagem de Meckel. Em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*, esse músculo se sobrepõem com o músculo *levator mandibulae longus profundus* na inserção com a barra subocular (Figs. 10B, C e 13). Em *P. jandaia*, esses dois músculos estão separados entre si em suas inserções posteriores (Fig. 10A, 14). Os músculos *levator mandibulae internus*, *levator mandibulae externus superficialis*, *levator mandibulae externus profundus* e

levator mandibulae lateralis são semelhantes em todas as espécies analisadas (Fig. 10, 13 e 14).

Musculatura do arco hióide

O músculo *interhyoideus* está inserido na superfície ventral do ceratohial, próximo às extremidades laterais dessa cartilagem e apresenta uma aponeurose mediana. Em *P. jandaia* esse músculo é robusto (i.e., curto e largo) (Figs. 9Ae 13B), enquanto é delgado (i.e. longo e estreito) em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* (Fig. 9B e C e 13D e F). O *orbitohyoideus* se insere na margem dorsal e anterior do processo muscular e na borda lateral do ceratohial. Em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* esse músculo é mais robusto e a margem inserida no processo muscular tem um formato arredondado (Figs. 11B, C e 14D, G). Em *P. jandaia* o *orbitohyoideus* é mais encurtado e apresenta uma maior extensão de fibras no seu terço anterior, que cobre parte dos músculos do grupo dos angulares (Fig. 11A e 14A). O *suspensoriohyoideus* se insere na margem descendente posterior do processo muscular e uma porção da barra subocular até a superfície posterior do processo lateral do ceratohial. Esse músculo é formado por poucas fibras e é semelhante nas espécies estudadas (Figs. 11A, B, C e 14C, F, I). O *suspensorioangularis* ocupa cerca da metade da porção inferior do processo muscular em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* (Figs. 14E, H). Em *P. jandaia*, ele é restrito à porção inferior, ocupando apenas uma pequena parte desse processo (Fig. 12A e 14B). O *hyoangularis* se insere na superfície dorsal do ceratohial e no processo retroarticular da cartilagem de Meckel. Esse músculo cobre o *quadratoangularis*, que não apresenta variação nas espécies estudadas (Fig. 12A, B, C e 14B, E, H).

Músculos do arco branquial e hipobrânquias

De forma geral, a configuração dos músculos branquiais e hipobrânquias é semelhante nas espécies aqui analisadas (Fig. 13B, D, F). As inserções desses músculos estão sumarizadas na Tabela 2.

Tabela 2 – Musculatura larval de *Phasmahyla jandaia*, *Pithecopus ayeaye* e *Phyllomedusa burmeisteri* (Fig. 13).

Músculos	Inserções	Comentários	Comparações
<i>Músculos mandibulares</i>			
<i>Mandibulolabialis</i>	Região ventromedial da cartilagem de Meckel – lábio inferior e parte do lábio superior do disco oral	Bem desenvolvidos	Mais desenvolvidos, maiores e se estendem além da fileira de denticulos e papilas marginais em <i>P. jandaia</i> , quando comparados com <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i>
<i>Intermandibularis</i>	Região ântero-medial da cartilagem de Meckel – aponeurose mediana	Músculo em forma de U. Os músculos <i>intermandibularis</i> e <i>interhyoideus</i> são separados um do outro	Similar nas espécies analisadas
<i>Levator mandibulae longus superficialis</i>	Margem externa da barra subocular – região dorso medial da cartilagem de Meckel		A região de origem desse músculo fica sobreposta com a do músculo <i>Levator mandibulae longus profundus</i> em <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i> . Já em <i>P. jandaia</i> esses músculos estão separados
<i>Levator mandibulae longus profundus</i>	Margem externa da barra subocular – margem ventral da ala da suprarrostral	A inserção deste músculo se dá através de um tendão bem desenvolvido	Mais robusto em <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i> do que <i>P. jandaia</i>
<i>Levator mandibulae internus</i>	Superfície ventral do processo ascendente – extremidade distal da cartilagem de Meckel	A inserção deste músculo se dá através de tendão longo e fino	Mais robusto em <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i>

<i>Levator mandibulae externus superficialis</i>	Superfície inferior medial do processo muscular – borda lateral da ala da suprarrostral		Similar nas espécies analisadas
<i>Levator mandibulae externus profundus</i>	Superfície inferior medial processo muscular – margem lateroventral da ala da suprarrostral	Formado por poucas fibras	Similar nas espécies analisadas
<i>Levator mandibulae articularis</i>	Parte inferior da superfície medial do processo muscular – superfície dorsal da borda lateral da cartilagem de Meckel		Similar nas espécies analisadas
<i>Levator mandibulae lateralis</i>	Processo articular do palatoquadrado – borda lateral dorsal da suprarrostral	É um músculo delgado, formado por poucas fibras	Similar nas espécies analisadas
Músculos do arco hióide			
<i>Interhyoideus</i>	Superfície ventral do ceratohial, perto da borda lateral – aponeurose mediana	É formado por fibras paralelas	É delgado em <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i> e robusto em <i>P. jandaia</i>
<i>Orbitohyoideus</i>	Margem anterior e dorsal do processo muscular – borda lateral do ceratohial		É mais robusto em <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i> e a margem que se insere no processo muscular tem um formato arredondado. Em <i>P. jandaia</i> é mais curto e apresenta uma maior extensão de fibras no seu terço anterior, cobrindo parte dos músculos do grupo angulares
<i>Suspensoriohyoideus</i>	Margem descendente posterior do processo muscular	É formado por algumas fibras frouxamente dispostas	Similar nas espécies analisadas

	e uma porção da barra subocular – superfície posterior do processo lateral do ceratohial		
<i>Suspensorioangularis</i>	Parte inferior e lateral da margem descendente do processo muscular – processo retroarticular da cartilagem de Meckel		As fibras musculares ocupam aproximadamente a metade inferior do processo muscular em <i>P. ayeaye</i> e <i>P. burmeisteri</i> . Já em <i>P. jandaia</i> as fibras musculares ocupam apenas uma pequena parte da região anterior inferior do processo muscular
<i>Hyoangularis</i>	Região ântero-medial da cartilagem de Meckel – aponeurose mediano		Similar nas espécies analisadas
<i>Quadratoangularis</i>	Superfície ventral do palatoquadrado – processo retroarticular da cartilagem de Meckel	Músculo fino e delgado	É sobreposto pelo <i>hyoangularis</i> nas três espécies
Músculos branquiais			
<i>Tympanopharyngeus</i>	Superfície posterior lateral da cápsula ótica – tecido conjuntivo do pericárdio		Similar nas espécies analisadas
<i>Dilatator laryngis</i>	Superfície posterior lateral da cápsula ótica – cartilagem aritenóide		Similar nas espécies analisadas
<i>Levator arcuum branchialium I</i>	Margem lateral da barra subocular – ceratobrânquial I		Similar nas espécies analisadas
<i>Levator arcuum branchialium II</i>	Subocular bar – comissura terminal I		Similar nas espécies analisadas

<i>Levator arcuum branchialium III</i>	Parte lateroventral da cápsula ótica – comissura terminal II		Similar nas espécies analisadas
<i>Levator arcuum branchialium IV</i>	Parte posterior lateral da cápsula ótica – margem medial do ceratobranquial IV		Similar nas espécies analisadas
<i>Diaphragmatobranchialis</i>	Peritônio – extremidade distal do ceratobranquial III		Similar nas espécies analisadas
<i>Interhyoideus posterior</i>	Fibras frouxamente dispostas, ventral para a câmara		Similar nas espécies analisadas
<i>Diaphragmatoprecordialis</i>	Tecido conjuntivo perto da inserção das fibras do <i>interhyoideus</i> posterior – tecido conjuntivo dorsal para o pericárdio		Similar nas espécies analisadas
<i>Constrictor branchialis II, III, IV</i>	Processo branquial II – comissura terminal I, II e III.		Similar em todas as espécies analisadas
<i>Subarcualis rectus II–IV</i>	Processo branquial II – parte ventral proximal do ceratobranquial IV		Similar em todas as espécies analisadas
<i>Subarcualis obliquus</i>	Processo urobranchial – processo branquial II		Similar nas espécies analisadas
<i>Subarcualis rectus I</i>	Base lateral do processo posterior do ceratohyal – parte proximal do ceratobranquial I e II		Similar nas espécies analisadas
Músculos hipobranquiais			
<i>Rectus abdominis</i>	Peritônio – cintura pélvica	Presença de seis miotomos. A inserção do miótomo anterior	Similar em todas as espécies analisadas

		é difusa na parede peribrânquial
<i>Geniohyoideus</i>	Superfície posterior ventral da infrarrostral – placas hipobrânquias	Similar nas espécies analisadas
<i>Rectus cervices</i>	Peritônio – processo branquial III	Similar nas espécies analisadas

3.4. Ontogenia dos músculos cranianos

A musculatura larval de *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* não sofre mudanças significativas nos estágios pré-metamórficos de 26 a 40. As mudanças morfológicas na musculatura ocorrem principalmente a partir do início da metamorfose, do estágio 41 em diante. Aqui, serão apresentadas as mudanças na musculatura craniana que foram mais significativas ao longo do desenvolvimento larval nas três espécies.

O *mandibulolabialis* é completamente absorvido à medida que o disco oral dos girinos se reduz. Em *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*, nos estágios iniciais de desenvolvimento (26 - 27), as fibras do *mandibulolabialis* são alongadas e delgadas. Desses estágios em diante, as fibras ficam mais desenvolvidas até regredirem completamente no estágio 42 em *P. ayeaye* e, 43 em *P. jandaia* (Fig. 15). Em *P. burmeisteri* não foi possível observar em qual estágio do desenvolvimento o *mandibulolabialis* desaparece, devido à falta de exemplares dessa espécie entre os estágios (41 – 43).

Nos estágios iniciais de desenvolvimento de *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*, o músculo *intermandibularis* apresenta uma configuração em forma de U que se estende entre a cartilagem de Meckel. Esse músculo não possui variações nos estágios iniciais, sendo que as principais mudanças ocorrem nos imagos, nos estágios 42

em *P. ayeaye*, 43 em *P. jandaia* e 44 em *P. burmeisteri*. Foi observado nas três espécies, que o desenvolvimento do *intermandibularis* acompanha o alongamento e a rotação da mandíbula e com isso, sua forma geral que era observada nos girinos é alterada (Fig. 15). Esse músculo é mais robusto e bem mais largo lateralmente no estágio 42 em *P. ayeaye*. Nos estágios 43 – 44 em *P. jandaia* e 44 em *P. burmeisteri* já é possível notar o início da diferenciação dos elementos suplementares apicais e posteriores laterais, que surgem a partir do elemento principal do *intermandibularis* (Fig. 15). No estágio 44, as fibras caudais desse músculo apresentam uma conformação transversal e os elementos posteriores divergem lateralmente à medida que a mandíbula se desenvolve e se estende posteriormente em *P. jandaia* e *P. burmeisteri* (Fig. 15).

Assim como nos outros músculos que compõem a musculatura mandibular, os músculos elevadores da mandíbula não apresentam muitas variações nos estágios iniciais de desenvolvimento. A partir do estágio 42 os músculos *levator mandibulae longus superficialis*, *profundus* e os *internus* tornam-se cada vez mais finos e menos robustos, já os músculos *levator articularis*, *externus superficialis*, *externus profundus* e *lateralis* ganham maior robustez. Nos estágios 43 e 44, os músculos *levator mandibulae longus* são bem menos robustos e os *levator mandibulae internus* são bastante delgados. Além disso, nesses estágios, a inserção anterior dos tendões dos músculos *levator mandibulae longus superficialis* e *profundus* encontram-se muito próximas na maxila inferior. Essa condição é distinta da observada nos estágios iniciais, em que o *levator mandibulae longus superficialis* se insere anteriormente na borda lateral da ala da suprarrostral e o *levator mandibulae longus profundus* na região dorso medial da cartilagem de Meckel, que correspondem, respectivamente, às maxilas superiores e inferiores dos girinos. Outra diferença ontogenética observada evidente é relativa aos músculos *levator mandibulae externus superficialis* e *profundus*, que se tornam indistintos nos estágios 43 e 44.

No arco hióide, o músculo *interhyoideus* nos girinos é formado por fibras paralelas que se estendem entre a superfície ventral das bordas do ceratohial, com uma aponeurose fina medialmente e é amplamente separado do *intermandibularis*. A configuração geral desse músculo não apresenta grandes variações nos estágios pré-metamórficos. No estágio 42, o músculo se mantém similar em *P. jandaia*, enquanto em *P. ayeaye* é um pouco mais curto que nos estágios anteriores (Fig. 15). Em *P. jandaia* e *P. burmeisteri* a principal mudança ocorre no estágio 44, em que o músculo fica mais expandido, apresenta uma inclinação posterior na região de inserção no ceratohial e a proximidade com o *intermandibularis* é maior (Fig. 15). O músculo *orbitohyoideus*, a partir do estágios 41, começa a apresentar uma orientação posterior devido às mudanças que ocorrem no palatoquadrado e ceratohial, que são rotacionados posteriormente com o decorrer da metamorfose (Fig. 15). Assim, o *orbitohyoideus* que se insere no processo muscular do palatoquadrado e na borda lateral do ceratohial, também é rotacionado. Além disso, a forma do músculo fica mais retangular em *P. jandaia* no estágio 44 (Fig. 15). Os músculos que compreendem o grupo angulares, o *hyoangularis*, *suspensorioangularis* e *quadratoangularis* são mais robustos nos imagos, mas com configurações semelhantes aos dos girinos.

A maioria dos músculos que compõem o arco branquial nos girinos degeneram-se durante a metamorfose. Em *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* esses músculos ainda são observados nos estágios 43 e 44.

4. DISCUSSÃO

4.1. Condrocrânio na família Phyllomedusidae

Das 67 espécies atualmente reconhecidas na família Phyllomedusidae (Frost, 2021), o condrocrânio é conhecido para 9 espécies em 5 gêneros, que são: *Agalychnis*

callidryas (Haas, 2003); *Phasmahylla guttata* e *P. cruzi* (Fabrezi & Lavilla 1992; Dias et al., 2018); *Phyllomedusa distincta* (Haas, 2003); *P. vaillantii* e *P. trinitatis* (Haas, 2003; Sheil & Alamillo, 2005); *P. boliviana* (Fabrezi & Lavilla 1992); *P. sauvagii* e *Pithecopus azureus* (Vera Candiotti, 2007). Neste estudo, são descritos pela primeira vez os condrocânios das espécies *Phasmahylla jandaia*, *Pithecopus ayeaye* e *Phyllomedusa burmeisteri*. A partir dessas caracterizações, foi possível notar que elas compartilham várias características com as outras espécies da família. A comparação dessas características está resumida na Tabela 3.

Haas (2003) descreve a presença de processos laterais na barra subocular, presença de ligação ultrabaixa do processo ascendente com a cartilagem orbital e presença de fenestrações parietais como sendo sinapomorfias osteológicas para a família Phyllomedusidae. Estes dois primeiros estados estão presentes no condrocânio das três espécies aqui descritas, o terceiro estado não foi observado em *P. ayeaye*, possivelmente devido a variação ontogenética desse caráter, que pode aparecer em estágios mais avançados no desenvolvimento (Haas, 2003).

Na região etmoidal do neurocânio as principais diferenças encontradas entre os filomedusídeos descritos aqui e as demais espécies da família, referem-se à cartilagem suprarrostral. Essa cartilagem é única nos girinos de anuros e suporta o bico córneo superior (Haas, 2001). Em Phyllomedusidae, a configuração geral da suprarrostral consiste em um corpo central que é fundido dorsalmente às alas laterais. Nas espécies *P. jandaia* (presente estudo), *P. guttata*, *P. cruz* (Dias et al., 2018), *Phyllomedusa distincta*, *Agalychnis callidryas* (Haas, 2003), *P. boliviana* (Fabrezi & Lavilla 1992) e *Pithecopus azureus* (Vera Candiotti, 2007) os corpos centrais da suprarrostral são fundidos medialmente. Por outro lado, em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* (presente estudo), *P. vaillantii* e *P. trinitatis*, (Haas, 2003; Sheil & Alamillo, 2005), os corpos da suprarrostral são

destacados medialmente, assim como observado para alguns exemplares de *P. sauvagii* (Vera Candiotti, 2007).

Uma das características marcantes do esqueleto dos girinos de *Phasmahyla*, aqui descrita para *P. jandaia*, diz respeito ao posicionamento da parte rostral do condrocânio. A cartilagem suprarrostral posicionada é dorsalmente, os cornos trabeculares, são encurtados e retilíneos, características observadas em *P. guttata* e *P. cruzi* (Dias et al., 2018). As demais espécies da família Phyllomedusidae, incluindo *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* possuem cartilagem suprarrostral posicionada anteroventralmente, cornos trabeculares alongados e anteriormente curvados (Fabrezi & Lavilla 1992; Haas, 2003; Sheil & Alamillo, 2005; Vera Candiotti, 2007).

No palatoquadrado, o processo articular é alongado e com uma inclinação dorsal em *P. jandaia* e demais espécies de *Phasmahyla* (Dias et al., 2018), ao passo que é mais curto e plano em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* e nas outras espécies da família Phyllomedusidae (Fabrezi & Lavilla 1992; Haas, 2003; Sheil & Alamillo, 2005; Vera Candiotti, 2007). O alongamento e a inclinação dorsal do processo articular do palatoquadrado provavelmente influenciam no posicionamento mais anterodorsal das cartilagens da mandíbula inferior (i.e., cartilagens de Meckel e infrarrostral) em *Phasmahyla*. Em *P. jandaia* (presente estudo), *P. guttata*, *P. cruzi* (Dias et al., 2018) foi observado que essas cartilagens são rotacionadas dorsalmente, diferente do que foi observado em *P. ayeaye*, *P. burmeisteri* e nas outras espécies de filomedusídeos (Fabrezi & Lavilla 1992; Haas, 2003; Sheil & Alamillo, 2005; Vera Candiotti, 2007).

As características únicas da região etmoidal, do palatoquadrado e da mandíbula inferior de *Phasmahyla*, demonstram que os discos orais umbeliformes posicionados dorsalmente, envolvem além de características externas únicas, como a presença de lábios

expandidos em forma de funil (Cruz, 1982; Altig & McDiarmid, 1999), envolvem também mudanças profundas na morfologia do esqueleto (e.g. Dias et al., 2018, 2021),

O processo muscular do palatoquadrado é fino em *P. jandaia* (presente estudo), *P. guttata* e *P. cruzi* (Dias et al., 2018), enquanto em *P. ayeaye*, *P. burmeisteri* (presente estudo) e nos outros filomedusídeos ele é mais alto, largo e com a extremidade arredondada (Fabrezi & Lavilla 1992; Haas, 2003; Sheil & Alamillo, 2005; Vera Candiotti, 2007). Além disso, a curvatura dorsal desse processo sobre o neurocrânio é maior nessas espécies do que em *Phasmahyla*. Um processo pseudopterigoide que se projeta a partir da comissura quadratocranial anterior para dentro da fenestra subocular do palatoquadrado foi observado em *P. jandaia* (presente estudo), *P. guttata* e *P. cruzi* (Dias et al., 2018), em *P. burmeisteri* (presente estudo), e em *P. distincta*, *P. trinitatis* e *P. vaillanti*, *A. callidryas* (Haas, 2003; Vera Candiotti, 2007). Esse processo está ausente nos girinos *P. boliviana* (Fabrezi & Lavilla 1992), *P. azureus* e *P. sauvagii* (Vera Candiotti, 2007), e *P. ayeaye*.

Haas (2003) sugeriu que a presença de fenestras parietais no teto craniano seria uma sinapomorfia de Phyllomedusidae a partir da análise de *A. callidryas*, *P. distincta*, *P. trinitatis* e *P. vaillanti*. No entanto, algumas outras espécies apresentam o teto craniano distinto: em *P. boliviana* o *tectum synoticum* é ausente (Fabrezi & Lavilla, 1992), e nos girinos de *Phasmahyla* examinados por Dias et al. (2018) uma *taenia tecti medialis* está presente. As características do teto craniano larval apresentam variações ontogenéticas (Haas, 2003) e, por isso, Dias et al. (2018) destacaram que esse caráter deveria ser analisado em estágios de desenvolvimento mais avançados em girinos de *Phasmahyla*, sugerindo a necessidade de revisão dessa sinapomorfia. Nas espécies examinadas neste trabalho, observou-se uma *taenia tecti medialis* e *transveralis* no estágio 44 em *P. jandaia* e *P. burmeisteri*, formando fenestrações parietais, e não foram observadas nos girinos de

P. ayeaye examinados. Dessa forma, sugiro que a presença de fenestras parietais deve variar interespecificamente e uma análise mais inclusiva de táxons é necessária para o conhecimento da evolução dessa característica em Phyllomedusidae.

O aparato hiobranquial de *P. jandaia* apresenta algumas diferenças significativas em comparação com *P. ayeaye*, *P. burmeisteri* e com os demais filomedusídeos (Fabrezi & Lavilla 1992; Haas, 2003; Sheil & Alamillo, 2005; Vera Candiotti, 2007). No aparato hiobranquial de *P. jandaia* (presente estudo), *P. guttata* e *P. cruzi* (Dias et al., 2018), os ceratohiais são robustos com uma ampla superfície, seus processos anteriores são menos destacados e seus processos laterais são voltados posteriormente. Por outro lado, nas demais espécies de filomedusídeos os ceratohiais são alongados, com processos anteriores destacados (Fabrezi & Lavilla 1992; Haas, 2003; Sheil & Alamillo, 2005; Vera Candiotti, 2007).

As características descritas para a morfologia do aparato hiobranquial para espécies da família Phyllomedusidae, como a presença do basiial e cestos branquiais bem desenvolvidos com projeções laterais (Haas, 2003; Vera Candiotti, 2007) também foram encontradas em *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*.

No gênero *Phasmahyla*, a morfologia do condrocânio de *P. jandaia* descrita nesse trabalho, com *P. guttata* e *P. cruzi* (Dias et al., 2018) são bastante similares (Tabela 3).

Tabela 3 – Comparação das características que apresentam variação no condrocrânio dos girinos da família Phyllomedusidae.

Características	<i>P. jandaia</i>	<i>P. ayeaye</i>	<i>P. burmeisteri</i>	<i>P. cruzi</i> ¹	<i>P. guttata</i> ¹	<i>P. vaillantii</i> ²	<i>P. sauvagii</i> ³	<i>P. azureus</i> ³	<i>P. boliviana</i> ⁴	<i>P. distincta</i> ⁵	<i>P. trinitatis</i> ⁵	<i>A. callidryas</i> ⁵
Corpo da suprarrostral	Fundido medialmente	Destacado medialmente	Destacado medialmente	Fundido medialmente	Fundido medialmente	Destacado medialmente	Destacado medialmente*	Fundido medialmente	Fundido medialmente	Destacado medialmente	Destacado medialmente	Fundido medialmente
Posição da suprarrostral	Dorsal	Anteroventral	Anteroventral	Dorsal	Dorsal	Anteroventral						
Comos trabeculares	Curtos, sem curvatura	Alongados e curvados anteriormente	Alongados e curvados anteriormente	Curtos, sem curvatura	Curtos, sem curvatura	Alongados e curvados anteriormente	Alongados e curvados anteriormente	Alongados e curvados anteriormente	Alongados, curvas anteriormente	Alongados e curvados anteriormente	Alongados e curvados anteriormente	Alongados, curvas anteriormente
Processo articular do palatoquadrado	alongado e com inclinação dorsal	Curto e plano	Curto e plano	alongado e com inclinação dorsal	alongado e com inclinação dorsal	Curto e plano						
Processo muscular do palatoquadrado	Fino e estreito	Alto, largo e com maior curvatura sobre o neurocrânio	Alto, largo e com maior curvatura sobre o neurocrânio	Fino e estreito	Fino e estreito	Alto, largo e com maior curvatura sobre o neurocrânio	Alto, largo e com maior curvatura sobre o neurocrânio	Alto, largo e com maior curvatura sobre o neurocrânio	Alto, largo e com maior curvatura sobre o neurocrânio	Alto, largo e com maior curvatura sobre o neurocrânio	Alto, largo e com maior curvatura sobre o neurocrânio	Alto, largo e com maior curvatura sobre o neurocrânio
Processo pseudopterigoide	Presente	Ausente	Presente	Presente	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente
Ceratohial	Robusto com ampla superfície	Alongados	Alongado	Robusto com ampla superfície	Robusto com ampla superfície	Alongado						
Processos do ceratohial	Processos anteriores pouco destacados e processos laterais voltados posteriormente	Processos anteriores destacados	Processos anteriores destacados	Processos anteriores pouco destacados e processos laterais voltados posteriormente	Processos anteriores pouco destacados e processos laterais voltados posteriormente	Processos anteriores destacados						

Legenda: *Corpo da suprarrostral destacado em alguns indivíduos de *P. sauvagii*. ¹(Dias et al., 2018); ²(Sheil & Alamillo, 2005); ³(Vera Candiotti, 2007); ⁴(Fabrezi & Lavilla 1992); ⁵(Haas, 2003).

4.2. Ontogenia e ossificações cranianas na família Phyllomedusidae

Características do desenvolvimento ontogenético e de ossificações cranianas vêm sendo o foco em estudos com girinos, sob diferentes abordagens (e.g. Senevirathne et al., 2016; Barrionuevo, 2018; Arenas-Rodríguez et al., 2018; Klinger-Strobel, 2020; Lukas & Olsson, 2020). No entanto, o conhecimento sobre osteologia e desenvolvimento esquelético craniano de Phyllomedusidae ainda é escasso, existindo apenas a descrição da sequência de ossificação craniana de *Phyllomedusa boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996), *P. vaillanti* (Sheil & Alamillo, 2005) e *P. trinitatis* (Haas, 1996). Devido a isso, as comparações sobre o desenvolvimento esquelético craniano dentro da família ficam limitadas. A comparação das sequências de ossificação craniana dessas espécies com *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* está presente na Tabela 4.

A caixa craniana de girinos é abera dorsalmente pela fenestra frontoparietal e o piso craniano é formado pela placa trabecular (Cannatella, 1999). Os frontoparietais que formarão o teto craniano iniciam sua ossificação nos estágios 34 em *P. jandaia*; 36 em *P. boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996); 37 em *P. ayeaye* e *P. trinitatis* (Haas, 1996); 38 em *P. burmeisteri* e 41 em *P. vaillantii* (Sheil & Alamillo, 2005). O parasfenoide que forma o piso craniano inicia sua ossificação nos estágios 34 em *P. jandaia*; 35 em *P. boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996); 36 em *P. ayeaye*; 37 em *P. trinitatis* (Haas, 1996); 38 em *P. vaillanti* (Sheil & Alamillo, 2005); e foi observado no estágio 40 em *P. burmeisteri*.

As ossificações nas cápsulas óticas durante a metamorfose incluem os ossos exoccipital e proóticos que juntos irão formar uma cápsula ótica sólida nos adultos. A ossificação dos exoccipitais se inicia no estágio 35 em *P. jandaia*; 37 em *P. ayeaye*, *P. trinitatis* (Haas, 1996) e *P. boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996); 38 em *P. vaillantii* (Sheil & Alamillo, 2005); e foi observado nesse estágio em *P. burmeisteri*. Os proóticos iniciam sua ossificação no estágio 38 em *P. vaillantii* (Sheil & Alamillo, 2005) e *P. trinitatis*

(Haas, 1996); 40 em *P. jandaia*; 41 em *P. ayeaye* e *P. boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996); e foi observado no estágio 44 em *P. burmeisteri*.

Os girinos apresentam muitas peculiaridades, dentre elas estão as suas mandíbulas que apresentam uma organização única entre os anfíbios (Haas, 2001). As cartilagens suprarrostrais se articulam com os cornos trabeculares e compõem a maxila superior móvel dos girinos (Haas, 2001). Essas estruturas estão presentes apenas nos girinos, sendo reabsorvidas durante a metamorfose (Haas, 2001). Nas espécies *P. jandaia*, *P. ayeaye* elas começam a desaparecer a partir do estágio 41. Os ossos premaxila, maxila e o quadratojugal, que se ossificam apenas mais tarde durante a metamorfose, irão formar a maxila superior nos adultos. A premaxila inicia sua ossificação no estágio 38 em *P. trinitatis* (Haas, 1996) e *P. boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996); 41 em *P. ayeaye*; 42 em *P. jandaia* e *P. vaillantii* (Sheil & Alamillo, 2005); está presente no estágio 44 em *P. burmeisteri*. As maxilas ossificam no estágio 42 em *P. ayeaye*, *P. vaillantii* (Sheil & Alamillo, 2005) e *P. boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996); 43 em *P. jandaia*; e 44 em *P. trinitatis* (Haas, 1996); está presente no estágio 44 em *P. burmeisteri*.

A mandíbula inferior é composta pelas cartilagens de Meckel e infrarrostrais nos girinos, mas durante a metamorfose as infrarrostrais são incorporadas à cartilagem de Meckel (Cannatella, 1999). No estágio 43 a mandíbula inferior de *P. jandaia* possui uma projeção anterior, diferente do que é observado em *P. ayeaye*, que a mandíbula inferior apresenta uma posição semelhante aos dos estágios anteriores. Nos estágios 44 ainda é possível ver as cartilagens infrarrostrais na mandíbula inferior de *P. burmeisteri*, enquanto em *P. jandaia* ela já não está mais presente. As ossificações associadas com a mandíbula inferior envolvem os ossos, anguloesplênico, dentário e mentomeckelianos. Em *P. jandaia* e *P. burmeisteri* é possível observar o início da ossificação do

anguloesplênica no estágio 44, no estágio 43 em *P. boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996); 44 em *P. trinitatis* (Haas, 1996); e 45 em *P. vaillantii* (Sheil & Alamillo, 2005).

O palatoquadrado larval sofre mudanças ao longo da metamorfose e processos como o ótico larval, ascendente, muscular e projeções laterais da barra subocular são reabsorvidos. Nas espécies em estudo, os processos laterais da barra subocular, processo ótico larval e processo ascendente começam a se degenerar a partir do estágio 42 e no estágio 44 o processo ascendente não está mais presente. Nesse estágio, o processo muscular é bastante reduzido, a comissura quadratocranial anterior é alongada e delgada. O osso pterigóide não foi observado nas espécies analisadas. O esquamosal que também se ossifica na região do palatoquadrado inicia sua ossificação no estágio 42 em *P. ayeaye*; 43 em *P. boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996); 44 em *P. burmeisteri* e *P. trinitatis* (Haas, 1996); 45 em *P. vaillantii* (Sheil & Alamillo, 2005). Em *P. jandaia*, não foi observado o esquamosal nos estágios 26 a 44 que foram analisados, podendo ossificar em estágios mais avançados do desenvolvimento.

As cápsulas nasais começam a se desenvolver a partir do estágio 41 nas espécies analisadas. Dentro das cápsulas nasais a septomaxila começa a se ossificar no estágio 41 em *P. ayeaye* e 42 em *P. jandaia*, entre os estágios 38 e 40 em *P. boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996); 44 em *P. trinitatis* (Haas, 1996); 45 em *P. vaillantii* (Sheil & Alamillo, 2005); foi observada no estágio 44 em *P. burmeisteri*. Os ossos nasais que formam o teto medial da cápsula nasal estão presentes a partir dos estágios 44 em *P. jandaia* e *P. burmeisteri*; 45 em *P. vaillantii* (Sheil & Alamillo, 2005); entre os estágios 38 e 40 em *P. boliviana* (de Sá & Lavilla, 1996); não sendo observado em *P. ayeaye* nos estágios analisados, pois deve ossificar em estágios mais avançados do desenvolvimento. O vômer, que forma o chão das cápsulas nasais não foi observado nos estágios disponíveis nas espécies analisadas nesse trabalho.

De acordo com os dados reunidos nesse trabalho, nota-se a sequência de ossificação de elementos cranianos na família Phyllomedusidae corresponde à sequência comum descrita para anuros de outras famílias como, Hylidae (Yildirim & Kaya, 2014; Arenas-Rodríguez et al., 2018); Leptodactylidae (Wild, 1999); Nasikabatrachidae (Senevirathne et al., 2016) e Telmatobiidae (Barrionuevo, 2018). Nessas famílias, geralmente as ossificações se iniciam pelos frontoparietais, parasfenoide, exoccipital e proótico; seguido pela septomaxila, premaxila, maxila, nasail, esquamosal, anguloesplênica, dentário, vômer, quadradojugal e pterigoide. Entretanto, os estágios de desenvolvimento em que ocorrem as ossificações podem variar nas diferentes famílias. Por exemplo, em Phyllomedusidae os primeiros elementos cranianos aparecem a partir do estágio 34 em *P. jandaia* e mais tardiamente nas outras espécies (Tabela 4). Esse padrão diferencia-se do que é observado em girinos do gênero *Telmatobius* (Telmatobiidae), nos quais o crânio começa a se ossificar entre os estágios 29 e 30, antes dos botões dos membros posteriores começarem a se diferenciar (Barrionuevo, 2018). Esse tipo de ossificação tem sido correlacionado ao desenvolvimento prologado dessas espécies (Barrionuevo, 2018).

A partir da comparação das sequências de ossificações craniana das espécies de Phyllomedusidae (Tabela 4), é possível notar que a ordem de aparecimento dos ossos cranianos é semelhante, apesar de apresentar mudanças no tempo e nos estágios em que se inicia as ossificações, em estágios mais cedo ou mais avançados. Também não são observados padrões distintos entre os gêneros da família. Dessa forma, é provável que haja um padrão de ossificação conservado entre os gêneros de Phyllomedusidae, não existindo padrões de história natural tão distintos que possam refletir em padrões ontogenéticos muito diferentes. Pois, apesar de algumas diferenças no tempo e na

sequência de aparições dos elementos cranianos, o padrão de ossificação parece ser conservado dentro da família.

Tabela 4 – Sequência de ossificação craniana na família Phyllomedusidae.

Estruturas	<i>P. jandaia</i>	<i>P. ayeaye</i>	<i>P. burmeisteri</i>	<i>P. vaillanti</i> ¹	<i>P. trinitatis</i> ²	<i>P. boliviana</i> ³
Frontoparietal	34	37	38	41	37	36
Parasenoide	34	36	‘?’ 40	38	37	35
Exoccipital	35	37	38	38	37	37
Proótico	40	41	‘?’ 44	38	38	41
Premaxila	42	41	‘?’ 44	42	38	38
Septomaxila	42	41	‘?’ 44	45	44	38-40
Maxila	43	42	‘?’ 44	42	44	42
Nasal	44	?	‘?’ 44	45	?	38-40
Esquamosal	?	43	‘?’ 44	45	44	43
Anguloesplênial	44	?	44	45	44	43
Dentário	?	?	?	45	?	43
Vômer	?	?	?	45	44	43
Quadradojugal	?	?	?	?	?	44
Pterigoide	?	?	?	?	?	44

Legenda: ? = estrutura não foi observada nos estágios disponíveis. ‘?’ = primeira aparição da estrutura (Devido à ausência de indivíduos de *P. burmeisteri* entre os estágios 41 a 43 nessa espécie, não foi possível identificar em qual estágio do desenvolvimento as ossificações iniciaram). ¹(Sheil & Alamillo, 2005); ²(Haas, 1996); ³(de Sá & Lavilla, 1996).

4.3. Musculatura craniana em Phyllomedusidae

As informações sobre musculatura de Phyllomedusidae são ainda mais escassas do que sobre os elementos esqueléticos do crânio. A musculatura craniana da família foi descrita para girinos de *Phyllomedusa sauvagii*, *Pithecopus azureus* (Vera Candiotti, 2007), *P. hypochondrialis* (Alcalde, 2005), *Agalychnis callidryas*, *Phyllomedusa distincta*, *P. vaillantii* e *P. trinitatis* (Haas, 2003), e para séries de desenvolvimento metamórfico de *P. azureus* e *Phyllomedusa boliviana* (Faivovich et al. 2011).

A morfologia da musculatura craniana dos girinos de Phyllomedusidae é bastante similar, não apresentando variações no que se refere à presença/ausência ou diferenças nas inserções dos músculos. Sendo assim, as principais diferenças encontradas são relativas à musculatura do arco mandibular e arco hióide de *P. jandaia* em relação às demais espécies, provavelmente associadas com a morfologia oral diferenciada, típica de *Phasmahyla*.

Em relação aos músculos do arco mandibular, uma das principais diferenças descritas neste trabalho refere-se ao grande desenvolvimento do *mandibulolabialis* em *P. jandaia*. Esse músculo tem inserção na cartilagem de Meckel e se insere no disco oral por dois feixes, tanto no lábio inferior quanto no superior. Uma das principais funções desse músculo em anuros é movimentar o disco oral para os mecanismos de filtragem e raspagem de itens alimentares (Carr & Altig, 1991). Em geral, as fibras do *mandibulolabialis* se inserem distalmente na base das fileiras de dentículos nos lábios inferior e superior do disco oral (Carr & Altig, 1991). Em *Phasmahyla*, os lábios anterior e posterior são expandidos e contínuos (i.e., não emarginados lateralmente), formando um funil (Bokermann & Sazima, 1978; Cruz, 1982; Altig & Mcdiarmid, 1999). Na superfície dos lábios, se encontram papilas homogeneamente distribuídas e na maioria das espécies como *P. jandaia*, uma fileira de dentículos anterior e duas posteriores (LTRF

1/2, Cruz, 1982). Adicionalmente, o bico córneo é bem desenvolvido nas espécies do gênero (Cruz, 1982). Em *P. jandaia*, as fibras do *mandibulolabialis* se estendem além das fileiras de denticulos mais distais, alcançando a extremidade dos lábios anterior e posterior. Essa condição é distinta daquela encontrada no demais gêneros de filomedusídeos, que as fibras do *mandibulolabialis* não alcançam as extremidades dos lábios (Haas, 2003; Vera Cantioti, 2007). Nos girinos de *P. ayeaye*, *P. burmeisteri*, aqui estudados, o *mandibulolabialis* é mais reduzido no lábio inferior e poucas fibras se estendem para o lábio superior. Essas espécies apresentem disco oral com posicionamento anteroventral, são neustônicos e raspadores de superfície (Alting & McDiamird, 1999).

Os girinos do gênero *Phasmahyla* são neustônicos e possuem morfologia e aspectos comportamentais especializados para a filtragem de itens alimentares que estão em suspensão no espelho d'água (Bokermann & Sazima, 1978; Cruz, 1982; Alting & McDiamird, 1999). Já foi observado que os girinos de *P. jandaia* enquanto se alimentam na superfície posicionam o funil bucal horizontalmente ao espelho d'água e o corpo é mantido equilibrado em uma posição oblíqua, através de movimentos do flagelo e do ar nos pulmões (Bokermann & Sazima, 1978; Cruz, 1982; Pezzuti, T. L. observações pessoais). Detalhes sobre os hábitos alimentares, como por exemplo, se a alimentação acontece exclusivamente por sucção e filtragem, ou se pode ocorrer eventualmente por raspagem de superfícies, e a cinemática das estruturas bucais de *Phasmahyla* são ainda desconhecidos. Entretanto, pelo grau de desenvolvimento dos feixes de músculos do *mandibulolabialis* ao longo do disco oral, é possível que este músculo atue em toda a extensão dessa estrutura, permitindo movimentos complexos durante os mecanismos de alimentação. Além de auxiliar na alimentação, um disco oral como este pode também servir como uma estrutura de aderência em superfícies submersas, como já foi demonstrado para outras linhagens de anfíbios que são neustônicas (Zeng, 2021).

Os músculos elevadores mandibulares são responsáveis pelo fechamento da mandíbula, contribuindo para o fechamento da boca, e estão associados principalmente com a alimentação, não sendo ativos durante a irrigação normal das brânquias (Sedra, 1950; Gradwell, 1972; Larson & Reilly, 2003). O músculo *levator mandibulae longus superficialis*, que tem origem na margem externa da barra subocular e inserção na região dorso medial da cartilagem de Meckel é ativo principalmente durante a alimentação, gerando ações vigorosas de fechamento da boca (Larson & Reilly, 2003). Nas espécies em estudo, foi observado que a região de origem desse músculo se localiza sobre o músculo *levator mandibulae longus profundos* em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*, sendo menos robustos e separados na região de inserção posterior em *P. jandaia*. A menor robustez desses músculos em *P. jandaia* pode indicar uma menor importância da ação da mandíbula inferior no mecanismo filtrador de alimentação dessa espécie. Por outro lado, a sobreposição e a maior robustez do *levator mandibulae longus superficialis* e *levator mandibulae longus profundos* em *P. ayeaye*, *P. burmeisteri*, aqui estudados, e *P. sauvagii*, *P. azureus* (Vera Candioti, 2007) e *P. hypochondrialis* (Alcalde, 2005) pode indicar um maior uso desses músculos para os mecanismos de alimentação, como o de raspagem de superfícies submersas.

Os músculos *interhyoideus* e *orbitohyoideus* estão associados respectivamente a elevação e depressão da cavidade bucal nos ciclos de bombeamento bucal (Satel & Wassersug 1981; Larson & Reilly, 2003). Esses dois músculos estão envolvidos nas duas principais fases do bombeamento bucal. A primeira fase é a de ingestão, que ocorre quando o *orbitohyoideus* é contraído. Esse músculo se insere no processo muscular do palatoquadrado e na região lateral do ceratohial. Quando contraído, ele gira a cartilagem ceratohial no ponto de articulação com o palatoquadrado, o que abaixa a cavidade bucal gerando, conseqüentemente, a sucção que puxa água e comida para dentro da boca

(Gradweel, 1972; Satel & Wassersug, 1981; Larson & Reilly, 2003). A segunda fase é a de expulsão da água e ocorre quando o *interhyoideus* se contrai e gera a elevação da cavidade bucal e fechamento da boca. Com essa contração o conteúdo que está na boca é empurrando para a faringe posteriormente e pelos cestos branquiais (Gradweel, 1972; Satel & Wassersug, 1981; Larson & Reilly, 2003). Satel & Wassersug (1981) estudaram a correlação da robustez desses dois músculos e a força que é produzida nas fases de depressão e elevação durante o bombeamento bucal com a ecologia dos girinos. Nesse estudo foi observado que girinos micrófagos apresentam alta razão de IH/OH. A fase de ingestão nesses girinos é fraca pois o alimento microscópico não gera resistência para ser obtido. Essas espécies também possuem cestos brânquias grandes (Satel & Wassersug (1981). Por outro lado, girinos macrófagos possuem baixa razão de IH/OH, por se alimentarem de presas ou itens alimentares maiores. Esse tipo de alimento requer uma grande força de sucção e por isso, a musculatura depressora desses girinos é mais robusta (Satel & Wassersug (1981). Girinos generalistas apresentam razão IH/OH com valores intermediários (Satel & Wassersug, 1981). Vera Candiotti (2007) classificou as espécies *P. guttata*, *P. boliviana*, *P. azureus*, *P. sauvagii* como generalistas e com razão IH/OH intermediários.

No presente estudo, foi observado que o músculo *interhyoideus* /do que em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* que possuem esse músculo mais delgado. A maior robustez nesse músculo em *P. jandaia*, pode estar relacionada a um maior hábito filtrador de partículas em suspensão na coluna d'água, do que as outras espécies já estudadas na família Phyllomedusidae, que são raspadoras de superfície (McDiarmid & Altig, 1999). Com relação ao *orbitohyoideus*, foi observado que ele é mais robusto em *P. ayeaye*, *P. burmeisteri* (presente estudo); *P. sauvagii*, *P. azureus* (Vera Candiotti, 2007) e *P. hypochondrialis* (Alcalde, 2005) em comparação com *P. jandaia*. Essa característica

muscular apresenta correlação com a morfologia esquelética. Nesse sentido, o processo muscular, ao qual está inserido o *orbitohyoideus*, é menor nos girinos de *P. jandaia* e mais robusto nos girinos de *P. ayeaye*, *P. burmeisteri* (presente estudo), *P. sauvagii*, *P. azureus* (Vera Candiotti, 2007) e *P. hypochondrialis* (Alcalde, 2005). Além disso, o processo lateral do ceratohial que é o local de inserção ventral do *orbitohyoideus* é relativamente mais curto nos girinos alimentadores de suspensão (Wassersug & Hoff, 1979; Vera Candiotti, 2007), o que é consistente com o menor tamanho desse músculo nos girinos de *P. jandaia*.

No que diz respeito aos músculos que fazem parte do complexo “angulares”, o *suspensorioangularis*, *hyoangularis* e *quadratoangularis* estão envolvidos em uma ampla abertura da boca e com os mecanismos de alimentação (Gradweel, 1972; Larson & Reilly, 2003). Desses músculos, a principal variação observada foi no *suspensorioangularis*. As fibras desse músculo ocupam aproximadamente a metade inferior do processo muscular em *P. ayeaye*, *P. burmeisteri* (presente estudo), *P. sauvagii*, *P. azureus* (Vera Candiotti, 2007; presente estudo) e *P. hypochondrialis* (Alcalde, 2005), enquanto em *P. jandaia* as fibras ocupam apenas uma pequena parte da região anterior inferior do processo muscular do palatoquadrado. O *suspensorioangularis* é ativo principalmente durante ciclos de hiperinspiração e hiperexpiração causando aberturas extremas da boca nos ciclos de irrigação exageradas (Gradweel, 1972; Larson & Reilly, 2003). Dessa forma, a maior extensão desse músculo em *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*, aqui estudados, *P. sauvagii* e *P. azureus* (Vera Candiotti, 2007), e *P. hypochondrialis* (Alcalde, 2005), pode estar correlacionada a uma abertura bucal mais ampla. Futuros estudos são necessários para investigar se essas espécies, que são tipicamente raspadoras, possuem uma abertura bucal realmente mais ampla em comparação com girinos filtradores.

4.4. Ontogenia dos músculos cranianos

A metamorfose dos anfíbios é marcada pela ocorrência de mudanças drásticas na morfologia musculoesquelética. Nesse período, muitos músculos que eram presentes nas larvas pré-metamórficas desaparecem durante o desenvolvimento ou se diferenciam na musculatura de adultos (Cannatella, 1999; Haas, 2001; Ziermann, 2019). Por isso, frequentemente a terminologia da musculatura larval é diferente da adotada para os adultos (e.g. Haas, 2001; Ziermann & Diogo, 2014; Porro & Richards, 2017; Ziermann, 2019; Kunisch, 2021). Essas mudanças na musculatura que ocorrem durante o desenvolvimento, principalmente durante a metamorfose, dificultam homologar estruturas musculares entre estágios diferentes. Uma maneira de contornar essa dificuldade é através da observação do desenvolvimento dos músculos ao longo da ontogenia (Haas, 2001; Ziermann & Diogo, 2014; Ziermann, 2019). No entanto, as informações sobre mudanças ontogenéticas que ocorrem durante o desenvolvimento das larvas dos anfíbios anuros são escassas (e.g., Haas, 2001; Faivovich et al., 2011; Ziermann & Diogo, 2014; Ziermann, 2019), isso porque as descrições musculares de girinos são realizadas, principalmente, com base em estágios de desenvolvimento intermediários.

Na família Phyllomedusidae, informações sobre ontogenia de músculos cranianos estão presentes para as espécies *Pithecopus azureus*, *Phyllomedusa boliviana* apenas para a musculatura submandibular (Faivovich et al., 2011). No presente estudo, as principais variações ontogenéticas encontradas foram nos músculos do arco mandibular e hióide, nos quais focaremos as discussões.

A musculatura do arco mandibular de *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* é uma das que sofrem maiores mudanças ao longo do desenvolvimento dos girinos. O *mandibulolabialis* é um músculo exclusivo da fase larval e desaparece com a absorção do disco oral, podendo ser perdido (de Jongh 1968) ou talvez incorporado ao *intermandibularis* (Sedra, 1950). Geralmente o disco oral dos girinos é absorvido

completamente no estágio 42, sendo o *mandibulolabialis* perdido nesse momento. Esse padrão foi observado em *P. ayeaye* (presente estudo) *P. azureus* e *P. boliviana* (Faivovich et al., 2011). No gênero *Phasmahyla*, características da ontogenia externa foram descritas para os girinos das espécies *P. cruzi* e *P. guttata* (Costa, 2009; Costa et al, 2008). Diferente disso, foi observado em girinos de *P. jandaia* (presente estudo), *P. cruzi*, *P. guttata* e *P. lisbella* (Costa, 2009; Costa et al., 2008, Pereira et al., 2018) que o disco oral cresce até o estágio 41, estágio a partir do qual começa a ser reduzido, sendo completamente perdido no estágio 43. Nos girinos de *P. jandaia* foi observado que o *mandibulolabialis* ainda está presente, mesmo que de forma reduzida no estágio 42, sugerindo que o disco oral pode ser funcional nesse estágio nos girinos do gênero *Phasmahyla*.

Os músculos *submentalis*, *intermandibularis* e *interhyoideus* formam a musculatura superficial da gula (Faivovich et al. (2011). O *submentalis* é um músculo curto que se estende entre a região ventromedial da cartilagem infrarrostral e é observado a partir do estágio 42. O *intermandibularis* muda sua configuração geral acompanhando o alongamento e a rotação da mandíbula, adquirindo elementos apicais e posteriores laterais suplementares ao longo de seu desenvolvimento. Esses elementos são feixes que se originam a partir do elemento principal do músculo. Faivovich et al. (2011) descreveram esse músculo e suas variações morfológicas para adultos de espécies de filomedusídeos pertencentes aos gêneros *Phyllomedusa*, *Agalychnis*, *Cruziohyla*, *Phasmahyla*, *Phrynomedusa*, *Pithecopus*, incluindo indivíduos adultos das espécies *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. O *interhyoideus* é formado por fibras paralelas nos girinos *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*, não apresentando grandes variações ao longo do desenvolvimento. No entanto, no estágio 44 em *P. jandaia* e *P. burmeisteri* já é possível observar as diferenciações nos elementos suplementares. Nesse estágio, o

músculo adquire uma orientação posterior na região de inserção com os ceratohiais e a distância com o *intermandibularis* é diminuída. Em *P. azureus* e *P. boliviana* a fusão do elemento principal do *intermandibularis* com a borda anterior do *interhyoideus* começa no estágio 45 (Faivovich et al., 2011).

Os músculos mandibulares elevadores da mandíbula presente nas larvas dos anuros são degenerados durante a metamorfose, onde todas as fibras são substituídas por novos mioblastos (Haas, 2001). Haas (2001) estudou o destino metamórfico e pós-metamórfico dos músculos elevadores em algumas espécies de anuros. Ele observou que em nenhuma das séries ontogenéticas analisadas era possível distinguir o *levator mandibulae externus superficialis* do *externus profundus*, sendo possível que exista apenas um único músculo externo após a metamorfose. Da mesma maneira, nos imagos de *P. jandaia* e *P. burmeisteri* não foi possível observar os dois músculos externos distintos no estágio 44. Com relação aos outros músculos que formam o complexo elevadores da mandíbula, as variações encontradas nos estágios metamórficos em comparação aos larvais estão principalmente relacionadas à robustez dos músculos e ao posicionamento de acordo com a inserção na mandíbula. Os músculos *levator mandibulae longus superficialis* e *profundus* e o *internus* formam um grupo de músculos que se inserem na região medial da mandíbula. Em *P. jandaia*, nos estágios 43 e 44, a robustez desses músculos é bastante diminuída. Os músculos *levator mandibulae lateralis* e *externos*, por sua vez, se inserem lateralmente na mandíbula assim como descrito por Haas (2001). Além disso, é possível que tendões dos músculos que se inseriam na mandíbula superior durante a maior parte do desenvolvimento, se inseriam na mandíbula inferior durante a metamorfose, devido a degeneração da suprarrostral.

Os músculos *orbitohyoideus* e *suspensoriohyoideus* e os músculos do grupo angulares *hyoangularis*, *suspensorioangularis* e *quadratoangularis* estão presentes nos

estágios metamórficos das espécies *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri* e não apresentam muitas variações. Na fase adulta, esses músculos compõem a musculatura depressora da mandíbula (Ziermann, 2019).

4.5. Convergência evolutiva do disco oral umbeliforme em girinos

As características mais marcantes na morfologia dos girinos do gênero *Phasmahyla* estão presentes na sua região rostral, em associação com o disco oral umbeliforme posicionado dorsalmente, característica única dentro da família Phyllomedusidae. O disco oral umbeliforme é uma sinapomorfia do gênero *Phasmahyla* (Faivovich et al., 2005) e evoluiu de forma convergente em girinos de outras seis famílias de anuros (Dias et al., 2018, 2021). Esses discos orais modificados em funil apresentam variações em relação tamanho, forma e posição relativa ao corpo do girino. Em *Leptodactylodon* Anderson, 1903 (Arthroleptidae), o disco oral é terminal (Mapouyat et al., 2014); em *Duellmanohyla* Campbell & Smith, 1992 (Hylidae), é ventral (Duellman, 1970); em alguns girinos de *Silverstoneia* Grant, Frost, Caldwell, Gagliardo, Haddad, Kok, Means, Noonan, Schargel e Wheeler, 2006 (Dendrobatidae) é anteroventral (Grant et al., 2006, 2017; Dias et al., 2021); sendo dorsal em *Mantidactylus* Boulenger, 1895 (Mantellidae) (Grosjean et al., 2011), *Microhyla* Tschudi, 1838 (Microhylidae) (Chou & Lin, 1997; Galoyan, 2017), *Megophrys* Kuhl, 1822 (Megophryidae) (Leong & Chou, 1998; Grosjean, 2003; Li et al., 2011; Oberhummer et al., 2014) e em *Phasmahyla* (Phyllomedusidae) (Bokermann & Sazima, 1978; Cruz, 1990; Faivovich et al., 2005).

O disco oral umbeliforme é geralmente associado a uma adaptação ao hábito neustônico, que consiste na filtragem de partículas alimentares presentes na superfície da água (McDiarmid & Altig, 1999). Esse hábito já foi observado em girinos de *Phasmahyla* e *Megophrys montanae* Kuhl & Van Hasselt, 1822 (Hoff et al., 1999; Costa et al., 2008). Como uma particularidade, os girinos do gênero *Silverstoneia* foram observados se

alimentando na superfície da água girando seu disco oral ventral, permanecendo com abdome voltado para cima (Savage, 1968, 2002). No entanto, diferente da função para alimentação superficial, em girinos de outros gêneros como *Duellmanohyla*, *Leptodactylodon* e *Mantidactylus* que são bentônicas, o uso o disco oral umbeliforme é sugerido para alimentação em substratos intersticiais, e para respiração aérea por viverem em ambientes mais estagnados (Savage, 2002; Mapouyat et al., 2014; Grosjean et al., 2011). Recentemente, foi reportado que girinos de *Brachytarsophrys chuannanensis* Fei et al., 2001 (Megophryidae) utilizam o disco oral ativamente na sucção de superfícies submersas, evitando, potencialmente, o deslocamento em ambientes de fluxo dinâmico, em riachos de montanha (Zeng, 2021).

A morfologia interna para girinos de disco oral umbeliforme ainda é pouco explorada. Na anatomia da cavidade bucal algumas características, como a presença de uma crista distinta em forma de gama na arena pré-narina em espécies do gênero *Silverstoneia* (Wassersug, 1980; Dias et al., 2021), *Duellmanohyla*, *Megophrys*, *Microhyla* (Wasserdug, 1980) e em *Phasmahyla* (Dias et al., 2018), também evoluíram de forma convergente nesses girinos.

Para a morfologia do esqueleto craniano, até o momento sabe-se que os girinos de *Phasmahyla* (Dias et al., 2018), *Megophrys* (Ramaswami, 1943) e *Silverstoneia* (Dias et al., 2021) apresentam modificações no esqueleto rostral em associação com o disco oral umbeliforme, como cartilagem suprarrostral girada dorsalmente e cornos trabeculares curtos. Entretanto, apenas em *Phasmahyla* foi observado que a mandíbula inferior também possui uma rotação dorsal (Dias et al., 2018; presente estudo). Essas características nas cartilagens da região rostral de *Phasmahyla*, podem ser responsáveis pelo posicionamento dorsal do disco oral umbeliforme nos girinos do gênero.

Em relação aos girinos neustônicos, que tiveram a morfologia da musculatura craniana descrita, *Silverstoneia* (Dias et al., 2021), *Megophrys montanae* (Haas, 2003) e *P. jandaia* (presente estudo), não foram encontradas características musculares similares que possam ser consideradas convergências. Na morfologia da musculatura craniana de *P. jandaia* foram identificadas características únicas como, *mandibulolabialis* bastante desenvolvido, *levator mandibulae longus superficialis* e *levator mandibulae longus profundus* com inserções separadas na barra subocular, *suspensorioangularis* com inserção restrita a região anterior inferior do processo muscular do palatoquadrado, e *interhyoideus* robustos, que podem ser possíveis sinapomorfias para o gênero *Phasmahyla*.

Ainda se faz necessário o conhecimento da morfologia interna das diferentes linhagens de girinos neustônicos para analisar em que grau as convergências na morfologia externa do disco oral refletem na anatomia do esqueleto, musculatura e outros sistemas anatômicos larvais.

5. CONCLUSÃO

A partir da análise morfológica comparativa de *Phasmahyla jandaia* em relação a outros representantes de Phyllomedusidae, *Pithecopus ayeaye* e *Phyllomedusa burmeisteri*, foi possível levantar similaridades na morfologia musculoesquelética entre essas espécies, corroborando sinapomorfias larvais conhecidas para a família. Por outro lado, algumas diferenças importantes foram encontradas em *Phasmahyla jandaia*, principalmente relacionadas ao disco oral umbeliforme posicionado dorsalmente.

As características únicas no condrocânio larval de *Phasmahyla* que podem ser sinapomorfias para o gênero são: 1) cartilagem suprarrostral posicionadas dorsalmente; 2) cornos trabeculares curtos e com ausência de curvatura; 3) processo articular do palatoquadrado alongado voltado para o dorso; 4) processo muscular do palatoquadrado

fino; 5) cartilagens de Meckel e infrarrostrais com inclinação dorsal; 6) ceratohiais robustos, com ampla superfície; 7) processos anteriores do ceratohial menos destacados; 8) processos laterais do ceratohial voltados posteriormente.

Alguns outros caracteres presentes na morfologia do condrocrânio dos girinos de *Phasmahyla* que são possivelmente importantes para a sistemática da família Phyllomedusidae, pois variam entre os gêneros da família são: 1) configuração dos corpos da cartilagem suprarrostral; 2) presença ou ausência do processo pseudopterigoide.

Na morfologia da musculatura craniana de *P. jandaia* as principais diferenças em comparação com as espécies da família Phyllomedusidae, que podem ser possíveis sinapomorfias musculares para o gênero *Phasmahyla*, são: 1) *mandibulolabialis* bastante desenvolvido; 2) *interhyoideus* robustos; 3) *levator mandibulae longus superficialis* e *levator mandibulae longus profundus* com inserções separadas na barra subocular; 4) *suspensorioangularis* com inserção restrita a região anterior inferior do processo muscular do palatoquadrado.

Na ontogenia musculoesquelética craniana foi possível observar que características relacionadas à direção dorsal da região rostral nos girinos de *P. jandaia* se mantem ao longo do desenvolvimento em algumas estruturas, como: 1) retenção do funil bucal e músculos *mandibulolabialis* até o estágio 42; 2) projeção anterior da mandíbula inferior nos estágios 42 e 43; 3) leve inclinação ântero dorsal da face da premaxila nos estágios 43 e 44.

Ainda são necessários estudos sobre a anatomia e ontogenia na musculoesquelética craniana com as demais espécies pertencentes ao gênero *Phasmahyla* e com os outros gêneros da família Phyllomedusidae para que se tenha uma maior compreensão de como é a variação na morfologia interna nos girinos desta família.

6. REFERÊNCIAS

- Alcalde, L. (2005). Descripción de la musculatura craneana en larvas de anuros de las familias Hylidae y Leptodactylidae. *Revista del Museo de La Plata*, 16(168), 1-12.
- Altig, R., & McDiarmid, R. W. (1999). *Body plan: development and morphology*. In: McDiarmid RW, Altig R, eds. *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. Chicago: University of Chicago Press, 24–51.
- Altig, R., & McDiarmid, R. W. (Eds.). (1999). *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. University of Chicago Press.
- Andersson, L. G. (1903). Neue batrachier aus kamerun, von den herren dr. Y. sjöstedt und dr. R. jungner gesammelt. *Verh. zool. bot. Ges. Wien*, 53, 141-145.
- Arenas-Rodríguez, A., Vargas, J. F. R., & Hoyos, J. M. (2018). Comparative description and ossification patterns of *Dendropsophus labialis* (Peters, 1863) and *Scinax ruber* (Laurenti, 1758) (Anura: Hylidae). *PeerJ*, 6, e4525. <https://doi.org/10.7717/peerj.4525>
- Barrionuevo, J. S. (2018). Growth and cranial development in the Andean frogs of the genus *Telmatobius* (Anura: Telmatobiidae): Exploring the relation of heterochrony and skeletal diversity. *Journal of morphology*, 279(9), 1269-1281. <https://doi.org/10.1002/jmor.20855>
- Bokermann, W. C. (1966). A new *Phyllomedusa* from southeastern Brazil. *Herpetologica*, 293-297.
- Bokermann, W. C. A., & Sazima, I. (1978). Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 4: Descrição de *Phyllomedusa jandaia* sp. n. (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 38(4), 927-930.
- Boulenger, G. A. (1882). Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum. Second Edition. London: Taylor and Francis.
- Boulenger, G. A. (1882). *Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the collection of the British Museum*. order of the Trustees.
- Boulenger, G. A. (1895). LII.— On a genus of frog's peculiar to Madagascar. *Journal of Natural History*, 15(89), 450-450.
- Boulenger, G. A. (1902). LIV.— Descriptions of new batrachians and reptiles from the Andes of Peru and Bolivia. *Journal of Natural History*, 10(59), 394-402.
- Campbell, J. A., & Smith, E. N. (1992). A new frog of the genus *Ptychohyla* (Hylidae) from the Sierra de Santa Cruz, Guatemala, and description of a new genus of Middle American stream-breeding treefrogs. *Herpetologica*, 153-167.
- Cannatella, D. (1999). Architecture: cranial and axial musculoskeleton. *Tadpoles: the biology of anuran larvae*, 52-91.

- Carr, K. M., & Altig, R. (1991). Oral disc muscles of anuran tadpoles. *Journal of Morphology*, 208(3), 271-277. <https://doi.org/10.1002/jmor.1052080304>
- Carvalho-e-Silva, A. M. P. T., Silva, G. D., & Carvalho-e-Silva, S. D. (2009). A new species of *Phasmahyla* Cruz, 1990 from the Atlantic Forest in the state of Rio de Janeiro, Brazil (Amphibia, Hylidae, Phyllomedusinae). *Zootaxa*, 2120(2009), 15-26. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2120.1.3>
- Chou, W. H., & Lin, J. Y. (1997). Tadpoles of Taiwan. *National Museum of Natural Science*, 7, 1–98.
- Cope, E. D. (1862). Catalogues of the reptiles obtained during the explorations of the Parana, Paraguay, Vermejo and Uruguay Rivers, By Capt. Thos. J. Page, USN; and of those procured by Lieut. N. Michler, US Top. Eng., Commander of the expedition conducting the survey of the Atrato River. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 346-594.
- Cope, E. D. (1864). Contributions to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of natural Sciences of Philadelphia*, 166-176.
- Cope, E. D. (1866). *On the structures and distribution of the genera of the arciferous Anura*.
- Costa, P. N. (2009). Egg clutch and larval development of *Phasmahyla cruzi* Carvalho-e-Silva, Silva and Carvalho-e. *Silva*, 221-228.
- Costa, P. N. D., & Carvalho e Silva, A. M. P. T. D. (2008). Ontogenia e aspectos comportamentais da larva de *Phasmahyla guttata* (Lutz, 1924) (Amphibia, Anura, Hylidae). *Biota Neotropica*, 8, 219-224. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032008000400022>
- Cruz, C. A. G. (1980). Descrição de uma nova espécie de Phyllomedusinae do Estado do Espírito Santo, Brasil. *Rev. Bras. Biol. = Braz. J. Biol.*, 40(4), 683-687.
- Cruz, C. A. G. (1982). Conceituação de grupos de espécies de Phyllomedusinae brasileiras com base em caracteres larvários (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arquivo da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro*. 5, 147–171.
- Cruz, C. A. G. (1990). Sobre as relações intergenéricas de Phyllomedusinae da Floresta Atlântica (Amphibia, Anura, Hylidae). *Rev. Brasil. Biol.* 50(3), 709-726.
- Cruz, C. A. G., Napoli, M. F., & Fonseca, P. M. (2008). A new species of *Phasmahyla* Cruz, 1990 (Anura: Hylidae) from the state of Bahia, Brazil. *south american Journal of herpetology*, 3(3), 187-195.
- Cruz, C. A., Feio, R., & Nascimento, L. (2008). A new species of *Phasmahyla* Cruz, 1990 (Anura: Hylidae) from the Atlantic rain forest of the states of Minas Gerais and Bahia, Brazil. *Amphibia-reptilia*, 29(3), 311-318.
- Daudin, F. M. (1800). Histoire Naturelle des Quadrupèdes Ovipares. Livraison 2. *Marchant et Cie, Paris*.

- de Jongh, H. J. (1968). *Functional morphology of the jaw apparatus of larval and metamorphosing Rana temporaria L.* Brill Archive. 18, 1-103.
- de Sá, R., & Lavilla, E. O. (1996). Características de la osificación craneal en *Phyllomedusa boliviana* (Anura: Hylidae). *Cuadernos de Herpetología*, 9.
- Dias, P. H. D. S., Anganoy-Criollo, M., Rada, M., & Grant, T. (2021). The tadpoles of the funnel-mouthed dendrobatids (Anura: Dendrobatidae: Colostethinae: *Silverstoneia*): external morphology, musculoskeletal anatomy, buccopharyngeal cavity, and new synapomorphies. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(3), 691-717. <https://doi.org/10.1111/jzs.12455>
- Dias, P. H. S., Mongin-Aquino, M., Candiotti, F. V., de Carvalho, A. M. P. T., & Baêta, D. (2018). Internal larval morphology of two species of shining leaf frogs (Anura: Phyllomedusidae: *Phasmahyla*). *South American Journal of Herpetology*, 13(1), 44-53. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-16-00055.1>
- Duellman, W. E. (1970). The hylid frogs of Middle America. Monograph of the Museum of Natural History, the University of Kansas 1: 1–753.
- Duellman, W. E., & Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Duellman, W. E., Marion, A. B., & Hedges, S. B. (2016). Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). *Zootaxa*, 4104(1), 1-109. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4104.1.1>
- Fabrezi, M., & Lavilla, E. O. (1992). Estructura del condrocáneo y esqueleto hiobranquial en larvas de algunos hílidos neotropicales (Anura: Hylidae). *Acta Zoológica Lilloana*, 41, 155-164.
- Faivovich, J. et al. (2010). The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). *Cladistics*, 26(3), 227-261. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2009.00287.x>
- Faivovich, J., Baêta, D., Candiotti, F. V., Haddad, C. F. B., & Tyler, M. J. (2011). The submandibular musculature of Phyllomedusinae (Anura: Hylidae): A reappraisal. *Journal of Morphology*, 272(3), 354-362. <https://doi.org/10.1002/jmor.10919>
- Faivovich, J., Haddad, C. F., Garcia, P. C., Frost, D. R., Campbell, J. A., & Wheeler, W. C. (2005). 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*, 2005(294), 1-240. <http://dx.doi.org/10.5531/sd.sp.12>
- Fei, L., & Ye, C. Y. (2001). *The colour handbook of the amphibians of Sichuan*. China Forestry Publishing House.
- Frost, D. R. (2021). Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1 (20.04.2021). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. *American Museum of Natural History, New York, USA*.

- Funkhouser, A. (1957). A review of the neotropical tree-frogs of the genus *Phyllomedusa*. *Natural History Museum of Stanford University*, 5, 1-90.
- Galoyan, E. A. (2017). The phytotelm tadpoles of *Microhyla arboricola* (Anura: Microhylidae) from Vietnam, with comments on reproductive biology and development. *Zootaxa*, 4247(4), 413-428. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4247.4.4>
- Gomez-Mestre, I., Wiens, J. J., & Warkentin, K. M. (2008). Evolution of adaptive plasticity: risk-sensitive hatching in neotropical leaf-breeding treefrogs. *Ecological Monographs*, 78(2), 205-224. <https://doi.org/10.1890/07-0529.1>
- Gosner, K. L. (1960). A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16(3), 183-190.
- Gradwell, N. (1972). Gill irrigation in *Rana catesbeiana*. Part II. On the musculoskeletal mechanism. *Canadian Journal of Zoology*, 50(5), 501-521. <https://doi.org/10.1139/z72-070>
- Grant, T. et al. (2006). Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of natural History*, (299), 1-262. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2006\)299\[1:PSODFA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2006)299[1:PSODFA]2.0.CO;2)
- Grant, T. et al. (2017). Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives revisited (Anura: Dendrobatoidea). *South American Journal of Herpetology*, 12(s1). <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-17-00017.1>
- Grosjean, S. (2003). A redescription of the external and buccopharyngeal morphology of the tadpole of *Ophryophryne microstoma* Boulenger, 1903 (Megophryidae). *Alytes*, 21(1/2), 45.
- Grosjean, S., Strauss, A., Glos, J., Randrianiaina, R. D., Ohler, A., & Vences, M. (2011). Morphological and ecological uniformity in the funnel-mouthed tadpoles of Malagasy litter frogs, subgenus *Chonomantis*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 162(1), 149-183. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00667.x>
- Grosso, J. et al. (2019). Early ontogeny and sequence heterochronies in Leiuperinae frogs (Anura: Leptodactylidae). *PloS one*, 14(6), e0218733. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218733>
- Grosso, J. R., Pereyra, M. O., Candiotti, F. V., Maciel, N. M., & Baldo, D. (2020). Tadpoles of three species of the *Rhinella granulosa* group with a Reinterpretation of larval characters. *South American Journal of Herpetology*, 2020(15), 75-84. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-18-00053.1>
- Haas, A. (1996). Das larvale cranium von *Gastrotheca riobambae* und seine metamorphose (Amphibia, Anura, Hylidae). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 36, 33-162.
- Haas, A. (2001). Mandibular arch musculature of anuran tadpoles, with comments on homologies of amphibian jaw muscles. *Journal of Morphology*, 247(1), 1-33.

[https://doi.org/10.1002/1097-4687\(200101\)247:1%3C1::AID-JMOR1000%3E3.0.CO;2-3](https://doi.org/10.1002/1097-4687(200101)247:1%3C1::AID-JMOR1000%3E3.0.CO;2-3)

Haas, A. (2003). Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 19(1), 23-89.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2003.tb00405.x>

Hoff, K. S., Blaustein, A. R., McDiarmid, R., & Altig, R. (1999). Behavior: interactions and their consequences. In R. W. McDiarmid & R. Altig (Eds.), *Tadpoles the biology of anuran Larvae* (pp. 215–239). The University of Chicago Press.

Klinger-Strobel, M., Olsson, L., Glaw, F., & Müller, H. (2020). Development of the skeleton in the dwarf clawed frog *Pseudhymenochirus merlini* (Amphibia: Anura: Pipidae). *Vertebrate Zoology*, 70, 435-446. <https://doi.org/10.26049/VZ70-3-2020-12>.

Kuhl, H. (1822). *Uittreksels uit brieven van de heeren Kuhl en Van Hasselt, aan de heeren CJ Temminck, Th. van Swinderen, W. de Haan, DJ van Ewyck, H. Boie en ZE den Minister voor het Openbaar Onderwijs, de Nationale Nijverheid en de Kolonien*. [sn].

Kuhl, H., & Van Hasselt, J. C. (1822). Uittreksels uit brieven van de Heeren Kuhl en van Hasselt, aan de Heeren C. J. Temminck, Th. van Swinderen en W. de Haan. *Algemeene Konst-en Letter-Bode*, 7, 99–104.

Kunisch, S., Blüml, V., Schwaha, T., Beisser, C. J., Handschuh, S., & Lemell, P. (2021). Digital dissection of the head of the frogs *Calyptocephalella gayi* and *Leptodactylus pentadactylus* with emphasis on the feeding apparatus. *Journal of Anatomy*. <https://doi.org/10.1111/joa.13426>

Larson, P. M., & Reilly, S. M. (2003). Functional morphology of feeding and gill irrigation in the anuran tadpole: electromyography and muscle function in larval *Rana catesbeiana*. *Journal of Morphology*, 255(2), 202-214.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10054>

Leong, T. M., & Chou, L. M. (1998). Larval identity of the montane horned frog, *Megophrys longipes* (Boulenger) (Amphibia: Anura: Megophryidae). *Raffles Bulletin of Zoology*, 46, 471-476.

Li, C., Guo, X. G., & Wang, Y. Z. (2011). Tadpole types of Chinese megophryid frogs (Anura: Megophryidae) and implications for larval evolution. *Current Zoology*, 57(1), 93-100.

Lukas, P., & Olsson, L. (2020). Sequence of chondrocranial development in the oriental fire bellied toad *Bombina orientalis*. *Journal of morphology*, 281(6), 688-701.
<https://doi.org/10.1002/jmor.21138>

Lutz, A. (1924). Sur les rainettes des environs de Rio de Janeiro. *Comptes Rendus et Mémoires Hebdomadaires des Séances de la Société de Biologie et des ses Filiales*, 1, 241.

Lutz, B. (1950). Anfíbios Anuros da coleção Adolpho Lutz: V. locomoção e estrutura das extremidades Va. *Phyllomedusa* (P.) *burmeisteri distincta* A. lutz: Vb. *Aplastodiscus perviridis* A. Lutz. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 48, 599-637.

- Lutz, B. (1966). *Pithecopus ayeaye*, a new Brazilian hylid with vertical pupils and grasping feet. *Copeia*, 236-240.
- Mapouyat, L. et al. (2014). The tadpoles of nine Cameroonian *Leptodactylodon* species (Amphibia, Anura, Arthroleptidae). *Zootaxa*, 3765(1), 029-053. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3765.1.2>
- McDiarmid R.W., Altig R. (1999). *Research: material and technics*. Pp 7–23, In: McDiarmid RW, Altig R, eds. *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*, Chicago: University of Chicago Press, 7-23.
- Mertens, R. (1926). Herpetologische Mitteilungen VIII-XV. *Senckenbergiana Biologica*, 8(3/4), 137-155.
- Miranda-Ribeiro, A. D. (1923). As Phyllomedusas do Museu Paulista. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 1, 3-6.
- Nascimento, F. A., de Sá, R. O., & Paulo, C. D. A. (2021). Larval anatomy of monotypic painted ant nest frogs *Lithodytes lineatus* reveals putative homoplasies with the *Leptodactylus pentadactylus* group (Anura: Leptodactylidae). *Zoologischer Anzeiger*, 290, 135-147. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2020.12.003>
- Oberhummer, E., Barten, C., Schweizer, M., Das, I., Haas, A., & Hertwig, S. T. (2014). Description of the tadpoles of three rare species of megophryid frogs (Amphibia: Anura: Megophryidae) from Gunung Mulu, Sarawak, Malaysia. *Zootaxa*, 3835(1), 59-79. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3835.1.3>
- Pereira, E. A., Rocha, L. C. L., Folly, H., da Silva, H. R., & Santana, D. J. (2018). A new species of spotted leaf frog, genus *Phasmahyla* (Amphibia, Phyllomedusidae) from Southeast Brazil. *PeerJ*, 6, e4900. <https://doi.org/10.7717/peerj.4900>
- Peters, W. C. H. (1872). Über eine, zwei neue Gattungen enthaltende, Sammlung von Batrachiern des Hrñ. *Dr. O. Wucherer aus Bahia, so wie Über einige neue oder weniger bekannte Saurier*, 1, 768-774.
- Porro, L. B., & Richards, C. T. (2017). Digital dissection of the model organism *Xenopus laevis* using contrast-enhanced computed tomography. *Journal of Anatomy*, 231(2), 169-191. <https://doi.org/10.1111/joa.12625>
- Pyron, R. A., & Wiens, J. J. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular phylogenetics and evolution*, 61(2), 543-583. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.06.012>
- Roelants, K., Haas, A., & Bossuyt, F. (2011). Anuran radiations and the evolution of tadpole morphospace. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(21), 8731-8736. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100633108>
- Satel, S. L., & Wassersug, R. J. (1981). On the relative sizes of buccal floor depressor and elevator musculature in tadpoles. *Copeia*, 129-137. <https://doi.org/10.2307/1444047>
- Savage, J. M. (1968). The dendrobatid frogs of Central America. *Copeia*, 745-776. <https://www.jstor.org/stable/1441845>

Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. University of Chicago press.

Sedra, S. N. (1950). The metamorphosis of the jaws and their muscles in the toad, *Bufo regularis* Reuss, correlated with the changes in the animal's feeding habits. In *Proceedings of the Zoological Society of London*. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd. 405-449.

Senevirathne, G., Thomas, A., Kerney, R., Hanken, J., Biju, S. D., & Meegaskumbura, M. (2016). From clinging to digging: the postembryonic skeletal ontogeny of the Indian Purple Frog, *Nasikabatrachus sahyadrensis* (Anura: Nasikabatrachidae). *PLoS one*, 11(3), e0151114. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151114>

Sheil, C. A., & Alamillo, H. (2005). Osteology and skeletal development of *Phyllomedusa vaillanti* (Anura: Hylidae: Phyllomedusinae) and a comparison of this arboreal species with a terrestrial member of the genus. *Journal of Morphology*, 265(3), 343-368. <https://doi.org/10.1002/jmor.10362>

Tschudi, J. V. (1838). Classification der Batrachier mit Berücksichtigung der fossilen Thiere dieser Abtheilung der Reptilien. Petitpierre, Neuchâtel, 100 pp.

Vera Candioti, M. F. (2007). Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: systematic relevance and correlation with feeding habits. *Zootaxa*, 1600(1), 1-175. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1600.1.1>

Vera Candioti, M. F., Haas, A., Altig, R., & Peixoto, O. (2017). Cranial anatomy of the amazing bromeliad tadpoles of *Phyllodytes gyrinaethes* (Hylidae: Lophyohylini), with comments about other gastromyzophorous larvae. *Zoomorphology*, 136(1), 61-73. <https://doi.org/10.1007/s00435-016-0334-7>

Wagler, J. G. (1830). *Natürliches System der Amphibien: mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel: ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie*. JG Cotta.

Wassersug, R. (1980). Internal oral features of larvae from eight anuran families: functional, systematic, evolutionary, and ecological considerations. University of Kansas Museum of Natural History. *Miscellaneous Publications*. 68, 1-146. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.16230>

Wassersug, R. J. (1975). The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. *American Zoologist*, 405-417. <https://doi.org/10.1093/icb/15.2.405>

Wassersug, R. J. (1976). A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain technology*, 51(2), 131-134. <https://doi.org/10.3109/10520297609116684>

Wassersug, R. J.; Hoff, K. (1979). A comparative study of the buccal pumping mechanism of tadpoles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 12(3), 225-259. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1979.tb00056.x>

Wiens, J. J., Fetzner Jr, J. W., Parkinson, C. L., & Reeder, T. W. (2005). Hylid frog phylogeny and sampling strategies for speciose clades. *Systematic biology*, 54(5), 778-807. <https://doi.org/10.1080/10635150500234625>

Wiens, J. J., Graham, C. H., Moen, D. S., Smith, S. A., & Reeder, T. W. (2006). Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, 168(5), 579-596. <https://doi.org/10.1086/507882>

Wiens, J. J., Kuczynski, C. A., Hua, X., & Moen, D. S. (2010). An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55(3), 871-882. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.03.013>

Wild, E. R. (1999). Description of the chondrocranium and osteogenesis of the chacoan burrowing frog, *Chacophrys pierotti* (Anura: Leptodactylidae). *Journal of morphology*, 242(3), 229-246. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199912\)242:3%3C229::AID-JMOR3%3E3.0.CO;2-N](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199912)242:3%3C229::AID-JMOR3%3E3.0.CO;2-N)

Yildirim, E., & Kaya, U. (2014). Comparative skeletogenesis of the oriental tree frog *Hyla orientalis* (Anura: Hylidae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 253(5), 361-371. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.04.002>

Zeng, Y. (2021). Suction anchoring with an umbelliform oral disc by the surface-feeding tadpole of *Brachytarsophrys chuannanensis* Fei et al., 2001. *Herpetology Notes*, 14, 557-561. <http://orcid.org/0000-0002-2651-227X>

Ziermann, J. M. (2019). Diversity of heads, jaws, and cephalic muscles in amphibians. In *Heads, Jaws, and Muscles* (pp. 143-170). Springer, Cham.

Ziermann, J. M., & Diogo, R. (2014). Cranial muscle development in frogs with different developmental modes: direct development versus biphasic development. *Journal of Morphology*, 275(4), 398-413. <https://doi.org/10.1002/jmor.2022>

APÊNDICE A – Espécimes analisados

Espécie	Número voucher	Localidade	Número de indivíduos examinados	Estágio de desenvolvimento e número de indivíduos
<i>P. jandaia</i>	UFMG 301	Congonhas, Minas Gerais, Brasil	1	42
	UFMG 337	Congonhas, Minas Gerais, Brasil	18	26, 27, 28 (3), 29 32, 30 (2), 31 (2), 33, 34, 35 (2), 36, 40, 42
	UFMG 359	Congonhas, Minas Gerais, Brasil	10	37, 38, 39 (2), 42 (6)
	UFMG 363	Congonhas, Minas Gerais, Brasil	8	31, 32, 33, 34 (2), 37 (2), 41
	UFMG 375	Congonhas, Minas Gerais, Brasil	5	26, 27, 30 (2), 35
	UFMG 377	Congonhas, Minas Gerais, Brasil	13	26, 27, 28, 29, 30, 31 (2), 33, 35 (2), 36, 40, 42
	UFMG 508	Itabirito, Minas Gerais, Brasil	4	40 (2), 41 (2)

	UFMG 1767	Congonhas, Minas Gerais, Brasil	2	26, 42
	UFMG 2248	Rio Acima, Minas Gerais, Brasil	1	38
	UFMG 2340	Ouro Preto, Minas Gerais, Brasil	1	34
	UFMG 2591	Rio Acima, Minas Gerais, Minas Gerais, Brasil	6	43 (3), 44 (3)
<i>P. ayeaye</i>	UFMG 365	Ouro Branco/Ouro Preto, Minas Gerais, Brasil	18	26 (2), 27 (2), 28 (2), 29 (2), 30 (2), 36 (3), 37, 40 (2), 41, 42 (2), 43
	UFMG 885	Brumadinho, Minas Gerais, Brasil	3	35 (2), 37
<i>P. burmeisteri</i>	UFMG 538	Conceição do Mato Dentro, Minas Gerais, Brasil	17	25 (2), 26 (2), 27 (2), 28 (2), 29, 30, 31 (2), 33, 34 (2), 35 (2)
	UFMG 846	Catas Altas, Minas Gerais, Brasil	4	31 (2), 37 (2)

UFMG 863	Ouro Branco, Minas Gerais, Brasil	2	33, 36
UFMG 1948	Dores de Guanhães, Minas Gerais, Brasil	4	32, 34, 38, 40
UFMG 20628	Marina, Minas Gerais, Brasil	1	44

APÊNDICE B – Figuras 1 – 15

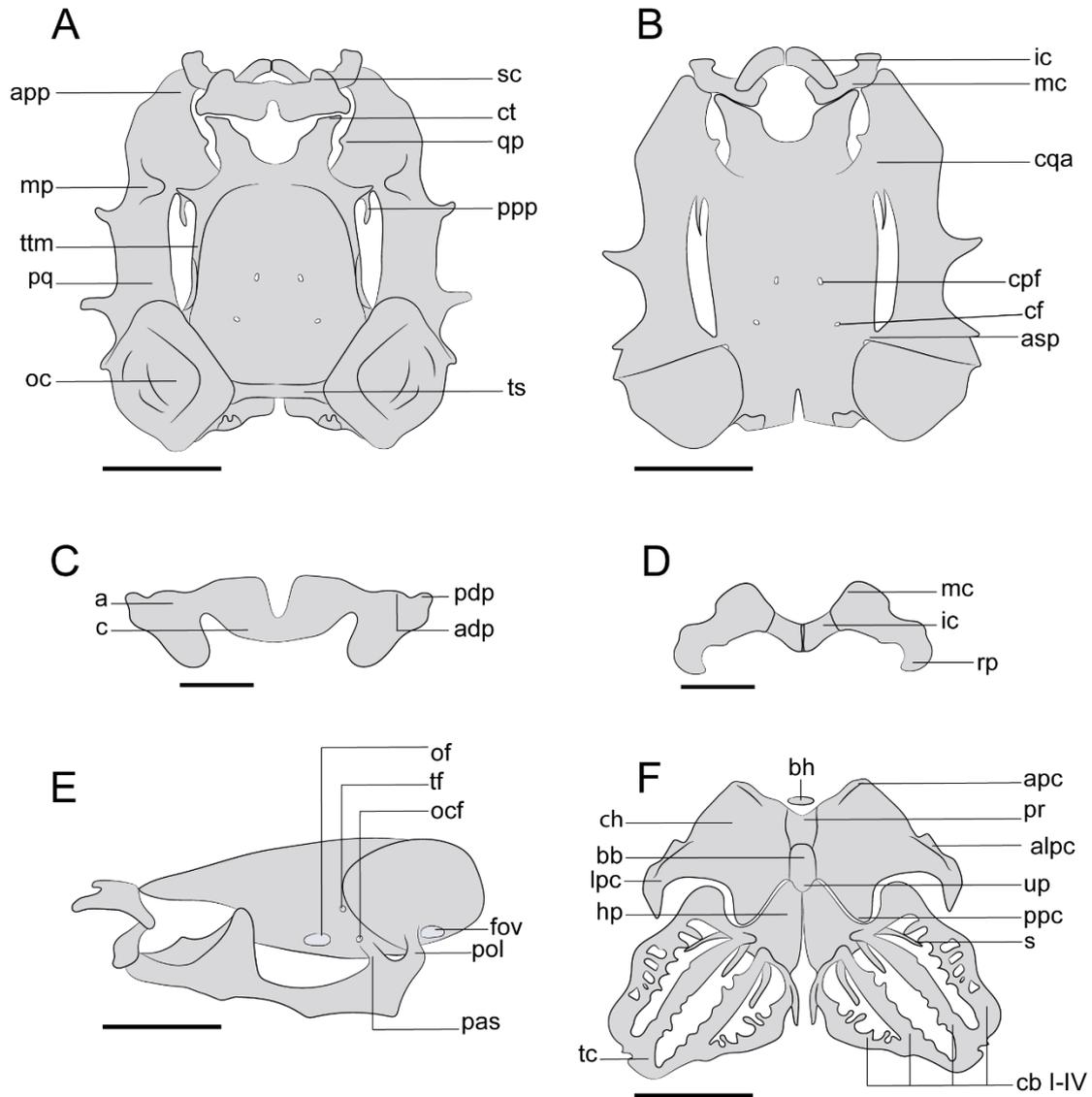


Figura 1 – Ilustração da morfologia do condrocrânio do girino de *P. jandaia* UFMG 363 no estágio 37 nas vistas dorsal (A), ventral com a cartilagem suprarrostral removida (B) e lateral (E). Detalhe para a cartilagem suprarrostral (C), cartilagens de Meckel e infrarrostral (D) e aparato hiobranquial (F). Abreviações: a = ala; adp = processo anterodorsal; alpc = processo anterolateral do ceratohial; apc = processo anterior do ceratohial; app = processo articular do palatoquadrado; asp = processo ascendente; bb = basibranquial; bh = basihial; c = corpo; cb (I-IV) = ceratobranquial; cf = forame carotico

primário; ch = ceratohial; cpf = forame craniopalatino; cqa = comissura quadratocranial anterior; ct = cornos trabeculares; fov = fenestra oval; hp = placa hipobranquial; ic = cartilagem infrarrostral; lpc = processo lateral do ceratohial; mc = cartilagem de Meckel; mp = processo muscular; oc = capsula ótica; ocf = forame oculomotor; of = forame óptico; pas = processo ascendente; pdp = processo posterodorsal; pol = processo ótico larval; ppc = processo posterior do ceratohial; ppp = processo pseudopterigoide; pq = palatoquadrado; pr = *pars reuniens*; qp = processo quadratoetmoide; rp = processo retroarticular; s (I – IV) = espicula; sb = barra subocular; sc = cartilagem suprarrostral; tc = comissura terminal; tf = forame trochlear; ts = *tectum synoticum*; ttm = *taeniae tecti marginales*; up = processo urobranchial. Barra da escala (A), (B), (E) e (F) = 2 mm e (C) e (D) = 1 mm.

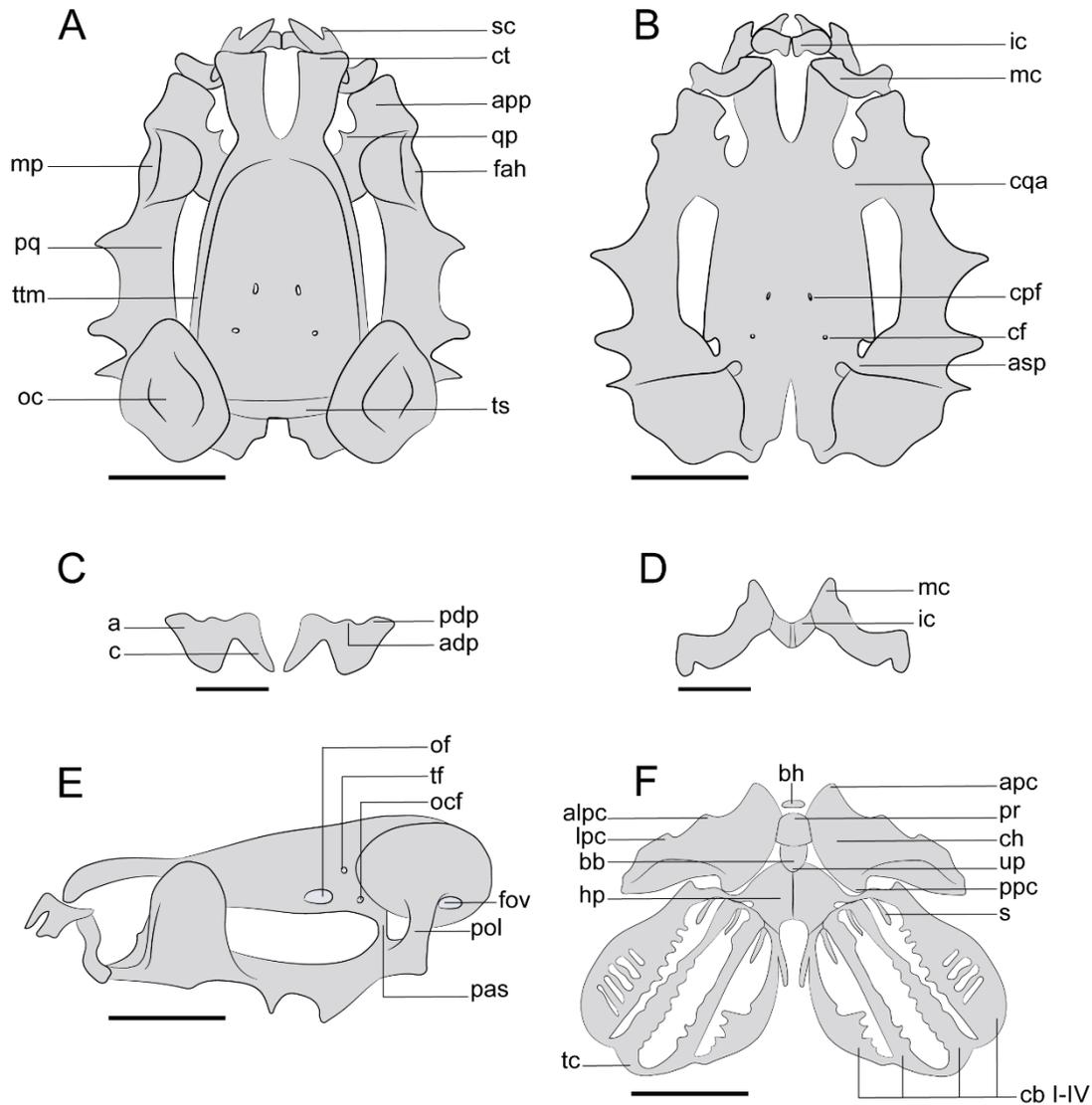


Figura 2 – Ilustração da morfologia do condrocrânio de *P. ayeaye* UFMG 365 no estágio nas vistas dorsal (A), ventral com a cartilagem suprarrostral removida (B) e lateral (E). Detalhe para a cartilagem suprarrostral (C), cartilagens de Meckel e infrarrostral (D) e aparato hiobranquial (F). Abreviações: a = ala; adp = processo anterodorsal; alpc = processo anterolateral do ceratohial; apc = processo anterior do ceratohial; app = processo articular do palatoquadrado; asp = processo ascendente; bb = basibranquial; bh = basihial; c = corpo; cb (I-IV) = ceratobranquial; cf = forame carotico primário; ch = ceratohial; cpf = forame craniopalatino; cqa = comissura quadratocranial anterior; ct = cornos trabeculares; fah = *facies articularis hyalis*; fov = fenestra oval; hp = placa hipobranquial;

ic = cartilagem infrarrostral; lpc = processo lateral do ceratohial; mc = cartilagem de Meckel; mp = processo muscular; oc = capsula ótica; ocf = forame oculomotor; of = forame óptico; pas = processo ascendente; pdp = processo posterodorsal; pol = processo ótico larval; ppc = processo posterior do ceratohial; pq = palatoquadrado; pr = *pars reuniens*; qp = processo quadratoetmoide; s (I – IV) = espícula; sb = barra subocular; sc = cartilagem suprarrostral; tc = comissura terminal; tf = forame trochlear; ts = *tectum synoticum*; ttm = *taeniae tecti marginales*; up = processo urobranchial. Barra da escala (A), (B), (E) e (F) = 2 mm e (C) e (D) = 1 mm

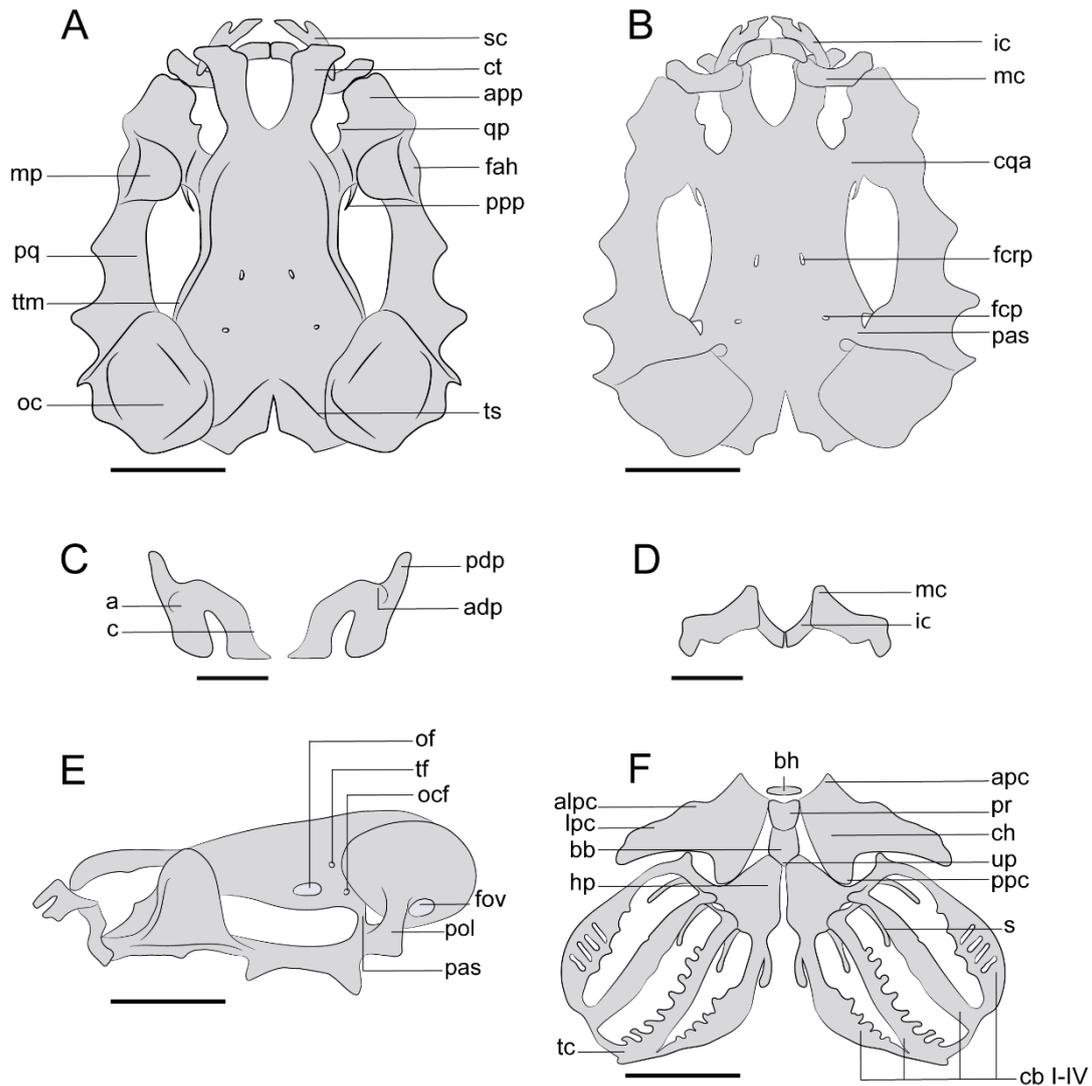


Figura 3 – Ilustração da morfologia do condrocânio de *P. burmeisteri* UFMG 1948 no estágio 37 nas vistas dorsal (A), ventral com a cartilagem suprarrostral removida (B) e lateral (E). Detalhe para a cartilagem suprarrostral (C), cartilagens de Meckel e infrarrostral (D) e aparato hiobranquial (F). Abreviações: a = ala; adp = processo anterodorsal; alpc = processo anterolateral do ceratohial; apc = processo anterior do ceratohial; app = processo articular do palatoquadrado; asp = processo ascendente; bb = basibranquial; bh = basihial; c = corpo; cb (I-IV) = ceratobranquial; cf = forame carotico primário; ch = ceratohial; cpf = forame craniopalatino; cqa = comissura quadratocranial anterior; ct = cornos trabeculares; fah = *facies articularis hyalis*; fov = fenestra oval; hp

= placa hipobranquial; ic = cartilagem infrarrostral; lpc = processo lateral do ceratohial; mc = cartilagem de Meckel ; mp = processo muscular; oc = cápsula ótica; ocf = forame oculomotor; of = forame óptico; pas = processo ascendente; pdp = processo posterodorsal; pol = processo ótico larval; ppc = processo posterior do ceratohial; ppp = processo pseudopterigoide; pq = palatoquadrado; pr = *pars reuniens*; qp = processo quadratoetmoide; s (I – IV) = espicula; sb = barra subocular; sc = cartilagem suprarrostral; tc = comissura terminal; tf = forame trochlear; ts = *tectum synoticum*; ttm = *taeniae tecti marginales*; up = processo urobranchial. Barra da escala (A), (B), (E) e (F) = 2 mm e (C) e (D) = 1 mm

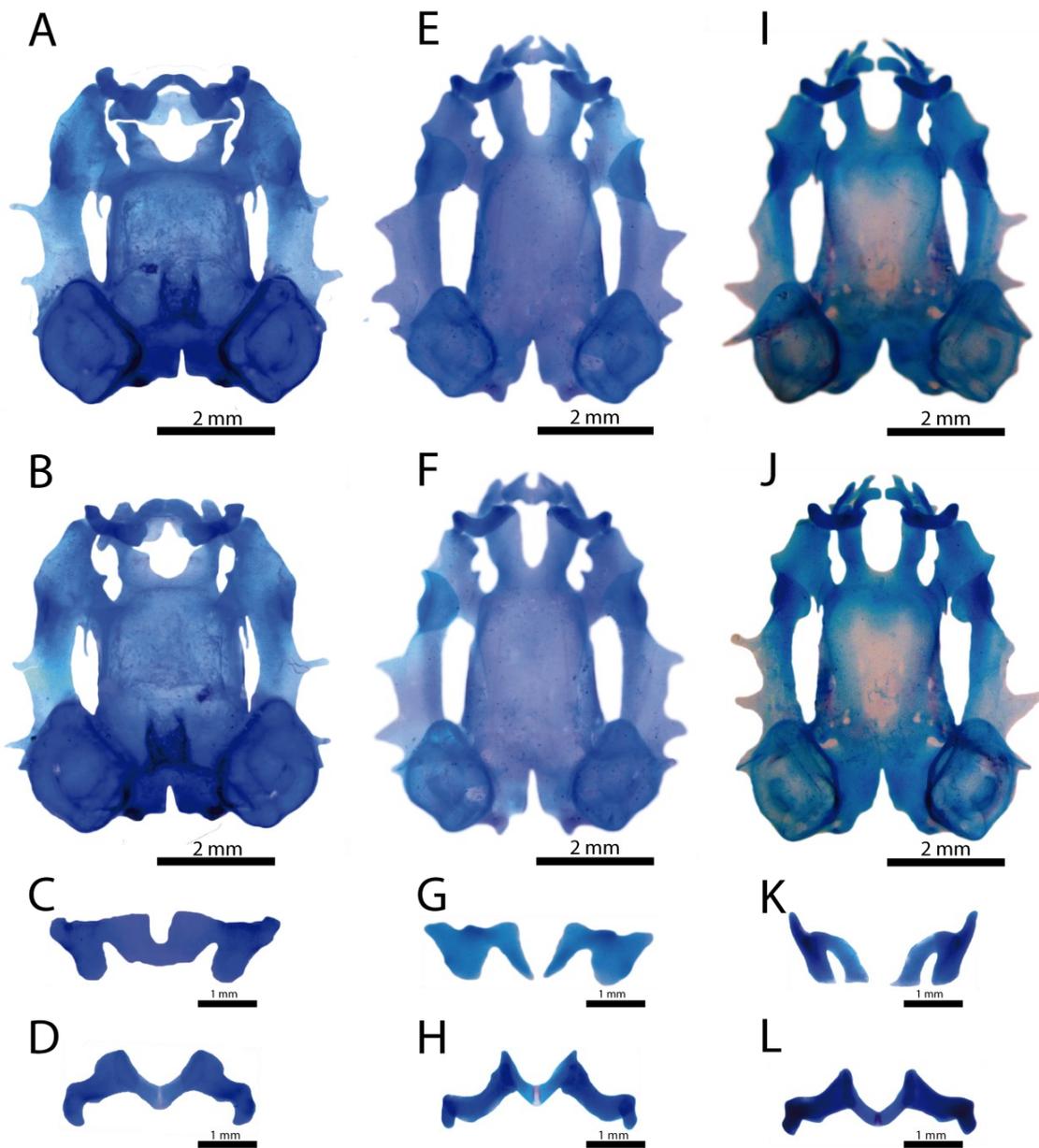


Figura 4 – Condrocrânio de *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. *P. jandaia* UFMG 363 no estágio 37, (A) vista dorsal, (B) ventral, (C) suprarrostral, e (D) cartilagens de Meckel e infrarrostral. *P. ayeaye* UFMG 365 no estágio 36, (E) vista dorsal, (F) ventral, (G) suprarrostral, e (H) cartilagens de Meckel e infrarrostral. *P. burmeisteri* UFMG 538, (I) vista dorsal, (J) ventral, (H) suprarrostral, e (L) cartilagens de Meckel e infrarrostral.

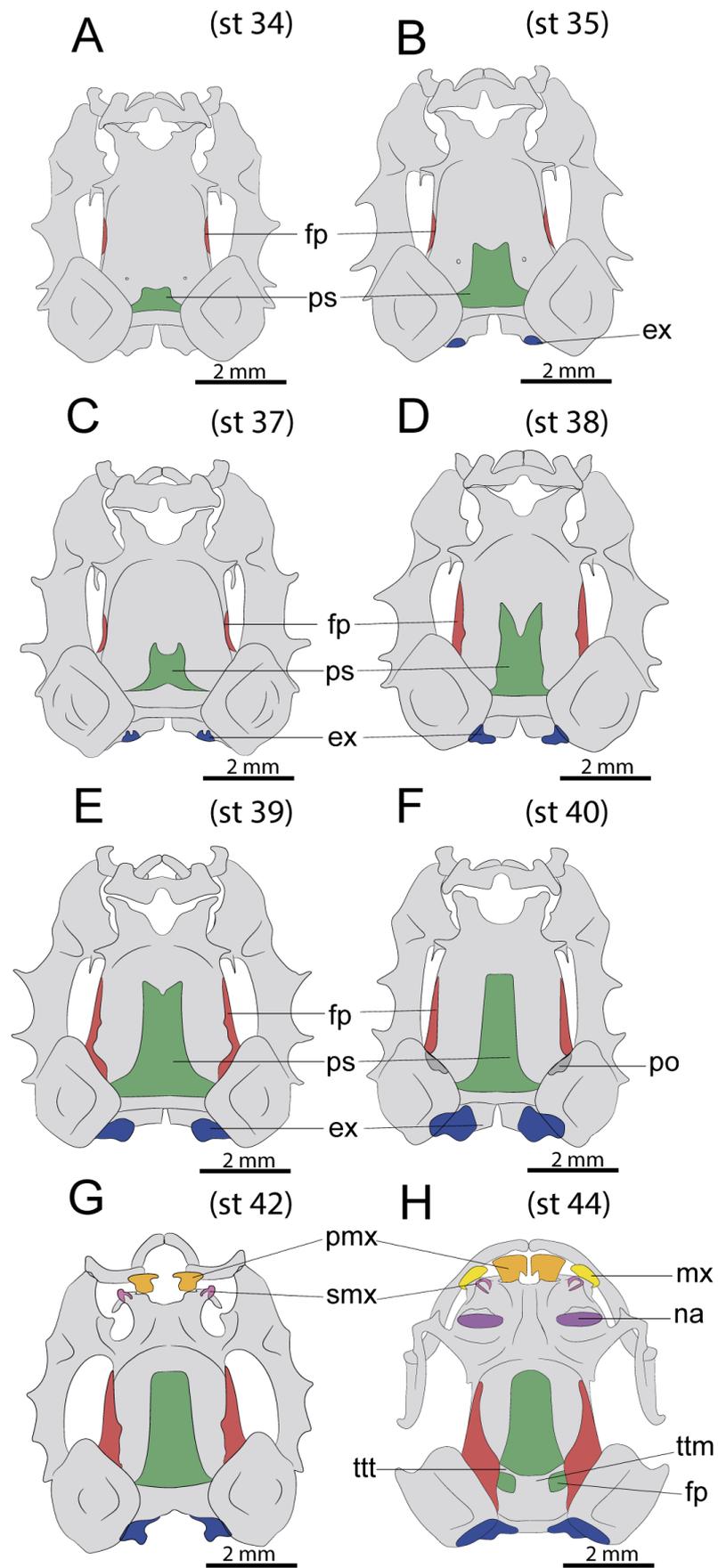


Figura 5 –

Sequência

de ossificação craniana em vista dorsal de *P. jandaia* (A) UFMG 363, (B) UFMG 337,

(C) UFMG 363, (D) UFMG 359, (E) UFMG 359, (F) UFMG 508, (G) UFMG 337 e (H) UFMG 2340. Abreviações: ex = exoccipital; fp = fenestra parietal; mx = maxila; na = nasal; pmx = premaxila; po = proótico; ps = parasfenoide; smx = septomaxila; ttm = *taeniae tecti medialis*; ttt = *taeniae tecti transversalis*.

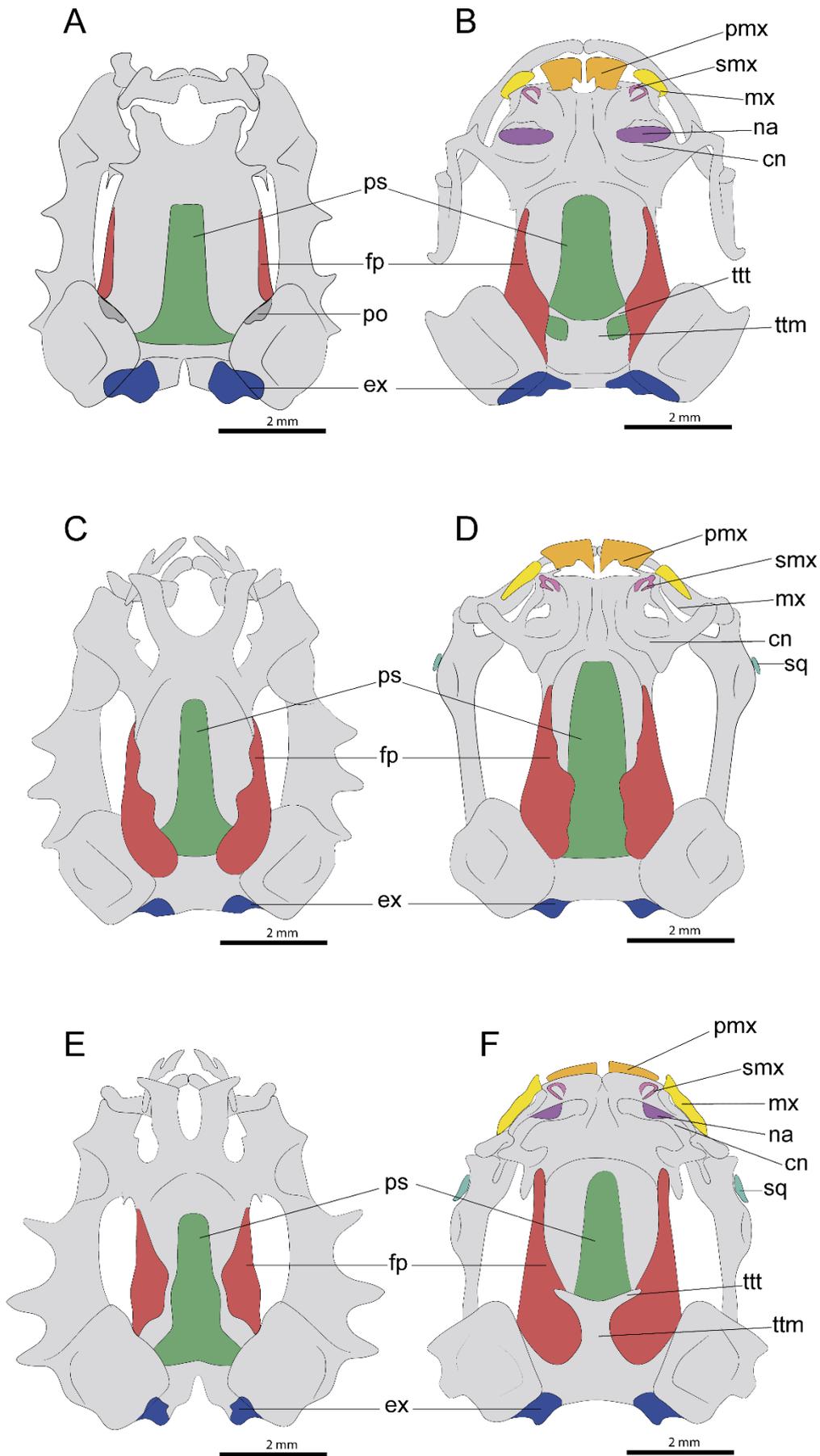


Figura 6 – Ossificações cranianas nas espécies *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. Vista dorsal do condrocânio de *P. jandaia* UFMG 508 estágio 40 (A) e UFMG 2591 estágio 44 (B); vista dorsal do condrocânio de *P. ayeaye* UFMG 365 estágio 40 (C) e 43 (D) e vista dorsal do condrocânio de *P. burmeisteri* UFMG 1948 estágio 40 (E) e UFMG 20628 estágio 44. Abreviações: cn = capsula nasal; ex = exoccipital; fp = frontoparietal; max = maxila; na = nasal; pmx = premaxila; po = proótico; ps = parasfenoide; smx = septomaxila; sq = esquamosal; ttm = *taeniae tecti medialis*; ttt = *taeniae tecti transversalis*.

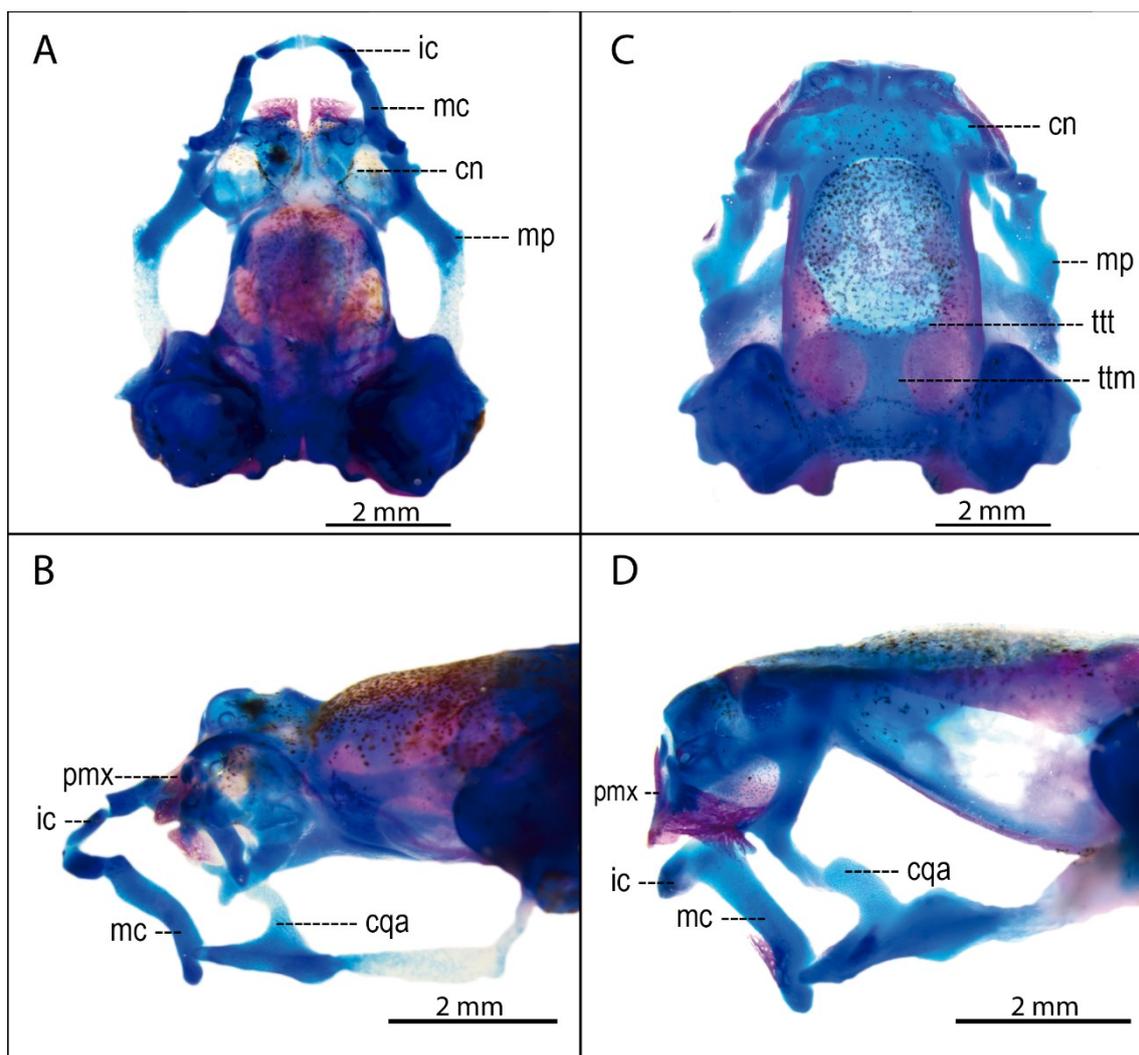


Figura 7 – Comparação entre o condrocânio de imagos de *P. jandaia* e *P. burmeisteri*. *P. jandaia* UFMG 2591 no estágio 43 nas vistas dorsal (A) e lateral (B). *P. burmeisteri* UFMG 20628 no estágio 44 nas vistas dorsal (C) e lateral (D). Abreviações: cn = capsula nasal; cqa = comissura quadratocranial anterior; ic = cartilagem infrarrostral; mc =

cartilagem de Meckel; mp = processo muscular; pmx = premaxila; ttm = *taeniae tecti medialis*; tt = *taeniae tecti transversalis*.

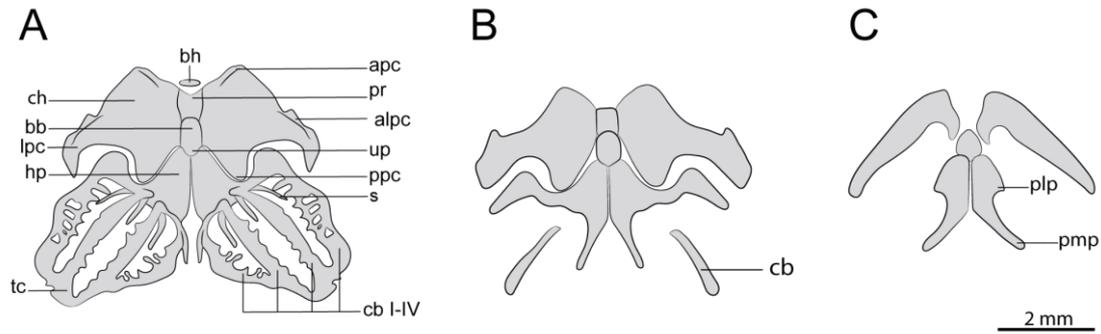


Figura 8 – Ontogenia do aparato hiobranquial em *P. jandaia*. Aparato hiobranquial de um espécime UFMG 363 no estágio 37 (A), espécime UFMG 2591 no estágio 43 (B) e espécime UFMG 2591 no estágio 44 (C). Abreviações: alpc = processo anterolateral do ceratohial; apc = processo anterior do ceratohial; bb = basibranquial; bh = basihial; cb (I-IV) = ceratobranquial; ch = ceratohial; hp = placa hipobranquial; lpc = processo lateral do ceratohial; plp = processo posterior lateral; pmp = processos posterior medial; ppc = processo posterior do ceratohial; pr = *pars reuniens*; s = espícula; tc = comissura terminal; up = processo urobranchial.

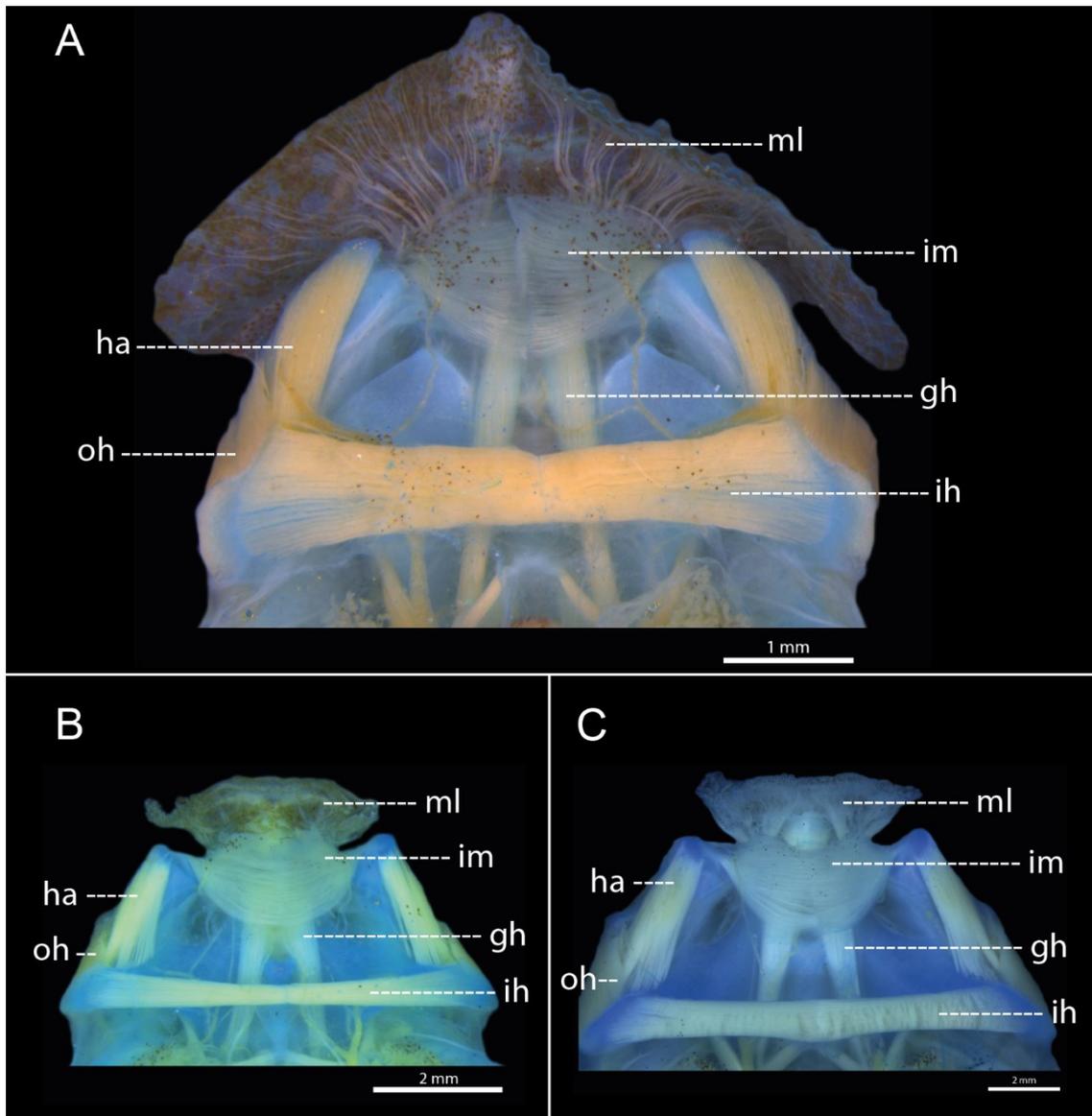


Figura 9 – Musculatura na região ventral nos girinos de *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. *P. jandaia* UFMG 377 no estágio 40 (A), *P. ayeaye* UFMG 365 no estágio 40 (B) e em *P. burmeisteri* UFMG 1948 no estágio 40 (C). Abreviações: gh = *geniohyoideus*; ha = *hyoagularis*; ih = *interhyoideus*; im = *intermandibulares*; ml = *mandibulolabialis*; oh = *orbitohyoideus*.

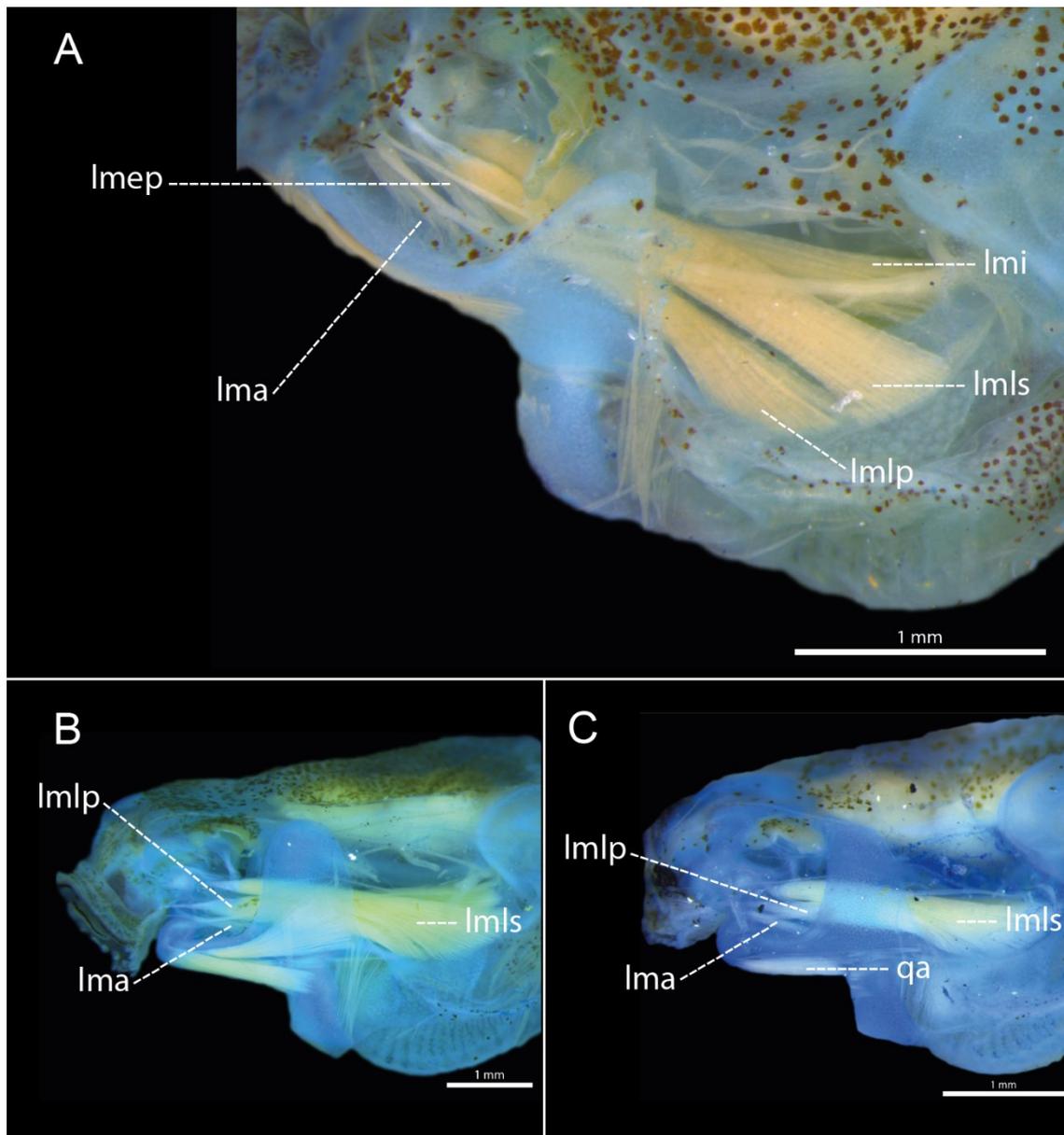


Figura 10 – Músculos elevadores mandibulares girinos de *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. *P. jandaia* UFMG 337 no estágio 27 (A), *P. ayeaye* UFMG 365 no estágio 30 (B) e em *P. burmeisteri* UFMG 538 no estágio 28 (C). Abreviações: lma = *levator mandibulae articularis*; lmep = *levator mandibulae externus profundus*; lmi = *levator mandibulae internus*; lml = *levator mandibulae lateralis*; lmlp = *levator mandibulae longus profundus*; lmls = *levator mandibulae longus superficialis*; qa = *quadratoangularis*.

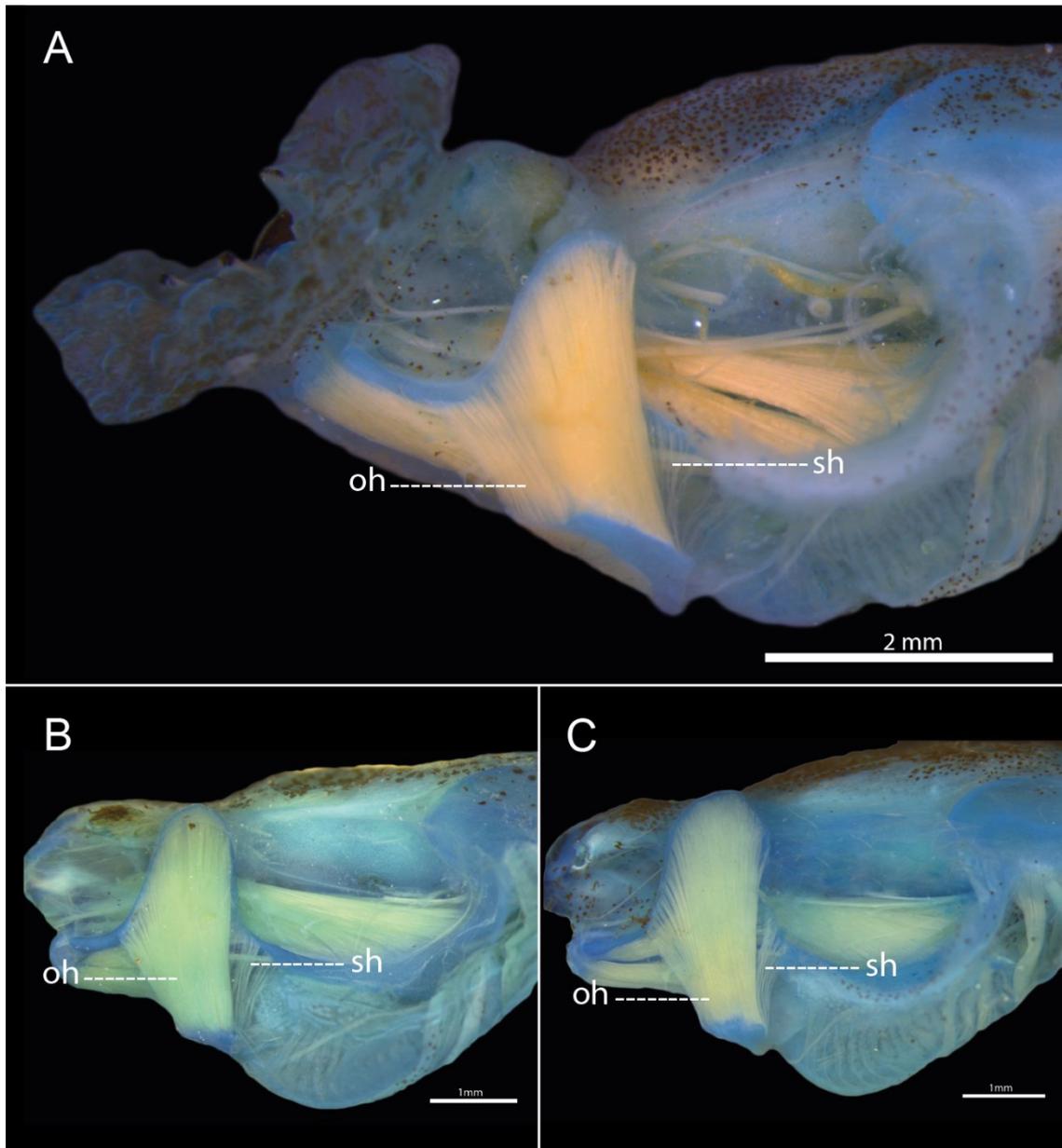


Figura 11 – Músculos *orbitohyoideus* e *suspensoriohyoideus* em vista lateral nos girinos de *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. *P. jandaia* UFMG 377 no estágio 40 (A), *P. ayeaye* UFMG 365 no estágio 36 (B) e em *P. burmeisteri* UFMG 1948 no estágio 34 (C). Abreviações: oh = *orbitohyoideus*; sh = *suspensoriohyoideus*.

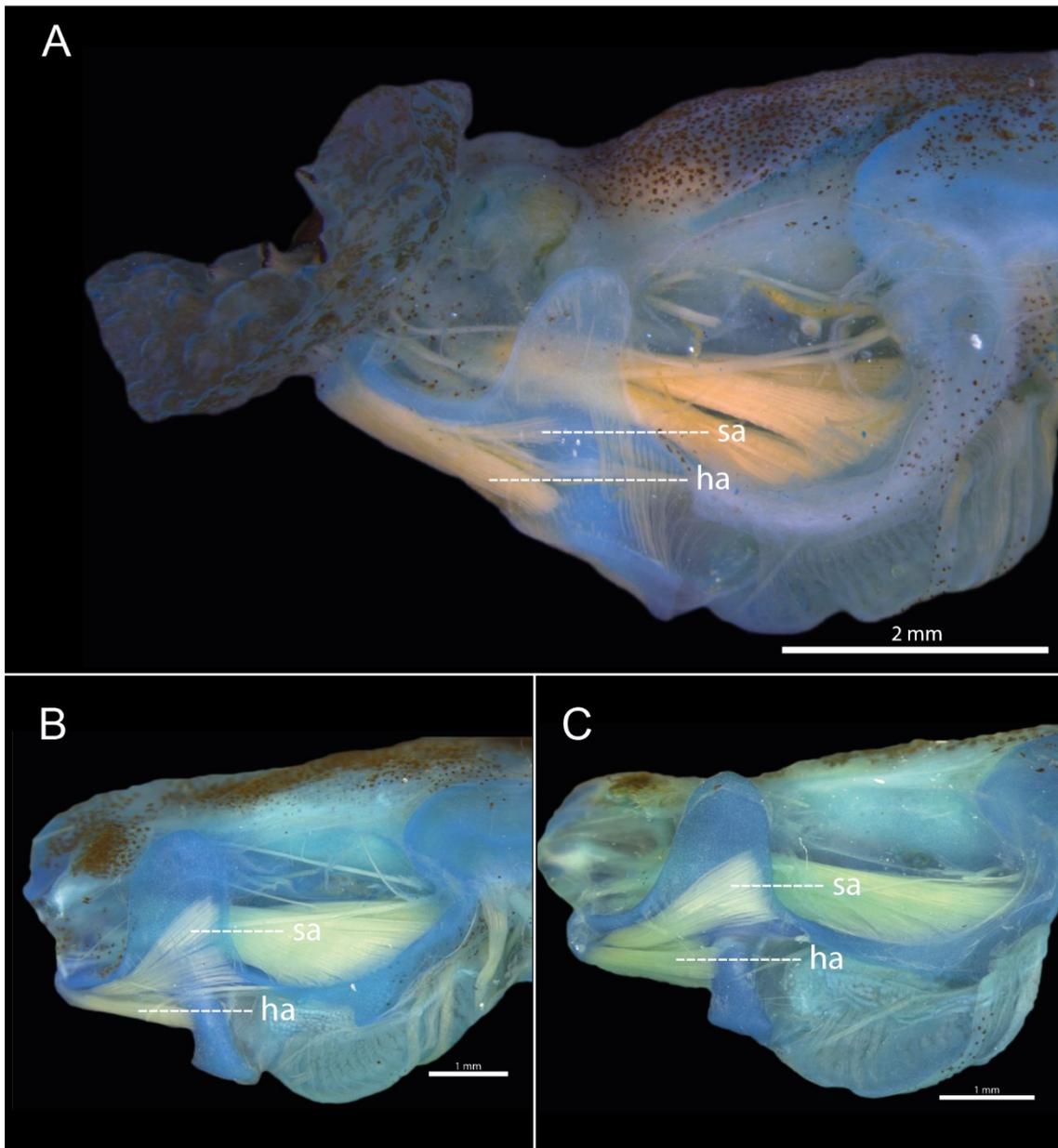


Figura 12 – Músculos *suspensorioangularis* e *hyoangularis* em vista lateral nos girinos de *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. *P. jandaia* UFMG 377 no estágio 40 (A), *P. ayeaye* UFMG no estágio (B) e em *P. burmeisteri* UFMG 1948 no estágio 34 (C). Abreviações: ha = *hyoangularis*; sa = *suspensorioangularis*.

intermandibularis; lb I = *levator arcuum branchialium I*; lb II = *levator arcuum branchialium II*; lb III = *levator arcuum branchialium III*; lma = *levator mandibulae articularis*; lmep = *levator mandibulae externus profundus*; lmes = *levator mandibulae externus superficialis*; lmi = *levator mandibulae internus*, lml = *levator mandibulae lateralis*; lmlp = *levator mandibulae longus profundus*; lmls = *levator mandibulae longus superficialis*; qa = *quadratoangularis*; rc = *rectus cervicis*; sa = *suspensorioangularis*; so = *subarcualis obliquus*; sr I = *subarcualis rectus I*; sr II-IV = *subarcualis rectus II-IV*; e tp = *tympanopharyngeus*. Barra da escala = 2 mm

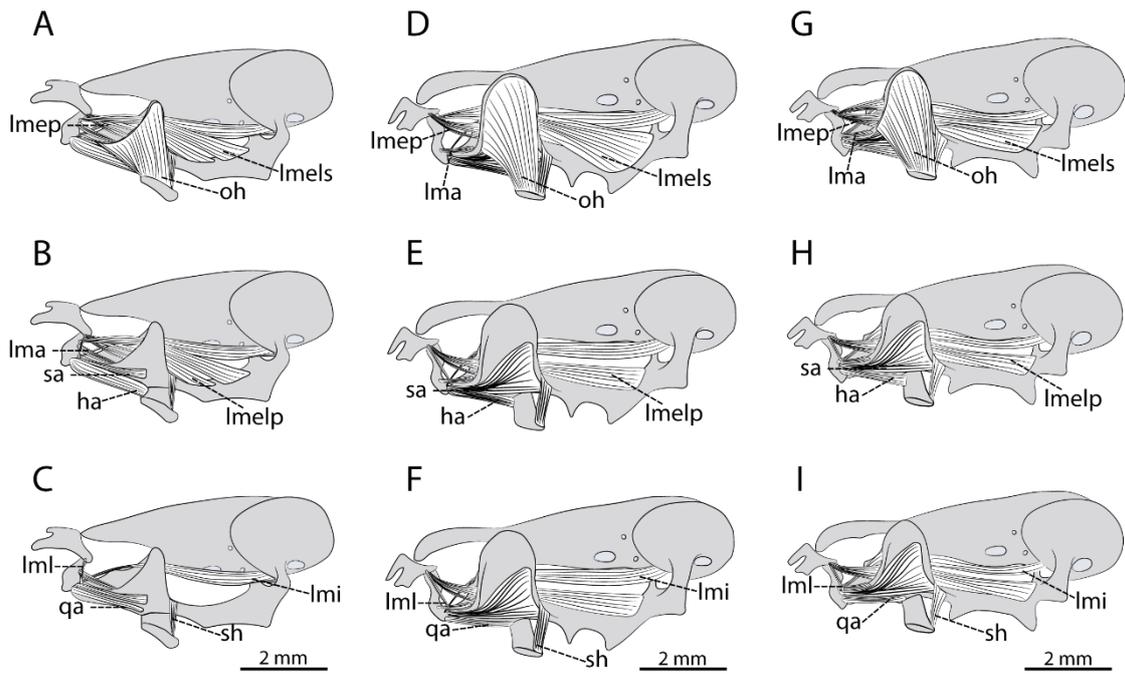


Figura 14 – Ilustração da musculatura craniana nas espécies *P. jandaia*, *P. ayeaye* e *P. burmeisteri*. *P. jandaia* em vista lateral (A), (B) e (C); *P. ayeaye* vista lateral (D), (E) e (F); e *P. burmeisteri* vista lateral (G), (H) e (I). Abreviações: ha = *hyoangularis*; lma = *levator mandibulae articularis*; lmep = *levator mandibulae externus profundus*; lmi = *levator mandibulae internus*, lml = *levator mandibulae lateralis*; lmelp = *levator mandibulae longus profundus*; lmls = *levator mandibulae longus superficialis*; oh = *orbitohyoideus*; qa = *quadratoagularis*; sa = *suspensorioangularis*.

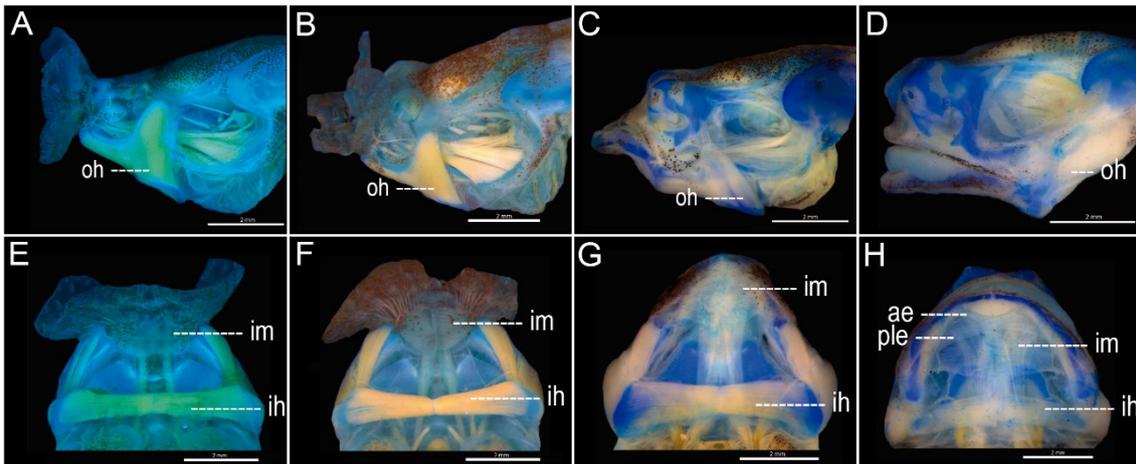


Figura 15 – Ontogenia da musculatura craniana na espécie *P. jandaia* em vista lateral e ventral. (A) UFMG 337 estágio 35, (B) UFMG 363 estágio 41, (C) UFMG 2591 estágio 43, (D) UFMG 2591 estágio 44, (E) UFMG 337 estágio 35, (F) UFMG 363 estágio 41, (G) UFMG 2591 estágio 43 e (H) UFMG 2591 estágio 44. Abreviações: ae = elemento apical; ih = *interhyoideus*; im = *intermabibularis*; oh = *orbitohyoideus*, ple = elemento posterior lateral.