

OSTEOLOGIA DO SINCRÂNIO DE *CERATOPHRYS AURITA*
(RADDI, 1823) (ANURA, LEPTODACTYLIDAE)

STELA MARIS PIRES GAYER

ABSTRACT

The syncranial osteology of Ceratophrys aurita, a largosized and characteristic anuran of southeastern Brazil, is described. The main osteological features and their resultant manifestations, as well as the exostotic dermal ornamentation and the specialized dentition clearly confirm this species as a terrestrial, fossorial and phragmotic type, with active predatory habits.

INTRODUÇÃO

Atualmente, os trabalhos taxonômicos sobre anfíbios baseiam-se muito nas características osteológicas. Dentre os que incluem o gênero *Ceratophrys* Wied, 1824, citam-se: Gallardo (1965), Lynch (1971, 1973), Reig (1960), Reig & Limeses (1963) e Trueb (1973), entre outros. Mesmo em sua importante monografia sobre as rãs leptodactilídes, Lynch (1971) utiliza a osteologia deste gênero apenas como recurso para o estudo taxonômico, seu principal objetivo.

A completa inexistência de um texto detalhado sobre a osteologia deste gênero, originou o presente trabalho, primeira etapa da descrição de suas duas espécies no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil: *C. aurita* (Raddi, 1823) e *C. ornata* (Bell, 1843), objetivando elucidar aspectos taxonômicos, sistemáticos, eto-ecológicos e evolutivos, contribuindo também para o conhecimento de formas fósseis de anuros.

Primeiramente será descrito o sincrânio de *C. aurita*, um anuro de grande porte, típico do sudeste brasileiro, vulgarmente conhecido como "intanha". Segundo Cei (1956), é característico dos territórios de «pluvissilvae» marítimos na região amazônica e na fácies tropical mais antiga do neotrópico, sendo encontrado como fóssil desde o Terciário inferior, porém não cita achados.

Segundo Lynch (1971), os Ceratophryinae (Mioc. sup. — R) são representados por dois gêneros fósseis na América do Sul, *Ceratophrys* e *Wawelia*, cujas espécies foram datadas conforme segue:

Pleistoceno: *C. aurita* (Raddi, 1823) — Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil.
† *C. ensenadensis* Rusconi, 1932 — localidade perto de Buenos Aires, Argentina.

Plioceno sup.: † *C. prisca* Ameghino, 1899 — Monte Hermoso, Província de Buenos Aires, Argentina.

Mioceno sup.: † *W. gerholdi* Casamiquela, 1963 — Província de Río Negro, Patagônia, Argentina.

Para Reig (1958 e 1972, in Gasparini & Báez, 1975), *C. prisca* é inseparável de *C. ornata*.

MATERIAL E MÉTODOS

Utilizaram-se três espécimes de *C. aurita*, abaixo relacionados, pertencentes à coleção de anfíbios do setor de Herpetologia do Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRS.AN):

UFRS.AN — 734 = fêmea; Linhares, Estado do Espírito Santo

UFRS.AN — 735 = macho; Linhares, Estado do Espírito Santo

UFRS.AN — 736 = fêmea; Parelheiros, Estado de São Paulo

Para preparação osteológica, foram utilizadas modernas técnicas (seg. Barberena, M.C. e Krause, L. — UFRGS, comunicação verbal), reunidas nos seguintes itens:

1) Hidratação: O material foi mergulhado durante 15 dias numa mistura de 55% de álcool, 30% de glicerina e 15% de água, que era também injetada a cada três dias;

2) Descarnamento: Foram retiradas, mecanicamente, a pele, os órgãos internos e, cuidadosamente, cada massa muscular. Sempre que necessário, as peças foram fervidas em solução de 10% de sabão em pó e detergente, para o descarnamento total;

3) Limpeza e Clareamento: As peças foram colocadas em solução de 10% de água oxigenada (20 vols.), durante 24 horas, passando-se à solução de 15% de hipoclorito de sódio, durante 12 horas;

4) Desengorduramento e Secagem: O material foi colocado em éter etílico, durante 24 horas e em solução de 70% de álcool, durante 12 horas. Convém salientar que todas as peças eram bem ossificadas.

As ilustrações foram confeccionadas sem auxílio de aparelhos ópticos; somente utilizou-se o mapógrafo para aumentar a escala (2x), ajustando medidas com paquímetro. A representação final foi feita em nanquim. As figuras referem-se, basicamente, ao exemplar UFRS.AN-734, utilizando-se os demais para ajustes necessários.

RESULTADOS

Morfologia geral do Sincrânio

O crânio de *C. aurita*, platibásico, como o de todos os anuros, é muito convexo, com focinho razoavelmente longo, arredondado em vista dorsal e inclinado cerca de 45° em relação ao plano horizontal, quando vista palatal, observam-se: pré-vômer, palatino, pterigóide e parasfenóide, é composto, nas vistas dorsal e lateral, pelos ossos: pré-maxilar, maxilar, quadrado-jugal, septo-maxilar, nasal, frontoparietal e esquamosal. Em vista palatal, observa-se: pré-vômer, palatino, pterigóide e parasfenóide, este ímpar. O neurocrânio é praticamente formado por duas peças: esfenetmóide e otoccipital; o esplancnocrânio, pelo quadrado e a "columella auris". Na mandíbula, o esplancnocrânio é representado pelo osso mentomeckeliano e a cartilagem de Meckel, esta revestida pelos ossos dérmicos dentário e angular.

Noble (1931), relaciona a supressão de vários componentes ósseos nos lissanfíbios com o aumento das órbitas e a maior liberação da musculatura temporal.

Todos os ossos da cabeça de *C. aurita* são bem ossificados e intimamente articulados por sinartroses, tornando-se difícil a sua delimitação. Dorsal e lateralmente, o crânio é coberto por uma deposição óssea dérmica, secundária, profundamente entalhada, com ornamentação exostósica muito rica, obliterando completamente as suturas. Acarreta modificações nos ossos pré-maxilar, nasal, frontoparietal e esquamosal. Esta exostose, com aspecto botrioidal, é representada por cristas sinuosas que apresentam, ao longo de seu eixo, elevações intercaladas por pequenas depressões. Os sulcos que separam as cristas são compostos por uma sucessão de pequenas fossas arredondadas.

A — OSSOS DO CRÂNIO

A.1. COBERTURA DORSAL

NASAL (figs. 3 e 4)

Os nasais, fusionados na linha média do crânio, cobrem parcialmente a região olfativa, protegendo as estruturas cartilaginosas das cápsulas nasais.

Ao longo de sua extensão, o conjunto mostra uma ligeira concavidade, salientada pela presença de duas cristas, uma de cada lado, dividindo a superfície deste em três faces, uma dorsal e duas dorsolaterais. Cada crista parte do ângulo ântero-medial da órbita, prolongando-se anteriormente pelo nasal.

A bordo anterior dos nasais limita, posteriormente, o espaço ogival existente entre os processos alares dos pré-maxilares, com os quais contata, ântero-ventralmente, de cada lado do crânio. A seguir, o nasal

contata com o bordo medial do septo-maxilar. O limite lateral da porção anterior do nasal forma o bordo medial da narina externa, bem como parte de seu bordo anterior.

Uma projeção lateral do nasal, denominada processo maxilar, separa a narina da órbita. Sua margem anterior forma o bordo posterior da narina externa; posteriormente, delimita o bordo anterior da órbita. A extremidade distal do processo maxilar sutura-se, anteriormente, com a "pars facialis" do maxilar e, posteriormente, com o ramo zigomático do esquamosal. Essa sutura é marcada por uma interrupção na cobertura exostósica do crânio, preenchida por tecido cartilaginoso.

Posteriormente, os nasais contatam com os frontoparietais, numa sutura curva, anteriormente voltada, podendo ser mais acentuada, em forma de "V".

FRONTOPARIETAL (figs. 3, 4, 5 e 6)

Dorsalmente, na região mediana do crânio, localizam-se os frontoparietais, ossos que cobrem os 2/3 posteriores do neurocrânio, deixando livre a porção mais posterior do otoccipital.

Como os nasais, os frontoparietais são bem desenvolvidos em *C. aurita*. São inteiramente fusionados entre si, cobrindo completamente a fontanela frontoparietal, ligando-se intimamente aos elementos ventrais circunvizinhos (esfenetmóide e otoccipital). A sutura entre os frontoparietais é observável graças a uma ornamentação longitudinal, em forma de crista, na cobertura dérmica do crânio. Observa-se, partindo quase do ângulo pósteromedial das órbitas, uma outra linha ornamentária, transversal, que divide os frontoparietais em duas porções, anterior e posterior.

O bordo lateral do frontoparietal delimita medialmente a órbita, formando, também, mais da metade do bordo posterior da mesma. Para formar a ponte, denominada por Lynch (1971) "arcada temporal", o frontoparietal projeta-se lateralmente, até encontrar a projeção oposta do processo ótico do esquamosal. Posteriormente à arcada e, delimitada tanto pelo frontoparietal quanto pelo esquamosal, localiza-se a "fenestra supratemporal" (seg. Lynch, 1971), sem limite posterior, através da qual vê-se a crista parótica do otoccipital.

O bordo posterior do frontoparietal é truncado e perpendicular ao plano de simetria do crânio. Sua face ventral (inferior) assenta diretamente sobre o otoccipital emitindo, de cada lado do crânio, uma expansão pósterolateral que repousa sobre a eminência epiótica do mesmo, para a qual sugere-se, aqui, a denominação placa epiótica.

A.2. ARCO MAXILAR

É formado pelo pré-maxilar e maxilar, cujas "pars dentalis", com a forma de um "V" aberto, são continuadas, posteriormente, pelo quadrado-jugal, ântero-posteriormente dirigido. Ambos elementos encontram-se dispostos simetricamente ao plano sagital do crânio.

PRÉ-MAXILAR (figs. 3, 4 e 5)

É o segmento mais anterior do arco maxilar. Possui, grosseiramente, a forma de "T", cuja parte transversal, expandida, caracteriza-se por apresentar, em seu bordo ventral, de 14 a 16 dentes. É a "pars dentalis", seguida, póstero-dorsalmente, por uma curta superfície lingual, chamada "pars palatina". Ambas contatam, respectivamente, com os bordos anteriores da "pars dentalis" e "pars facialis" do maxilar, por uma sutura nítida e levemente curva, em vista dorsal. Em vista palatal, a "pars palatina" projeta-se, látero-posteriormente, num processo palatino, espatulado, suturado lateral e posteriormente ao maxilar e, medialmente, ao esfenetmóide e pré-vômer.

O encontro entre os pré-maxilares é marcado por uma nítida sutura, seguida por um espaço ogival, em posição anterior aos nasais, preenchido por tecido conjuntivo.

A parte vertical do "T", denominada processo alar ou nasal, tem orientação sagital no crânio e limita esse espaço ogival, lateralmente. Une-se, posteriormente, ao bordo anterior do nasal e ao septo-maxilar, cobrindo as cartilagens pré-nasais, ventrais, inferior e superior, esta arredondada e ossificada. A cartilagem pré-nasal inferior, laminar e mineralizada, encaixa-se numa reentrância longitudinal do processo alar, próxima ao bordo medial do mesmo. Entre a "pars palatina" e o processo alar do pré-maxilar e a "pars facialis" do maxilar, há um pequeno espaço semilunar, preenchido por tecido cartilaginoso.

MAXILAR (figs. 3, 4 e 5)

É o componente mais extenso do arco maxilar, ocupando vasta área no dermocrânio de *C. aurita*.

Para melhor descrevê-lo, faz-se necessário dividi-lo em duas áreas.

1) «Pars dentalis»: formada pelo bordo ventral do osso, apresentando de 45 a 50 dentes. Acumina-se em direção ao "suspensorium", onde encontra o quadrado-jugal, com o qual forma a ponte limite externa e inferior da fenestra subtemporal.

2) "Pars facialis": é a maior área do osso, contida, principalmente, no segmento pré-orbital do crânio. Seu bordo anterior, descendente, limita o já citado espaço semilunar entre pré-maxilar e maxilar; seu bordo dorsomedial limita, lateralmente, a narina externa para, posteriormente, suturar-se à porção anterior do processo maxilar do nasal. O ângulo formado no encontro desse dois bordos contata com o septo-maxilar. O bordo póstero-dorsal da "pars facialis" contata com a extremidade anterior do ramo zigomático do esquamosal, por uma sutura levemente curva, diagonal, de difícil visualização. O bordo posterior, curvo e descendente, constitui o limite anterior da fenestra subtemporal, cuja porção ântero-dorsal é marginada por uma crista bem marcada, que parte do centro de ossificação do esquamosal, em direção anterior. Sobre o maxilar, em vista palatal, observa-se, ante-

riormente, o processo palatino do pré-maxilar e as projeções ântero-laterais do esfenetmóide e pré-vomer. Em posição mais posterior e à frente da vacuidade interpterigóide, o maxilar é recoberto pelas extremidades distais do palatino e do ramo anterior do pterigóide.

QUADRADO-JUGAL (figs. 4, 5 e 6)

É bem desenvolvido e completamente ossificado em *C. aurita*. Possui um corpo central espesso, posteriormente dirigido, cujo ápice, globular, contata com o quadrado, ventromedialmente, formando um côndilo lateral articular; bifurca-se, anteriormente, formando os ramos ântero-dorsal e anterior, que limitam o ângulo póstero-ventral da fenestra subtemporal.

Na zona de contato com o maxilar, esses dois ossos se adelgaçam, formando projeções espatuladas que se sobrepõem, exibindo ampla superfície de articulação. A porção correspondente ao maxilar fica em posição ventrolateral e a correspondente ao quadrado-jugal, em posição dorsomedial.

Seu ramo ântero-dorsal, juntamente com seu corpo central, após contato medial com o ramo ventral do esquamosal, invade a porção distal da barra do quadrado, ossificando-a. Isto faz com que a sutura entre os ossos, na face interna e posterior do "suspensorium", seja difícil de discernir.

DENTIÇÃO DO ARCO MAXILAR (fig. 1)

Os dentes pré-maxilares e maxilares de *C. aurita*, como os de todos os anfíbios modernos, têm implantação pleurodonte. São cônicos, finos, longos e recurvados para dentro, decrescendo de tamanho em direção posterior. Lynch (1971) os descreveu, para os Ceratophryinae, como em forma de presas, não pedicelados.

Nos dentes ditos pedicelados, reconhecem-se duas zonas distintas: zona da coroa e zona do pedestal (ou pedicelo), separadas pela zona de transição, que se traduz por uma linha transversal de maior fraqueza no dente. A zona de fraqueza, composta, provavelmente, por dentina não calcificada nos anuros, é o local onde se efetua a ruptura, permitindo ao animal perder a coroa e conservar o pedestal (Parsons & Williams, 1962 e Peyer, 1968).

Os dentes dos exemplares de *C. aurita* aqui estudados (fig. 1), apresentam uma nítida zonação. O pedestal é constituído por uma base larga, fortemente aderida aos ossos, com um orifício desenvolvido atrás de cada dente (pórtico); em direção superior, prolonga-se até, aproximadamente, o início da estrutura cônica do mesmo. O dente 15 apresenta, nesta região, uma linha ligeiramente reentrante, provavelmente marcando o limite da cobertura do pedestal pela gengiva. A zona que marca a transição entre pedestal e coroa é representada por uma ornamentação em forma de costelas longitudinais que, fortemente marcadas na região

terminal do pedestal, tornam-se enfraquecidas em direção à zona da coroa, onde são ausentes.

Observando-se as fraturas, por exemplo, dos dentes 05 e 18, ocorridas nos limites dessa zona ornamentária, torna-se possível estabelecer que a zona de transição entre coroa e pedestal, apesar de calcificada, é uma zona de maior fraqueza. Essas observações permitem-nos descrever os dentes de *C. aurita* como pedicelados, retificando o observado por Lynch (1971), pelo menos para esta espécie.

A.3. COBERTURA PALATAL

PRÉ-VÔMER (fig. 5)

Os pré-vômeres, separados e simétricos, reforçam e suportam, ventralmente, partes da cápsula nasal. Juntamente com os palatinos e pterigóides, formam o palato primário ou verdadeiro.

Cada pré-vômer é formado por um corpo central laminar, em forma de meia-lua, situado sob o esfenetmóide, protegendo-o. Inicia-se próximo ao plano de simetria do crânio, projetando-se para frente e curvando-se lateralmente. Os bordos ântero-medial e anterior do corpo central contatam com o esfenetmóide, até alcançar o ângulo pósteromedial do processo palatino do pré-maxilar; seu bordo pósterolateral sutura-se, inicialmente, com o bordo ântero-medial do palatino e a porção internasal do esfenetmóide. A seguir, o corpo do pré-vômer forma uma ponte, cuja margem limita a coana, anterior e ventralmente. Finalmente, em posição lateral, sutura-se à "pars facialis" do maxilar.

Observam-se duas projeções ao longo do bordo pósterolateral deste corpo central. O processo medial, menor, é designado, aqui, "processo pósterodorsal", em função de sua orientação. Medialmente, contata com o esfenetmóide e, lateralmente, limita a margem interna da coana. O processo lateral, paralelo ao palatino, é chamado «pars odontoides», por apresentar denticulos em sua margem. Esta serrilha inicia-se no corpo central, apresentando, aí, um ou dois dentes aparentemente verdadeiros e de implantação acrodonte. Não apresenta contato com outros ossos.

PALATINO (fig. 5)

Os palatinos, também separados e simetricamente dispostos, orientam-se no sentido médio-lateral em relação ao plano de simetria, limitando a vacuidade interpterigóide, anteriormente.

O palatino é um osso alargado, com bordos anterior e posterior ascendentes, curto em sua metade proximal, alongando-se, suavemente, em direção à sua extremidade distal. É percorrido, transversalmente, por uma crista, na qual contam-se de 7 a 9 protuberâncias dentiformes ou processos odontóides, facilmente confundíveis com dentes verdadeiros. Sua extremidade proximal sutura-se com o esfenetmóide, o corpo central do pré-vômer e o processo pósterodorsal deste; a extremidade distal,

anteriormente expandida, contata com a "pars facialis" do maxilar e com o ramo anterior do pterigóide. A margem anterior do palatino forma o bordo posterior da coana; pela margem posterior, sutura-se ao "planum antorbitale" do esfenetmóide.

PARASFENÓIDE (figs. 5 e 6)

O parasfenóide, com posição sagital e posterior no palato, separa as grandes vacuidades interpterigóides, protegendo o neurocrânio, ventralmente. Tem a forma de um "T" invertido, cujo ramo vertical é dominado processo cultriforme e o segmento transversal é composto pelas chamadas asas parasfenóides.

O processo cultriforme, liso, arqueado e lanceolado, tem sua ponta anteriormente voltada, atingindo um nível ligeiramente posterior aos palatinos. Reveste, ventralmente, as regiões interorbital do esfenetmóide e proótica do otoccipital, com sutura bem visível nos três exemplares estudados.

As asas do parasfenóide são bem desenvolvidas, protegendo grande parte do otoccipital. Cada asa exhibe uma crista recurvada e longa que, partindo do contato com o côndilo occipital, dirige-se anterior e lateralmente até alcançar a extremidade distal do osso. Destina-se, provavelmente, à inserção de massas musculares.

Limitando a margem posterior da vacuidade interpterigóide, a asa do parasfenóide dobra-se, dorsalmente, formando três faces: a) a face anterior, estreita, situa-se na superfície interna da vacuidade interpterigóide. Por seus bordos dorsal e lateral, contata, respectivamente, com a região proótica do otoccipital e o ramo medial do pterigóide; b) a face ventral, triangular, é demarcada, posteriormente, pelas tênues cristas acima citadas; sua extremidade distal, afilada, sutura-se com o ramo medial do pterigóide; c) a face posterior, projetada mais lateralmente, afila-se até atingir a linha lateral (externa) da órbita. Contata, anteriormente, com o ramo medial do pterigóide e, posteriormente, com o otoccipital, por uma linha de sutura ligeiramente inferior e anterior aos côndilos occipitais e ao bordo ventral do forame jugular.

A.3. "SUSPENSORIUM"

O esquamosal e o pterigóide são ossos dérmicos que aderem à barra do quadrado, osso endocondral, para formar o "suspensorium". Esses ossos encontram-se fusionados numa estrutura imóvel, caracterizando a suspensão mandibular autosistólica, comum à maioria dos anuros.

ESQUAMOSAL (figs. 3, 4 e 6)

O esquamosal apresenta-se trirradiado. Dorsalmente, seu ramo anterior ou zigomático forma o bordo lateral da órbita e a metade posterior

do bordo medial e dorsal da fenestra subtemporal. Sua extremidade distal sutura-se, ântero-lateralmente, à "pars facialis" do maxilar e, dorsomedialmente, aos 2/3 posteriores da margem lateral do nasal. Em vista palatal, esse contato com o nasal é também visível, bem como seus contatos anteriores com o "planum antorbitale" do esfenetmóide e o ramo anterior do pterigóide.

O ramo posterior ou ótico, levemente côncavo, é bem desenvolvido, com largura máxima no seu bordo posterior, este ligeiramente mais espesso e elevado. Por uma curta projeção medial, o ramo ótico liga-se ao frontoparietal, com o qual forma a arcada temporal que limita, anteriormente, a fenestra supratemporal. O bordo lateral desta fenestra é formado pelo esquamosal. As relações do ramo ótico com a cápsula auditiva, melhor observadas em vista occipital, podem ser descritas da seguinte maneira: a face ventral (inferior) do ramo ótico apresenta uma expansão medial, chamada por Lynch (1971) "placa ótica", que repousa, amplamente, numa sutura ventromedial, sobre a porção distal da crista parótica, que forma a porção medial do teto da cápsula auditiva. Sua porção lateral é formada pelo ramo ótico do esquamosal, pósterolateralmente expandida.

A ornamentação exostósica de *C. aurita* é particularmente rica na área dos ramos zigomático e ótico do esquamosal, pela presença de três cristas maiores partindo de um ponto que parece ser o próprio centro de ossificação. As cristas interna e mediana, oblíquas ao plano de simetria do crânio, alcançam, respectivamente, os ângulos laterais posterior e anterior da órbita. A crista externa, longitudinalmente posicionada, percorre o bordo lateral dos ramos zigomático e ótico, formando uma linha divisória entre eles e o ramo ventral do osso. Margeia o bordo superior da fenestra subtemporal e termina, mais ou menos abruptamente, próximo à "pars dentalis" do maxilar.

O ramo ventral do esquamosal, melhor observado nas vistas lateral e occipital, tem orientação pósterolateral. Contata com o ramo posterior do pterigóide, medialmente, e com o quadrado, posteriormente. Seu bordo lateral limita, pósterodorsalmente, a fenestra subtemporal, até suturar-se com o quadrado-jugal. Na maior parte de sua expressão lateral, o ramo ostenta uma alongada superfície exostósica que finda, ventralmente, um pouco acima da sua sutura com o quadrado-jugal.

PTERIGÓIDE (figs. 4, 5 e 6)

O pterigóide é também uma estrutura trirradiada, melhor visualizada em vista palatal.

Seus ramos anterior e posterior são igualmente longos em relação ao medial, menor. O ramo anterior forma o bordo lateral da vacuidade interpterigóide. Por sua extremidade distal sutura-se, lateralmente, à "pars facialis" do maxilar e, medialmente, às extremidades distais do palatino e do "planum antorbitale" do esquamosal. O ramo medial, largo e laminar, forma grande parte do bordo posterior da vacuidade

interpterigóide. Sutura-se, posteriormente, ao bordo ventrolateral do otoccipital e recobre, quase totalmente, a face ântero-dorsal do mesmo, até encontrar a asa parasfenóide, com a qual sutura-se, medial e ventralmente. O ramo posterior forma a metade inferior do bordo medial e ventral da fenestra subtemporal, suturando-se com o quadrado, distalmente. Acompanha a orientação do ramo ventral do esquamosal, com o qual contata, lateralmente. Juntos formam uma estrutura arqueada, através da qual participam do "suspensorium".

Segundo Trueb (1973), nos anuros adultos, as funções do esquamosal e do pterigóide são de importância secundária no "suspensorium", como elementos de revestimento, protegendo e fortificando o sistema cartilaginoso básico. Esta autora comenta extensamente a evolução do "suspensorium" nos anfíbios, cuja tendência principal centraliza-se nas relações da cartilagem do palato-quadrado com o neurocrânio, levando-nos à configuração das formas mais avançadas de anuros, nas quais o "suspensorium" é imóvel. Neste tipo de arranjo, o processo dorsal (ou processo ótico) da cartilagem palato-quadrado liga o bordo dorsomedial do quadrado à superfície lateral da cápsula auditiva. Esta disposição pode ser perfeitamente identificada, por exemplo, em *Bufo asper* (cf. Griffiths, 1954a, fig. 1), com a barra do quadrado cartilaginosa, tal como se apresenta na maioria dos anuros. Em *C. aurita*, aparentemente, a densa ossificação fez com que a porção cartilaginosa superior fosse invadida pela ossificação da extremidade proximal dos ramos medial e posterior do pterigóide. A porção distal da barra do quadrado, acima de sua zona articular, foi invadida pela ossificação do quadrado-jugal (conforme já observado, com frequência, por Trueb, 1973). Esta ossificação expande-se internamente, no sentido medial, ocultando, aí, a sutura entre esquamosal e pterigóide e destes com o osso quadrado.

QUADRADO (figs. 4, 5 e 6)

O quadrado apresenta aspecto granular, assemelhando-se a uma cartilagem mineralizada. É um osso pequeno, com uma constricção medial e extremidades mais expandidas. A extremidade medial, maior, forma um côndilo articular que contata medial e posteriormente com o ramo posterior do pterigóide e, póstero-lateralmente, com o ramo ventral do esquamosal. A extremidade lateral, menor, é fortemente suturada ao ápice do corpo central do quadrado-jugal, globular. Juntos, formam o côndilo articular lateral.

A.5. CAPSULA NASAL

SEPTO-MAXILAR (figs. 3 e 4)

Cada elemento deste par de pequenos ossos localiza-se dentro da cápsula olfativa, repousando sobre o corpo central do pré-vômer, com um sutil contato anterior com o esfenoetmóide; são separados entre si

pelos nasais. O septo-maxilar faz contato, anteriormente, com o processo alar do pré-maxilar e, lateralmente, com o maxilar. Orienta-se obliquamente em direção póstero-lateral, sendo sua margem medial recurvada, lembrando um espiral.

A. 6. NEUROCRANIO

ESFENETMÓIDE (figs. 4 e 5)

O esfenetmóide, osso endocondral que protege a porção encefálica anterior, apresenta-se, em *C. aurita*, totalmente ossificado e fusionado aos elementos adjacentes, invadindo a área do septo nasal.

Em vista palatal, verifica-se que o esfenetmóide é formado por um corpo central, fechado anteriormente por sua fusão com os nasais, local onde se encontram os forames para o nervo olfativo (I). É aberto, posteriormente, suturando-se ao bordo anterior da região proótica do otoccipital, na altura do forame do nervo óptico (II), uma abertura contida, quase inteiramente, na superfície esfenetmoidal. Em sua região anterior, o esfenetmóide projeta-se, de cada lado do crânio, acompanhando o pré-vômer, que o recobre, até alcançar distalmente o processo palatino do pré-maxilar. Observam-se, ainda, os contatos do processo póstero-dorsal do pré-vômer e da extremidade proximal do palatino com o esfenetmóide. Posterior ao palatino, o esfenetmóide emite uma projeção lateral lanceolada. É o chamado "planum antorbitale" que, intrometendo-se entre o palatino e o segmento do nasal que limita a órbita anteriormente, alcança os ramos anteriores do esquamosal e do pterigóide. No ângulo formado entre o corpo central e o "planum antorbitale" do esfenetmóide, verifica-se a presença do forame orbito-nasal. A região interorbital do esfenetmóide é recoberta, medialmente, pelo processo cultriforme do parasfenóide; seus bordos dorsolaterais suturam-se aos frontoparietais.

OTOCCIPITAL (figs. 3, 5 e 6)

O proótico e o exoccipital são estruturas formadas pela ossificação de um bloco contínuo de cartilagem, apresentando-se em alguns anuros completamente fusionadas. Por esta razão, Lynch (1971) prefere chamar o conjunto neurocraniano posterior (proótico + exoccipital) de otoccipital, denominação adotada neste trabalho.

Em vista palatal é possível discernir estas duas regiões: a proótica, anterior às cápsulas auditivas, e a exoccipital, posterior, melhor observada em vista occipital.

Pela região proótica, o otoccipital sutura-se, anteriormente, ao esfenetmóide, formando o bordo posterior do forame do nervo óptico (II). Dorsalmente, sutura-se ao frontoparietal e, ventralmente, ao processo cultriforme do parasfenóide. Logo acima deste contato observa-se, na região proótica, o pequeno forame para o nervo óculo-motor (III). O

grande forame proótico, para a passagem dos nervos trigêmeo (V) e facial (VII), ligeiramente posterior aos dois outros, situa-se no ângulo formado entre o corpo central da região proótica e sua extensão lateral, chamada crista parótica. Esta estrutura é larga, curta e achatada, alongando-se no sentido lateral, onde se sutura, dorsolateralmente, ao ramo ótico do esquamosal, estabelecendo, assim, conexão entre este e a eminência epiótica.

Seguindo-se às cristas paróticas, observa-se a região exoccipital, formada por uma área central e outra lateral, par, pela qual o otoccipital vincula-se ao "suspensorium". Em vista occipital, observam-se, na área central, as eminências epióticas, o forame magno e os côndilos occipitais. Servindo, provavelmente, à inserção dos músculos que movimentam uma cabeça desproporcionalmente grande, as eminências epióticas constituem-se num par de asas proeminentes, póstero-lateralmente dirigidas e cobertas, dorsalmente, pelas placas epióticas dos frontoparietais. Na sutura entre o frontoparietal e a base da eminência epiótica observa-se, de cada lado do crânio, a abertura posterior do canal da artéria corótica. O forame magno, desenvolvido e com contorno subtriangular, tem sua base limitada pelos côndilos occipitais. Estes são bem desenvolvidos, com seu eixo maior a cerca de 45° em relação ao plano de simetria do crânio. São ovalados, mais alargados dorsalmente, estreitando-se em direção à sua base, separados por uma zona intermediária. Em posição ventrolateral ao côndilo occipital, localiza-se o forame jugular, bem desenvolvido, para a passagem dos nervos glossofaríngeo (IX), vago (X) e acessório (XI). Na parede do forame jugular observa-se, de cada lado do crânio, uma abertura menor para passagem do nervo óptico (VIII).

Gallardo (1965) divide os leptodactídeos em dois grupos: os que apresentam côndilos occipitais aproximados entre si e os que os possuem separados. *Ceratophrys* pertence ao primeiro grupo, com côndilos cranianos e côtilos atlantóides correspondentes confluindo em direção ao plano sagital do crânio. Esse arranjo cotilar é classificado por Lynch (1971) como do tipo III.

A área lateral da região exoccipital, bastante extensa, sutura-se, ventrolateralmente, aos ramos ventral do esquamosal e medial do pterigóide. Ventralmente, em toda sua extensão, contata com as asas do parasfenóide. Esta área apresenta, como estruturas principais, a fenestra oval e um tubérculo que convém, aqui, chamar de exoccipital, e deve servir à inserção de músculos axiais. A fenestra oval, situada abaixo da crista parótica, é uma estrutura em forma de "V" com bordos bastante elevados, cujo vértice dirige-se medialmente. Nesta calha encaixa-se a extremidade proximal do "columella auris", denominada por Limeses *et alii* (1972) de pseudopérculo.

A.7. "COLUMELLA AURIS"

Segundo Lynch (1971), *Ceratophrys* pode apresentar um tímpano visível externamente ou encoberto. *C. aurita* possui uma membrana

timpânica bem evidente, localizada no ângulo formado pelos ramos posterior e ventral do esquamosal. O tímpano, nesta espécie, como em todos os anuros, é sustentado por um anel timpânico cartilaginoso, desenvolvido desde o quadrado (Noble, 1931), ligado à crista parótica e ao esquamosal. Sua origem filogenética é desconhecida (Goodrich, 1958), pois parece não haver um homólogo no sistema auditivo de formas fósseis (Noble, 1931).

A "columella auris" é um elemento par, longo, situado transversalmente na cápsula auditiva, onde, segundo Lynch (1971), repousa num opérculo cartilaginoso.

Limeses *et alii* (1972) estudando a «columella auris» de *Leptodactylus*, descreveram-na como um elemento ósseo em sua parte média (pectro) e cartilaginoso nos extremos, sendo a extremidade proximal constituída pelo pseudopérculo e a distal pela extracolumela. O primeiro, juntamente com o opérculo, fecha a janela oval e o segundo liga o plectro à membrana timpânica e, por uma apófise ascendente, chega à crista parótica ou suas proximidades. Todos exemplares observados por ela apresentavam ouvido médio completo.

Por ser o único elemento ossificado do ouvido médio de *C. aurita*, o plectro pode ser descrito como um elemento alongado e cilíndrico, alargado em sua terça parte proximal, formando a cabeça, que possui um trocânter ou apófise em sua vista anterior. Nos 2/3 restantes apresenta, em vista ventral, uma leve crista margeando um canal que, segundo Limeses *et alii* (1972), serve de apoio à apófise ascendente da extracolumela.

A "columella auris" não tem sido muito considerada em estudos taxonômicos. Limeses *et alii* (1972) e Lynch (1971) dizem haver alguma variação em sua forma, tamanho e direção, mas não a investigaram profundamente.

B — OSSOS DA MANDÍBULA (figs. 7 e 8)

A mandíbula dos anuros atuais consiste de quatro elementos: o osso mentomeckeliano, a cartilagem de Mackel e os ossos dentário e angular, estes revestindo o segundo.

O osso mentomeckeliano (ou sinfiseal) pode faltar em alguns anuros ou ser sinosteologicamente unido ao dentário (Trueb, 1973). Segundo Noble (1931), o osso sinfiseal parece ter-se desenvolvido, ou em correlação à especial função dos pré-maxilares em fechar as narinas, ou devido à sua existência na larva, onde forma a mandíbula inferior definitiva. Por outro lado, sua perda em certas espécies de pipídeos, por exemplo, é correlacionada com a fusão dos pré-maxilares e a modificação do mecanismo respiratório característico de muitos anuros.

Em *C. aurita*, também na mandíbula, a tendência à fusão óssea não permite uma clara identificação dos componentes, razão pela qual os prováveis contatos foram tracejados. É difícil, em primeiro lugar, estabelecer a individualidade do osso mentomeckeliano. Estrutura evidente

nessa área sinfiseal, contudo, é o grande e pontegudo processo odontoide, dorsomedialmente dirigido e que, segundo Miranda-Ribeiro (1920), "atravessando a mucosa e sendo cortante, constitui uma sorte de bico que se vai encaixar nos pré-maxilares e concorre grandemente à preensão".

O dentário e o angular contactam entre si por uma sutura diagonal. O primeiro é dorsal e externo na porção anterior da mandíbula, com representação maior na vista lateral da mesma. Projeta, ao longo de seu bordo dorsal, uma crista com configuração serrilhada não muito marcada. O angular, com representação maior no terço posterior da mandíbula, ocupa uma posição ventral e interna em relação ao dentário. Estes dois ossos revestem a cartilagem de Meckel, deixando exposta sua porção pósterio-dorsal, articular, calcificada em *C. aurita*. Essa calcificação permite descrever a superfície articular como uma área transversalmente alargada e com contorno elíptico irregular, e bicôncava, para encaixe da área articular bicondilar do "suspensorium".

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Embora o presente estudo se restrinja à osteologia do sincrânio, aporta suficientes dados para que avaliemos, pelo menos em parte, os graus de evolução e adaptação de *C. aurita* no elenco dos anuros recentes.

Miranda-Ribeiro (1920), Cei (1956), Barrio (1963), Gallardo (1972) e Garcia (1972) expõem claramente os hábitos de *C. aurita* e *C. ornata*. Uma conduta evidenciada desde os primeiros estágios larvais, é a reação agressiva quando excitados e o hábito carnívoro e canibal. Quando adultos, alimentam-se inclusive de pequenos vertebrados, quase do volume de seu próprio corpo. Segundo Cei (1956), *C. aurita* apresenta os mesmos costumes e ecologia de *C. ornata*, que Garcia (1972) classifica como hipógeo, vivendo «enterrado e não alojado em covas». O termo «fragmótico», já utilizado por Trueb (1973), será aqui empregado por melhor refletir este hábito. Além de fragmótico, *C. aurita*, conseqüentemente, tem hábito fossório (cavador), evidenciado por possuir, segundo Gallardo (1972), "tubérculos metatarsais de bordos fortemente cornificados e de função cavadora".

Trueb (1973) divide as tendências evolutivas dos anuros em dois grupos: primárias e secundárias. Tendo em vista esta divisão, serão avaliados o grau evolutivo e a adaptabilidade de *C. aurita*, no que se refere ao crânio.

1) Tendências evolutivas primárias: afetam, principalmente, as estruturas endocondrais básicas, produzindo adaptações que proporcionam a passagem dos anuros arcaicos aos intermediários e, posteriormente, atuando sobre os últimos, à característica divergência encontrada nos grupos avançados. São evidentes em níveis genéricos e familiares, sem particular associação com os tipos adaptativos.

Dentre o observado no crânio de *C. aurita*, citam-se as condições avançadas das seguintes estruturas:

1.1. os ramos dos nervos trigêmeo (V) e facial (VII) saem do neurocrânio através de um único orifício (forame proótico), como produto final da tendência, resultando no padrão estrutural de suspensão mandibular encontrado em todos, exceto *Ascaphoidea*;

1.2. apresenta, como a grande maioria dos anuros, dois forames para o nervo auditivo (VIII), refletindo uma condição considerada avançada. Segundo Trueb (1973), alguns anuros (exemplos isolados) apresentam um único forame;

1.3. seu pré-maxilar, embora desenvolvido, é proporcionalmente menor que o maxilar, refletindo uma disposição mais ântero-medial das cápsulas nasais, o que possibilita maior extensão do maxilar;

1.4. a verdadeira ossificação do quadrado é um caráter primitivo que ocorre nos ascafédeos, pelobatídeos e *Brachycephalus*, refletindo, provavelmente, uma especialização. O quadrado tende a permanecer cartilaginoso nos anuros transicionais e avançados; entretanto, uma calcificação secundária pode ocorrer, pela invasão da ossificação do quadrado-jugal. É o que ocorre em *C. aurita*, refletindo uma especialização no sentido de promover a articulação crânio-mandibular de uma cabeça pesada. Dessa maneira, pode ser considerada uma tendência evolutiva secundária.

Em contrapartida, a "taenia tecta medialis" que separa as fontanelas parietais e a "taenia tecta transversalis" que as separa da fontanela frontal podem, provavelmente, estar presentes, refletindo uma condição arcaica. Segundo Trueb (1973), há uma tendência para a perda das coberturas cartilaginosas do neurocrânio, especialmente a "taenia tecta medialis". Todavia, Baldauf (1959, *in* Trueb, 1973), propõe que a presença e o caráter dessas estruturas podem ser obscurecidas por suas ossificações e sinosteoses com os ossos adjacentes. Em *C. aurita*, a sutura entre os frontoparietais, marcada por uma crista é, na fêmea maior (UFRS. AN-734), visível somente na metade anterior, entre as órbitas. No macho, com crânio comparativamente maior, continua-se posteriormente, refletindo, na cobertura dérmica, a localização da "taenia tecta medialis". Na outra fêmea esta crista não é observada. Além desta, observa-se, nos três exemplares, outra linha ornamentária, transversal, que parece refletir, no dermocrânio, a localização da "taenia tecta transversalis", possivelmente indicando a antiga sutura entre frontal e parietal. Esta hipótese baseia-se no fato de que a morfologia dérmica dos frontoparietais parece indicar, para *C. aurita*, a condição proposta por Baldauf, já descrita. Só seria possível verificar a presença ou não dessas estruturas cartilaginosas, bem como a natureza e o desenvolvimento dos frontoparietais, através do acompanhamento das etapas embrionárias e ontogenéticas de *Ceratophrys*, como fizeram Griffiths (1954b) e Jarosová & Rocek (1982) para outros anuros. Segundo Trueb (1973), entre os Ranidae, Leptodactylidae e Bufonidae, ocorrem um ou dois centros de ossificação no frontoparietal, dependendo da espécie.

2) Tendências evolutivas secundárias: afetam, ocasionalmente, as estruturas endocondrais, produzindo alterações de importância relativamente menor e sujeitas a um maior paralelismo e convergência que aquelas realizadas pelas tendências primárias. Sua ação é mais evidente dentre as estruturas dermicamente derivadas, ocasionando redução e/ou elaboração ósseas. Atuam, modificando o modelo básico para situações adaptativas particulares, produzindo a maioria das divergências evolutivas. São, portanto, mais difíceis de discernir.

Analisando o trabalho de Trueb (1973), bem como os de outros autores, verifica-se que, sob determinados aspectos, *C. aurita* apresenta algumas características consideradas avançadas e outras conservadoras, levando a adaptações tipicamente terrestres (T), fragmóticas (P) e fessoriais (F), bem como para viver em ambientes áridos e semi-áridos (A).

2.1. A elaboração dérmica é diretamente associada aos anuros de grande porte, com mudança de hábito para terrestre ou fossório ou à vida em ambientes áridos e semi-áridos. É o caso de *C. aurita*, com crânio pesadamente ossificado (T, A), estruturalmente compactado, dérmicamente ornamentado, focinho acuminado (F) e pouco deprimido (T).

2.2. A ornamentação dérmica, como especialização secundária, cuja finalidade é fortalecer o crânio e auxiliar na prevenção da dessecação, obedece uma seqüência ascendente de adição óssea nos anuros modernos: exostose, "casquing" e co-ossificação. Nas formas fragmóticas e, freqüentemente, nas terrestres, especialmente dentre as que habitam ambientes áridos e semi-áridos, é por meio de "casquing" e co-ossificação. Em *C. aurita*, a ornamentação é exostósica, o tipo mais generalizado, porém com a mesma finalidade em termos de especialização.

2.3. Há uma tendência para unir os múltiplos centros de ossificação nos anuros avançados. Em *C. aurita*, a cobertura dérmica dorsal (nasal e frontoparietal) é bem desenvolvida (T, F, A). Os nasais são mais largos e fusionados medialmente (T), formando uma completa cobertura para a porção anterior do neurocrânio (F). Os frontoparietais, fusionados medialmente, cobrem a fontanela frontoparietal, fusionam-se ao esfenetmóide e otoccipital e formam o rebordo supraorbital, lateralmente (T), protegendo as órbitas por uma aba (P). Juntamente com os esquamais, formam a arcada temporal, ponte protetora para as cristas paróticas (T).

2.4. Nas formas fragmóticas e fessoriais surgem novos centros de ossificação, que originam novos elementos, tais como, pré-nasal, inter-nasal e esfenetmóide dérmico, ausentes em *C. aurita*.

2.5. O arco maxilar é, primitivamente, composto por três elementos: pré-maxilar, maxilar e quadrado-jugal, com tendência a perder este último. Lynch (1971) concorda com esta afirmação. Entretanto, a presença de um quadrado-jugal bem desenvolvido é uma especialização dentre as grandes espécies terrestres. O arco maxilar de *C. aurita* é estruturalmente bem elaborado, com bom desenvolvimento do quadrado-jugal (T) e dos bordos laterais (P). Concordando com Lynch (1971), a "pars palatina" do pré-maxilar é inexpressiva nesta espécie, sendo seu desenvolvimento uma especialização ao habitat terrestre. Porém, o

processo alar deste osso é bem elaborado e a "pars facialis" do maxilar, plenamente ossificada (T). A retenção da dentição pré-maxilar e maxilar pode ser considerada uma feição primitiva dentre os anuros, bem como a presença de dentes pedicelados. A perda dos dentes ou modificação para a forma de presas, nos quais não se pode detectar, com precisão, uma zona de fraqueza entre pedestal e coroa, é considerada uma característica avançada (especialização). A forma de presa, segundo Trueb (1973), parece estar associada ao hábito alimentar, caracterizando os anuros que, freqüentemente, alimentam-se de pequenos vertebrados. Os dentes de *C. aurita*, embora possuam forma de presas (T), são pedicelados. Essa característica primitiva é compensada, em termos de especialização, por ser a zona de transição (fraqueza) calcificada e difícil de discernir.

2.6. Com relação aos ossos dérmicos do palato, *C. aurita* desvia-se um pouco da condição normal das formas terrestres avançadas, nas quais, em decorrência do maior desenvolvimento dos componentes dérmicos dorsais, os pré-vômeres e os palatinos são, freqüentemente, reduzidos ou ausentes. O palatino é o osso mais afetado pela redução, que é compensada pela ossificação do "planum antorbitale", substituição pelo pré-vômer ou extensão do ramo anterior do pterigóide. Em *C. aurita*, não obstante a ossificação do "planum antorbitale" e desenvolvimento do ramo anterior do pterigóide, o palatino e o pré-vômer são relativamente bem desenvolvidos. Deve-se, provavelmente, interpretar esse fato como a necessidade de tais ossos sustentarem, em parte, a arquitetura de um crânio de grandes proporções. Ambos apresentam estruturas odontóides, sendo encontrados no pré-vômer, como característica arcaica, porém especializada ao hábito carnívoro, um ou dois dentes, aparentemente verdadeiros e de implantação acrodonte. O parasfenóide é um osso de boas dimensões em *C. aurita* (T). Contrariamente ao citado por Trueb (1973), como especialização para os grandes anuros terrestres, inexistente em *C. aurita* qualquer vestígio de estruturas odontóides em seu processo cultriforme, bem como carena longitudinal, lisa ou serrilhada.

2.7. Primitivamente, o pterigóide tem função de osso palatal; em muitos anuros modernos, participa do "suspensorium". Seu ramo medial tende a reduzir-se ou desaparecer nos anuros avançados, bem como o esquamosal nas espécies maiores e extensivamente ossificadas. Em *C. aurita*, o pterigóide tem boa representação palatal, por seu ramo medial ser proporcionalmente bem desenvolvido, bem como os ramos zigomático e ótico do esquamosal, o qual desenvolve uma placa ótica protegendo a crista parótica (T). Esses dois ossos, aderindo ao quadrado, participam da suspensão mandibular autosistólica.

Griffiths (1954 a), observando as relações do ramo ótico do esquamosal com a cápsula auditiva, divide os anuros em três grupos: a) "crânios nos quais o ramo do esquamosal cobre e repousa sobre a cápsula auditiva». Segundo Trueb (1973), esse arranjo, no qual a «placa ótica" (Lynch, 1971), medialmente expandida, articula-se amplamente à porção distal da crista parótica, é associado ao grande acréscimo de ossificações cranianas dos anuros terrestres, de tamanho moderado a

grande, fossoriais ou fragmóticos. b) «Crânios nos quais o ramo do esquamosal forma um arco completo ou parcial sobre a cápsula auditiva, porém não se apoiando nela». Este arco é a "arcada temporal" de Lynch (1971). Segundo Griffiths (1954a), é encontrado nas espécies adultas de *Ceratophrys* e *Pelobates*, só começando a se formar após completada a metamorfose, pelo desenvolvimento de expansões dérmicas do frontoparietal, lateralmente, e do esquamosal, medialmente. Propõe que, por possuírem hábito fossorial, nesses dois gêneros o arco é um elemento dérmico secundário, ossificado através do estímulo por fricção. c) "Crânios nos quais o ramo supraótico é extremamente pequeno ou completamente ausente, com o esquamosal meramente apoiado sobre a cápsula auditiva". Segundo Trueb (1973), esse arranjo é típico de muitos microhilídeos e pipídeos e característico de espécies pequenas ou arbóreas, nas quais as ossificações cranianas não são muito desenvolvidas.

Em *C. aurita*, a face ventral do ramo ótico do esquamosal, além de expandir-se numa placa ótica que repousa, amplamente, sobre a porção distal da crista parótica, forma a porção lateral do teto da cápsula auditiva e, juntamente com o frontoparietal, forma a arcada temporal que a protege, sem nela se apoiar. Tal constatação retifica, em parte, a colocação de Griffiths (1954a), no tocante ao gênero *Ceratophrys*, pois este apresenta, concomitantemente, as características dos grupos a e b.

2.8. Em *C. aurita*, a ossificação do neurocrânio é obscurecida, dorsalmente, pelo teto craniano (T). Provavelmente, como produto de especialização para um crânio pesado, o esfenetmóide apresenta-se totalmente ossificado e fusionado aos elementos sobrejacentes (T, F), com sua extremidade anterior bem desenvolvida, invadindo a área do septo nasal (F). A crista parótica é muito desenvolvida.

Gallardo (1965) divide os arranjos condilares em dois grupos: côndilos occipitais aproximados e separados entre si, considerando essa característica importante para discernir as relações intra-familiares dos leptodactilídeos. Tihen (1972a, in Lynch, 1971), estende essa relação para extra-familiar, dizendo ser um caráter de aproximação entre bufonídeos e ceratofrinídeos. Segundo Lynch (1971), os côndilos occipitais são justapostos nas famílias primitivas de anuros, vários gêneros de leptodactilídeos, *Rhinoderma* e todos os bufonídeos; sendo bem separados nos outros. Diz, ainda, que essa distinção (aproximados ou separados) pode depender, em parte, do tamanho do animal. Esse caráter é, assim, refletido nas posições dos cótilos atlantóides, que ele divide em três tipos: I) caracterizado por cótilos dispostos lateralmente e separados entre si; II) os cótilos são distinguíveis, mas não tão separados um do outro; e, III) os cótilos são confluentes, representando uma superfície articular contínua. O tipo II é considerado primitivo e os tipos I e III, especializações derivadas deste.

Ceratophrys apresenta côndilos occipitais salientes e justapostos, cujos cótilos atlantóides correspondentes são do tipo III, conhecido por ocorrer somente nos Ceratophryinae e Ascaphidae, formando um padrão articular occipito-cervical heterocélico.

2.9. Trueb (1973) diz não conhecer casos em que falte a cápsula auditiva. Esta, freqüentemente, pode sofrer redução, pela perda do plectro nos grupos avançados. Por convenção, os anuros primitivos têm mecanismos auditivos completamente desenvolvidos, sendo essa perda um avanço no sentido de uma especialização associada a adaptações aquáticas e terrestres. Segundo de Williers (1931 a, *in* Trueb, 1973), a perda do plectro nos anuros terrestres é compensada pela presença de um grande opérculo que, filogeneticamente «mais antigo» que o aparato plectral, tende a alargar-se, recebendo oscilações via membros anteriores e músculo opercular. Esta constatação difere, um pouco, do observado por Eiselt (1939, *in* Limeses *et alii*, 1972) que correlaciona a presença de um ouvido médio completo e sua ausência ou atrofia a adaptações, respectivamente, à vida terrestre e aquática. Segundo Lynch (1971), a «columella», nos leptodactilídeos, é associada ao otoccipital e repousa num «operculum» cartilaginoso. Sua forma, tamanho e direção mostram alguma diferença, podendo ser ausente em algumas espécies, mas não a investigou aprofundadamente. *C. aurita* apresenta um plectro bem elaborado; conseqüentemente, seu ouvido médio é completo.

Numa apreciação global, percebe-se que as tendências que conduzem ao hábito principalmente terrestre são, de certo modo, as mais conservadoras. Neste nível, em *C. aurita* predominam, como especializações, as adaptações próprias ao grande porte e características predatórias, pelo menos no que se refere ao crânio. A extensa ossificação, em todas as suas manifestações resultantes, aliada a uma especializada denticção, parece resumir, substancialmente, o estágio adaptativo desta espécie e formas afins.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi parte das exigências do Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, para obtenção de grau de Mestre, tendo sido parcialmente subsidiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS).

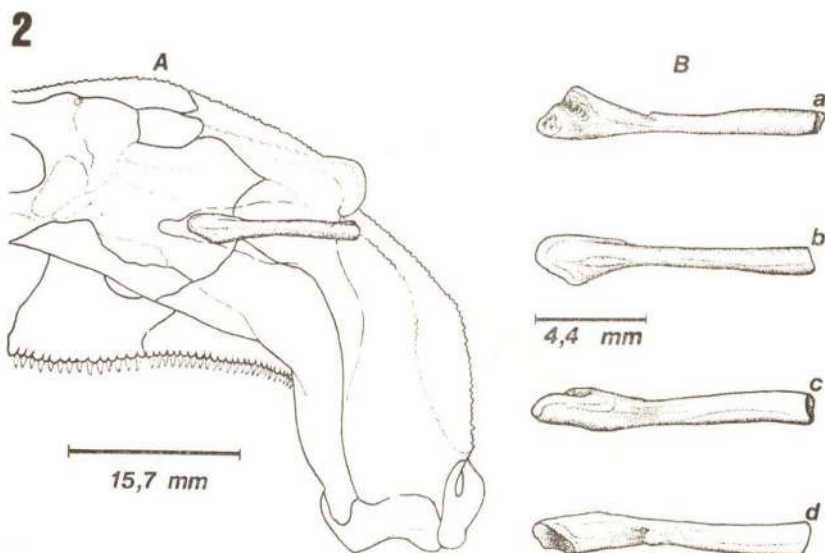
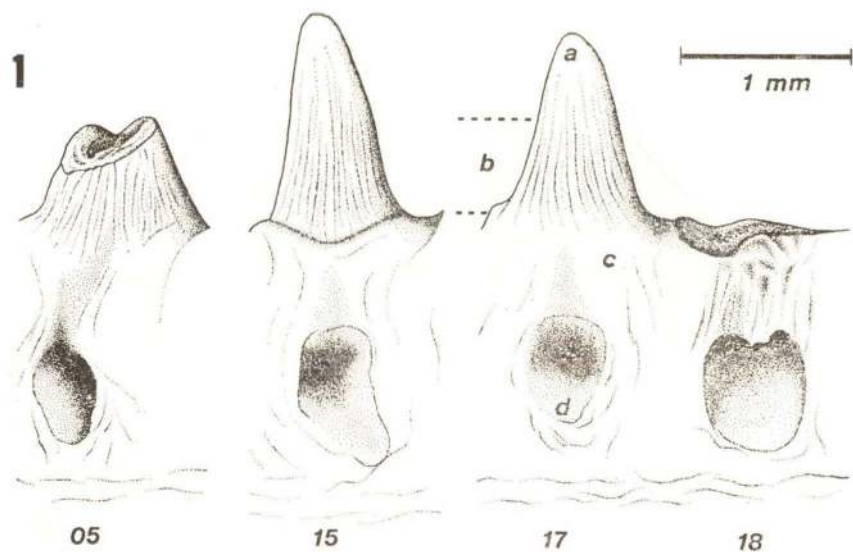
Agradeço ao Prof. Dr. Mário Costa Barberena, orientador deste projeto, e à Profa. Lígia Krause, por seus comentários e críticas.

À Fundação Parque Zoológico de São Paulo, na pessoa do Prof. Werner C. A. Bokermann, agradeço a doação dos três exemplares de *C. aurita* aqui estudados.

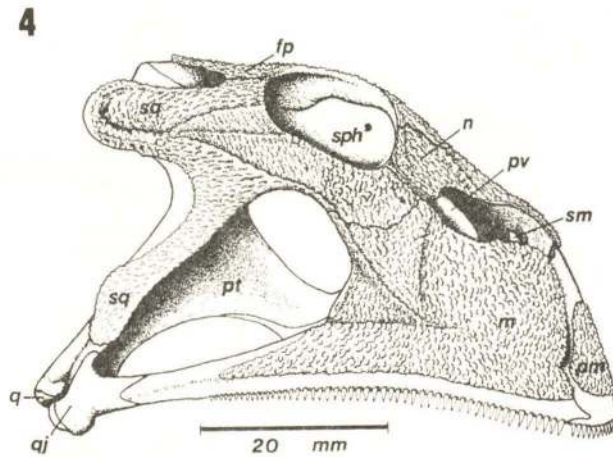
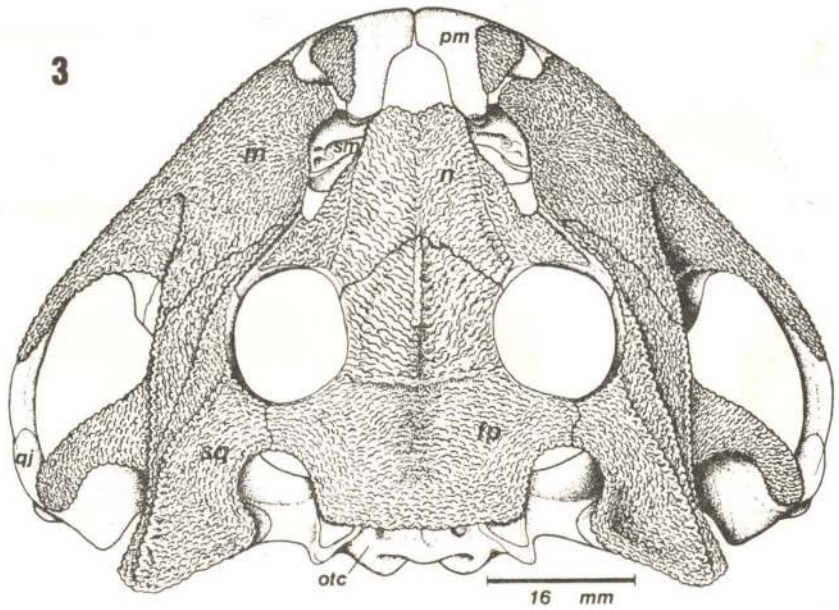
REFERÊNCIAS

- Ameghino, F., 1899. *Sinopsis geológico-paleontologica. Suplemento (adiciones y correcciones)*, 13 pp. Imprenta y Encuadernación La Libertad, La Plata.
- Barrio, A., 1963. Consideraciones sobre comportamiento y "grito agresivo" propio de algunas especies de Ceratophrynidae (Anura). *Physis*, Buenos Aires, 24 (67): 143-148, il.
- Bell, T., 1843. Reptiles. In: C. Darwin, *The zoology of the voyage of the H. M. S. Beagle under the command of Captain Fitzroy R. N. during the years 1832-1836*, vol. 5, 51 pp., 20 ests.

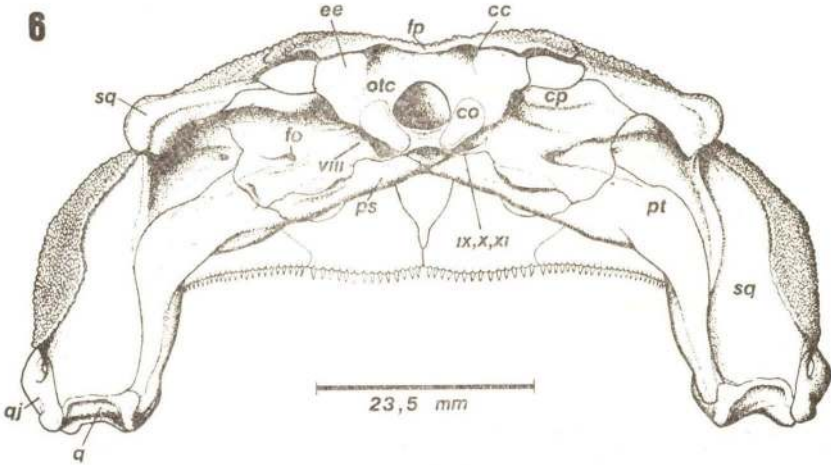
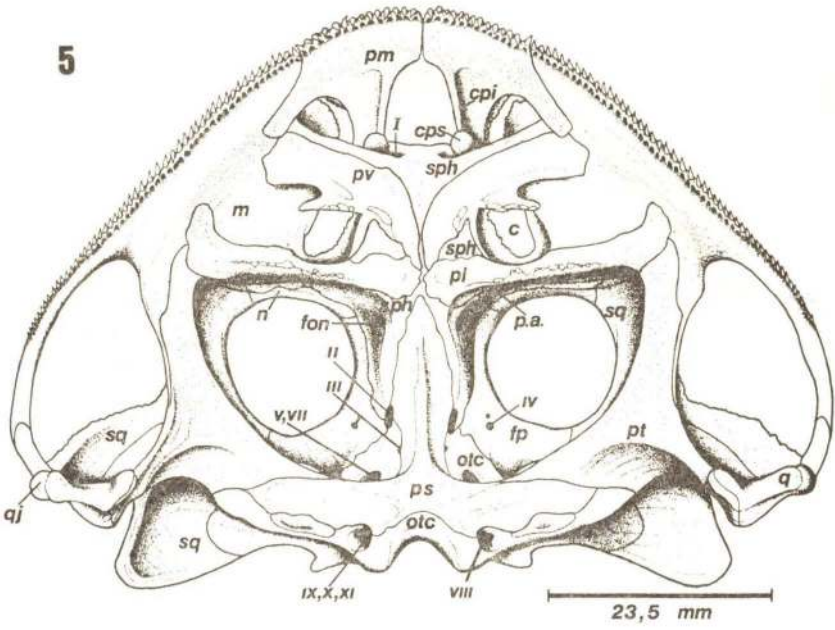
- Casamiquela, R. M., 1963. Sobre un par de anuros del Mioceno de Rio Negro (Patagonia): *Wauvelia gerholdi* n. gen. et sp. (Ceratophrynidae) y *Gigantobatrachus parodi* (Leptodactylidae). *Ameghiniana* (Rev. Asoc. Paleont. Argentina), 3 (5): 141-160.
- Cei, J. M., 1956. Nueva lista sistematica de los batracios de Argentina y breves notas sobre su biología y ecología. *Inv. Zool. Chilenas*, Santiago, 3 (3-4): 43-49.
- Gallardo, J. M., 1965. A proposito de los Leptodactylidae (Amphibia, Anura). *Papéis Avulsos Zool.*, São Paulo, 17 (8): 77-87.
- Gallardo, J. M., 1972. Anfíbios de la Provincia de Buenos Aires — observaciones sobre ecología y zoogeografía. *Cienc. Invest.*, Buenos Aires, 28 (1-2): 3-14, il.
- García, J. E., 1972. Ampliación de la distribución geográfica de *Ceratophrys ornata* (Bell) (Anura, Ceratophrynidae) y algunas observaciones etoecológicas. *Physis*, Buenos Aires, 31 (83): 656-658.
- Gasparini, Z. B. & A. M. Báez, 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. *Actas I Congr. Argent. Paleont. Bioestrat.*, Tucumán, 2: 377-415.
- Griffiths, I., 1954a. On the "otic element" in Amphibia Salientia. *Proc. Zool. Soc. London* 124: 35-50, il.
- Griffiths, I., 1954b. On the nature of the fronto-parietal in Amphibia, Salientia. *Proc. Zool. Soc. London* 123: 781-792, il.
- Goodrich, E. S., 1958. *Studies on the structure and development of vertebrates*. Dover Publ., New York, vol. 1, il.
- Jarosová, J. & Z. Rocek, 1982. The incrassatio frontoparietalis in frogs, its origin and phylogenetic significance. *Amphibia-Reptilia*, Wiesbaden, 3 (2-3): 111-124, il.
- Limeses, C. E.; Vignes, I & M. Tio, 1972. Las especies argentinas del género *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae) — algunos aspectos anatómicos de posible significación taxonómica, parte II. *Physis*, Buenos Aires, 31 (83): 631-652, il.
- Lynch, J. D., 1971. Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Miscell. Publ.*, Univ. Kansas, Lawrence, 53: 1-238, il.
- Lynch, J. D., 1973. The transition from archaic to advanced frogs. In: Vial, J. D., ed. *Evolutionary biology of the Anura — contemporary research on major problems*, Univ. Missouri Press, Kansas, pp. 133-182.
- Miranda-Ribeiro, A., 1920. Algunas considerações sobre o género *Ceratophrys* e suas espécies. *Revta. Mus. Paulista*, São Paulo 12: 291-304, 5 ests.
- Noble, G. K., 1931. *The Biology of the Amphibia*. McGraw-Hill Book Co., Inc. New York, 577 pp.
- Parsons, T. S. & E. E. Williams, 1962. The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny. *J. Morphol.* 110: 375-389, il.
- Peyer, B., 1968. *Comparative Odontology*. Univ. Chicago Press, 347 pp., 220 figs., 96 pls.
- Raddi, G., 1823. Continuazione della descrizione dei Rettili Brasiliani. *Mem. Soc. Ital. Sci. Modena* 19 (1): 58-73.
- Reig, O. A., 1960. La anatomía esquelética del género *Lepidobatrachus* (Anura, Leptodactylidae) comparada con la de otros ceratofrinos. *Actas Trab. I Congr. sudam. Zool.*, La Plata, 4: 133-147, il.
- Reig, O. A. & C. E. Limeses, 1963. Un nuevo género de anuros ceratofrinidos del Distrito Chaqueño. *Physis*, Buenos Aires, 24: 113-128, il.
- Rusconi, C., 1932. La presencia de anfibios ("Ecaudata") y de aves fósiles en el piso ensenadensis de Buenos Aires. *An. Soc. Cient. argent.*, Buenos Aires, 113: 145-149.
- Trueb, L., 1973. Bones, frogs and evolution. In: Vial, J. L., ed. *Evolutionary Biology of the Anura — contemporary research on major problems*. Univ. Missouri Press, Kansas, pp. 65-132, il.
- Wied, M. A., P. zu, 1824. Verzeichnis der Amphibien welche im zweiten Bande der Naturgeschichte Brasiliens vom Prinz Max von Neuwied beschrieben werden. *Isis*, Oken, (6): 661-673.



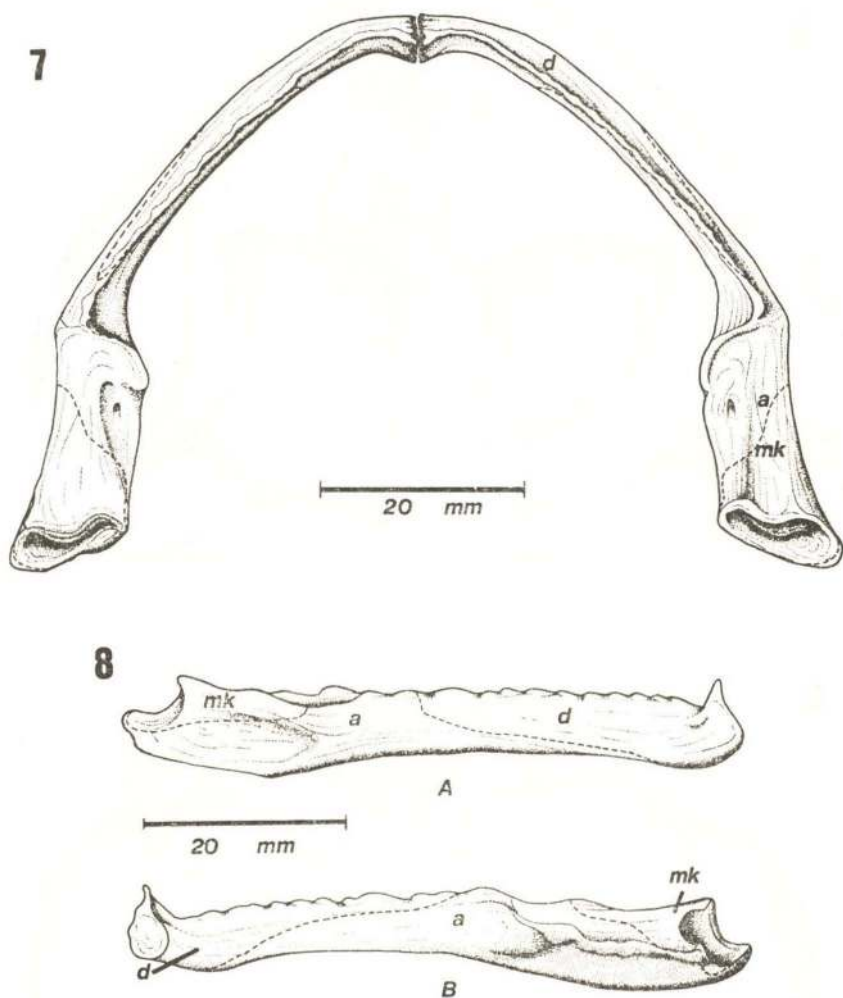
Ceratophrys aurita. Fig. 1: vista lingual dos dentes do maxilar esquerdo (UFRS.AN-735); a — coroa; b — zona de transição; c — pedestal; d — pórtico.
 Fig. 2: plectro da "columella auris"; A — sua posição no crânio, vista occipital;
 B — detalhe, vistas anterior (a), posterior (b), dorsal (c) e central (d).



Ceratophrys aurita, crânio. Fig. 3: dorsal. Fig. 4: lateral.



Ceratophrys aurita, crânio. Fig. 5: vista palatal. Fig. 6: vista occipital.



Ceratophrys aurita, mandíbula. Fig. 7: vista dorsal. Fig. 8: vistas lateral (A) e medial (B). a — angular; b — dentário; mk — porção póstero-dorsal, articular da cartilagem de Meckel.

LEGENDA DAS FIGURAS 3 A 6:

- c — coana
- cc — canal da artéria carótida
- co — côndilo occipital
- cp — crista parótica
- epi — local da cartilagem pré-nasal inferior
- ept — cartilagem pré-nasal superior
- ee — eminência epitética
- fo — fenestra oval
- fon — forame orbitonasal
- fp — frontoparietal
- m — maxilar
- n — nasal
- otc — otoccipital
- pa — "planum antorbitale" do esfenetmóide
- pl — palatino
- pm — pré-maxilar
- ps — parasfenóide
- pt — pterigóide
- pv — pré-vômer
- q — quadrado
- qj — quadrado-jugal
- sm — septo-maxilar
- sph — esfenetmóide
- sq — esquamosal
- I — forame do nervo olfativo
- II — forame do nervo óptico
- III — forame do nervo óculo-motor
- IV — forame do nervo troclear
- V, VII — forame proótico
- VIII — forames do nervo auditivo
- IX, X, XI — forame jugular