

RUTH AMANDA ESTUPIÑÁN-TRISTANCHO

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA DE *Osteocephalus taurinus*
Steindachner, 1862 (AMPHIBIA: ANURA: HYLIDAE)

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-graduação em
Zoologia da Universidade Federal do
Pará e do Museu Paraense Emílio
Goeldi como requisito parcial para a
obtenção do grau de Mestre em
Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. David C. Oren.

Belém, 2001

RUTH AMANDA ESTUPIÑÁN-TRISTANCHO

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA DE *Osteocephalus taurinus*
Steindachner, 1862 (AMPHIBIA: ANURA: HYLIDAE)

Dissertação aprovada como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre no Programa de Pós-graduação em Zoologia da Universidade Federal do Pará e do Museu Paraense Emílio Goeldi; comissão formada pelos professores:

Orientador:

Prof. Dr. David C. Oren.
Museu Paraense Emílio Goeldi

Prof. Dr. Ulisses Galatti
Museu Paraense Emílio Goeldi

Prof. Dr. Horacio Higuchi
Museu Paraense Emílio Goeldi

Profa. Dra. Ana Y. Harada
Museu Paraense Emílio Goeldi

Belém, Juno de 2001

*Este trabalho é o resultado da ensinância de um
mestre Prof. Dr. Pedro M. Ruiz,
das influências de Blanca Cecilia, minha mãe,
que sempre está ao meu lado,
do meu Rodrigo o filho que sempre está comigo,
e de nenhuma forma posso esquecer a ensinância
do Mauricio.*

A eles o dedico.

AGRADECIMENTOS

Aos Drs. Teresa Cristina Avila-Pires, José Maria Cardoso, David C. Oren, Ulisses Galatti e Horacio Higuchi pela ajuda na escolha do tema desta dissertação. Ao Dr. Hélio Ricardo da Silva pelas sugestões no início do estudo.

Ao Fundo do Museu Paraense Emílio Goeldi pelo apoio econômico para visitar as coleções herpetológicas na Colômbia e São Paulo, também a Dra. Ana Harada. A CAPES pela bolsa de estudos.

A cada um dos curadores dos diferentes museus, que de uma forma rápida e sem muita burocracia providenciaram o empréstimo dos exemplares. Especialmente, agradeço a Dra. Maria Cristina Ardila, curadora da coleção de anfíbios do Instituto de Ciencias Naturales (ICN) na Colômbia.

Ao Dr. Miguel T. Rodrigues por permitir minha intromissão ao MZUSP. Da mesma forma, Patrícia Narvaes estudante de doutorado da USP, foi uma pessoa cálida e acolhedora numa cidade fria, a ela agradeço.

As pessoas importantes que mostraram caminhos, na resolução de minhas perguntas ao Dr. José Maria Cardoso da Silva ensinou-me que a variação geográfica não é tão simples como todo mundo acredita.

Ao Dr. Orlando Tobias Silveira, quem me influenciou para trabalhar com isso da análise de componentes principais.

A Mauricio pelas discussões taxonômicas, biogeográficas, estatísticas, filogenéticas e ecológicas.

Ao Dr. Marinus S. Hoogmoed e o Dr. Jonh D. Lynch pela ajuda na resolução de alguns problemas taxonômicos.

Ao Dr. Paulo Emílio Vanzolini pelas informações sobre coordenadas geográficas de localidades perdidas na Amazônia.

A Luis Barbosa, quem diz que o ArcView é muito simples.

Aos Drs. Ulisses Galatti, Ana Harada, David C. Oren e Ana Prudente pelas sugestões feitas no manuscrito.

A Denise Ramos, uma pessoa incansável.

A turma da escolinha da herpetologia Gabriel, Robson e André pela tolerância e compreensão.

Ao Museu Emílio Goeldi local que pode ser a base para grandes alcances acadêmicos.

Agradeço a Blanca Cecilia minha mãe, Francisca minha vovó, Margarita minha irmã e Elvira minha tia, elas que não me perdem de vista em nenhum momento.

A Rodrigo e Mauricio que permitiram minhas ausências.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	<i>iv</i>
LISTA DE TABELAS	<i>v</i>
RESUMO	<i>vi</i>
ABSTRACT	<i>vii</i>
1. INTRODUÇÃO	<i>1</i>
2. OBJETIVOS	<i>6</i>
3. HIPÓTESES E PREDIÇÕES	<i>6</i>
4. MATERIAL E MÉTODOS	<i>7</i>
4.1 Distribuição geográfica e escolha das populações a serem analisadas	<i>8</i>
4.2 Determinação do sexo, estado de maturidade sexual e dimorfismo sexual	<i>8</i>
4.3 Caracteres taxonômicos	<i>9</i>
4.3.1 Morfometria	<i>9</i>
4.3.2 Morfologia externa	<i>10</i>
4.3.3 Morfologia interna	<i>11</i>
4.4 Análise estatística	<i>12</i>
4.4.1 Variáveis qualitativas	<i>12</i>
4.4.2 Variáveis quantitativas	<i>13</i>
4.5 Análises de variação com mapas de isolinhas	<i>14</i>
4.6 Possíveis explicações do padrão de variação do tamanho em <i>O. taurinus</i>	<i>15</i>
4.7 Isolamento por distância	<i>17</i>
4.8 Análise taxonômica de <i>O. taurinus</i>	<i>17</i>
5. RESULTADOS	<i>19</i>
5.1 Caracteres taxonômicos	<i>21</i>
5.2 Análise estatística	<i>35</i>
5.3 Distribuição geográfica e análise de variação geográfica com mapas de isolinhas	<i>43</i>
5.4 Possíveis explicações para o padrão de variação dos diferentes tamanhos de <i>O. taurinus</i>	<i>49</i>
5.5 Isolamento por distância	<i>50</i>
5.6 Taxonomia de <i>O. taurinus</i>	<i>50</i>
6. DISCUSSÃO	<i>56</i>
7. CONCLUSÕES	<i>67</i>
8. LITERATURA CITADA	<i>69</i>
Anexo 1. Material Examinado	<i>75</i>

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Representação esquemática da medida do comprimento das membranas interdigitais e dedos da mão de <i>O. taurinus</i> _____	10
Figura 2. Divisões da Amazônia. _____	16
Figura 3. Atual distribuição geográfica de <i>O. taurinus</i> _____	20
Figura 4. Padrões de coloração dorsal observados em <i>O. taurinus</i> . a_____	24
Figura 5. Padrões de manchas na superfície ventral encontrados em <i>O. taurinus</i> .__	25
Figura 6. Padrões de manchas na superfície do flanco encontrados em <i>O. taurinus</i> . 26	
Figura 7. Crânio de <i>O. taurinus</i> . _____	29
Figura 8. Crânio de <i>O. taurinus</i> . _____	30
Figura 9. Aparelho hiolaringeal de <i>O. taurinus</i> . _____	32
Figura 10. Estruturas da mão e pé, cintura pectoral e cintura pélvica de <i>O. taurinus</i> . _____	33
Figura 11. Coluna vertebral de <i>O. taurinus</i> . _____	35
Figura 12. Análise de agrupamento para os machos feita com as variáveis morfométricas avaliadas. _____	41
Figura 13. Análise de componentes principais para os machos, a partir das variáveis morfométricas. _____	41
Figura 14. Análise de agrupamento para as fêmeas feita com as variáveis morfométricas avaliadas. _____	42
Figura 15. Análise de componentes principais para as fêmeas, a partir das variáveis morfométricas. _____	42
Figura 16. Isolinhas da textura da pele da superfície dorsal dos machos. _____	44
Figura 17. Isolinhas da textura da pele da superfície dorsal das fêmeas. _____	45
Figura 18. Isolinhas para padrão de coloração da superfície dorsal dos machos e das fêmeas. _____	46
Figura 19. Isolinhas dos tamanhos dos machos de <i>O. taurinus</i> _____	47
Figura 20. Isolinhas dos tamanho das fêmeas de <i>O. taurinus</i> . _____	48
Figura 21. Filogenia proposta por Da Silva (1998) para o grupo monofilético dos sapos "cabeça de casco" _____	64

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Hábitat e tamanho das amostras populacionais de <i>O. taurinus</i> _____	21
Tabela 2. Valores da média, desvio padrão e intervalos das medidas individuais. ____	22
Tabela 3. Valores mínimo, máximo e desvio das proporções corporais dos exemplares da espécie <i>O. taurinus</i> _____	22
Tabela 4. Análise de Kruskal-Wallis entre os sexos para as variáveis qualitativas ____	36
Tabela 5. Análise de Kruskal-Wallis para a textura do dorso por sexo _____	36
Tabela 6. Análise de Kruskal-Wallis para as variáveis qualitativas que não apresentaram diferenças entre sexos. _____	36
Tabela 7. Análise de variância dos caracteres quantitativos entre os sexos _____	37
Tabela 8. Coeficientes dos autovetores da ACP das variáveis quantitativas de machos e fêmeas _____	38
Tabela 9. Análise de variância dos machos e fêmeas com os escores resultantes das análises de componentes principais _____	39
Tabela 10. Coeficientes dos autovetores da ACP para machos e fêmeas realizado com cada um dos exemplares _____	40
Tabela 11. Caracterização das populações pelas variáveis textura dorsal da pele, padrão de coloração dorsal e tamanho. _____	48
Tabela 12. Valor do F_s dos grupos (divisões) da ANOVA hierárquica e porcentagens de variabilidade do primeiro eixo da ACP para os machos e as fêmeas nos grupos (divisões), subgrupos (populações) e dentro dos subgrupos (CP 1 dos exemplares), para as divisões propostas pelos diferentes autores. ____	49
Tabela 13. Proporções corporais de <i>Osteocephalus</i> sp, <i>O. buckleyi</i> , <i>O. aff. oophagus</i> , <i>O. planiceps</i> , <i>O. verruciger</i> , <i>O. yasuni</i> e <i>O. taurinus</i> _____	51

RESUMO

Osteocephalus taurinus é uma espécie nominal de ampla distribuição na Amazônia e nos llanos do Orinoco. Sua grande variação morfológica indica que se trata de um complexo de espécies. O presente estudo examina a variação geográfica de vários caracteres morfológicos e morfométricos da espécie nominal, avalia a hipótese de tratar-se de fato um complexo de espécies; e testa a teoria da atual distribuição das formas, através de padrões biogeográficos, ecológicos e de regime de precipitação já definidos. A partir de 431 espécimes estudados foram selecionadas 16 populações, nas quais foram analisados 20 caracteres anatômicos internos, 14 caracteres morfométricos e seis caracteres morfológicos externos. Através de análises estatística e mapas de isolinhas evidenciou-se que *O. taurinus* não se trata de um complexo de espécies e sim possui uma grande variação intra e interpopulacional das características morfométricas e morfológicas. Simultaneamente, foram observados caracteres anatômicos internos polimórficos. O primeiro componente obtido através de uma análise de componentes principais mostra uma variação clinal do tamanho corporal ao longo da distribuição geográfica total, mais evidente nos machos. Em outros caracteres analisados, a variação ficou independente do cline. O padrão espacial do tamanho indicou que as formas maiores ocorrem nas terras baixas da Amazônia, onde a vegetação de floresta ombrofila divide as áreas de cerrado ao norte e ao sul do continente sul americano. Nestas últimas áreas, ocorrem com maior intensidade as formas menores. Esta distribuição espacial não se explicou através das divisões propostas por outros autores para Amazônia, o que pode ser devido a um mascaramento gerado pela grande variação intrapopulacional. O modelo espacial do tamanho corporal de *O. taurinus* não corresponde a um padrão de isolamento por distância, o que pode sugerir que a colonização da espécie em algumas áreas seja recente. Este estudo confirma a hipótese da origem do gênero no início do Plioceno, o que indica que *O. taurinus* teria tido tempo suficiente para se dispersar antes do surgimento dos Andes como barreira geográfica.

Palavras chaves: Anuros, *Osteocephalus taurinus*, caracteres morfológicos, variação geográfica, tamanho corporal.

ABSTRACT

Osteocephalus taurinus is an Amazonian and Orinochian nominal species with a wide geographic distribution. Its great morphologic variation has suggested that *O. taurinus* is in fact a species complex. This study examines the geographic variation of morphometric and morphologic characters. The species complex hypothesis is tested. Simultaneously, in order to explain the present body form distribution by biogeographic, rainfall and ecological patterns previously established for Amazonia, these patterns were assessed. From total 431 specimens studied, 16 populations were selected for analysis 20 of inner anatomic structures, 14 morphometric and 6 morphologic external characteres. Statistical analyses and isoline maps indicated that *O. taurinus* not is a especies complex and exist a interpopulation and intrapopulation variation on the morphometry and morphology of *O. taurinus*. Polymorphic anatomical characters occurs in this species. The first axis of a principal component analysis showed a clinal variation of body size along the entire geographic distribution was most plainly evident in males. Clinal variation in other characters studied was independent of cline. Spatial size distribution indicated the largest specimens occur in the Amazon lands low, where rainforest vegetation divides savanna areas to the north and south of South America. These two last areas more often presented the smaller forms. In this study, the distribution observed for *O. taurinus* was not explained by traditional divisions of Amazonia, and suggest some noise generated by high intrapopulation variation. This spatial model of *O. taurinus* body size did not show a pattern of isolation by distance, which may suggest a recent area colonization by this species. Simultaneously, the study confirms the early Pliocenic origin hypothesis for *Osteocephalus*, which allowed *O. taurinus* had time to disperse before the Andes emerged as a geographical barrier.

Key words: Anuran fauna, *Osteocephalus taurinus*, morphologic characters, geographic variation, body size.

1. INTRODUÇÃO

A variação geográfica refere-se às diferenças genéticas, morfológicas ou comportamentais que podem apresentar as populações de uma mesma espécie ao se encontrarem espacialmente segregadas. Basicamente, estas diferenças originam-se através de mudanças na distribuição do fenótipo e genótipo dos organismos em diferentes localidades ao longo do tempo (Zink & Remsen Jr., 1986). Estas mudanças podem ser geradas por influências genéticas em populações isoladas. Contudo, a variação geográfica não é necessariamente explicada através de um componente genético, e sim definida pelo ambiente, o qual proporcionaria mudanças rápidas no fenótipo, mascarando influências de padrões e processos históricos (Chernoff, 1982).

Por outro lado, as diferenças fenotípicas entre populações podem ser o resultado de alterações nos processos de desenvolvimento tais como pedomorfose (Gould, 1977) ou também da acumulação gradual de substituições genéticas que provocariam pequenos efeitos fenotípicos (Zink & Remsem Jr., 1986). Outros padrões de variação geográfica podem ser atribuídos à seleção natural, sendo mantidos por adaptação a estas mudanças. Da mesma forma, estes padrões podem-se originar devido à uma plasticidade genotípica em resposta à disponibilidade de alimento (Madsen & Shine, 1993) e de outras condições ecológicas (Futuyma, 1986). Assim, mediante comparações entre padrões ontogenéticos, é possível esclarecer os mecanismos que provocam as diferenças entre fenótipos ou entre espécies (Larson, 1980; Alberch, 1980).

Da mesma forma, através dos estudos de variação geográfica conjuga-se uma série de aspectos que podem ser o suporte para entender processos evolutivos quando estão relacionados à história da distribuição das populações, condições ambientais e características

fisiográficas (Thorp, 1976). Paralelamente, os estudos de variação geográfica são a base para evidenciar caracteres polimórficos de aplicação na sistemática e a diagnose de espécies. Contudo, é difícil entender como os processos estocásticos, como a deriva genética e o ambiente, influenciam na ocorrência de variação geográfica (Zink & Remsen Jr., 1986).

Para os anuros, são relativamente poucos os estudos sobre variação geográfica. No Neotrópico, vários autores, com base em dados morfológicos, mostram a distribuição e variação geográfica de algumas espécies. Heyer (1979) esclareceu o “status” específico dos membros do grupo *Leptodactylus pentadactylus* e analisou exemplares provenientes da maioria dos locais onde podem ocorrer as espécies pertencentes a este grupo. Schwartz (1965, 1968) estudou a variação geográfica das espécies *Eleutherodactylus ruthae* e *Eleutherodactylus wetmorei* na Ilha de Hispaniola. Lynch (1992) esclareceu a distribuição e variação de *Eleutherodactylus erythroleura* na Colômbia. Heyer (1994) realizou um estudo da variação morfológica do complexo *Leptodactylus podicipinos-wageneri*.

Um recente estudo realizado por Tarkhishvili *et al.* (1999) estudaram a variação morfológica no grupo *Rana macronemis* no Cáucaso.

Da mesma forma, tem sido realizados estudos sobre a variação geográfica relacionada à vocalização em diferentes espécies de anuros. Hasegawa (1999) examinou a variação geográfica de *Rana rugosae* em 17 populações com distribuição no Japão.

Hylidae é uma das maiores famílias entre os anuros está conformada por 719 espécies (Duellman, 1995), incluídas dentro de quatro subfamílias: Hemiphractinae com 5 gêneros, Hylinae com 26, Pelodyadinae com três e Phyllomedusinae com seis gêneros. Os centros de radiação da família correspondem as regiões Neotropical e da Australo-Papua, mas também pode-se encontrar nas regiões Neartica,

Palaearctica e Oriental (Duellman, 1999). O gênero *Osteocephalus* está incluído dentro da subfamília Hyline. Na atualidade está conformado por 13 espécies descritas: *O. ayarzaguenai*, *O. buckleyi*, *O. cabrerai*, *O. elkejungingerae*, *O. langsdorffii*, *O. leprieurii*, *O. oophagus*, *O. pearsoni*, *O. planiceps*, *O. subtilis*, *O. taurinus*, *O. verruciger* e *O. yasuni* distribuídas nos Andes, Orinoquia, Amazônia e Mata Atlântica.

A espécie nominal em estudo *Osteocephalus taurinus* Steindachner, 1862 está amplamente distribuída em toda a Amazônia e na região da bacia do Orinoco (Frost, 1999; Duellman, 1999).

A variabilidade dos caracteres morfológicos que apresenta *O. taurinus* pode-se constatar através das denominações dadas à espécie desde sua descrição original, assim :

Osteocephalus. taurinus Steindachner, 1862:77

Osteocephalus flavolineatus Steindachner, 1862:80

Trachycephalus (*Osteocephalus*) *taurinus* Steindachner, 1867:64

Osteocephalus (*Trachycephalus*) *taurinus* Steindachner, 1867:64

Hyla taurina Boulenger, 1882:363

Hyla (*Trachycephalus*) *vilarsi* Melin, 1941:40 (*apud.* Trueb & Duellman, 1971)

Hyla depressa Andersson, 1945:73

Osteocephalus taurinus Goin, 1961:13

Osteocephalus taurinus Trueb & Duellman, 1971

Esta sinonímia é fundamentalmente devida à variabilidade do padrão de coloração e na diferença da textura da pele entre machos e fêmeas.

Os primeiros a detectarem uma variação geográfica entre as populações de *O. taurinus* foram Cochran & Goin (1970). Esses autores perceberam a variação principalmente no padrão de coloração. Os autores observam que espécimens dos rios Pastaza no Equador e Vaupés no Brasil possuem uma linha medial amarela na superfície dorsal. Contrário ocorre com um exemplar de Buenavista na Bolívia cuja coloração é cinza e não apresenta alinha médio dorsal amarela. Um outro exemplar observado pelos autores proveniente da Guiana possui manchas pequenas marrom na garganta e no peito, em comparação

com os espécimens do Oeste os quais possuem garganta e peito imaculados ou com poucas manchas. Cochran & Goin (1970) também fizeram referência à variação no tamanho da espécie, ao afirmar que é possível encontrar exemplares de grande tamanho, assim um exemplar da Guiana alcança 93mm de comprimento, tamanho não encontrado nos espécimes do Oeste analisados pelos autores.

Posteriormente, Trueb & Duellman (1971) evidenciaram uma grande variação no padrão da coloração e apresentaram um padrão geográfico. Como Cochran & Goin (1970), os autores encontram exemplares com uma linha clara médio dorsal provenientes de diferentes locais da distribuição da espécie nominal, mas este padrão de coloração foi mais freqüente em exemplares proveniente da cabeceira da bacia do Amazonas. Da mesma forma Trueb & Duellman (1971) afirmam que é mais freqüente encontrar exemplares sem manchas nas Guianas.

Com relação à variação de tamanho, Trueb & Duellman (1971) definiram várias populações desde pequenos à grandes tamanhos, exemplares pequenos de 46,5-60,3mm de comprimento foram encontrados no rio Tapirapé, Brasil e os exemplares maiores de 71,5-84,6mm foram encontrados no igarapé Marmelo, Brasil; exemplares de tamanho médio entre 73,8-55,5mm de comprimento foram encontrados no rio Pastaza, Equador; Suriname; rio Ucayali, Peru e a Guiana. Assim, os autores concordaram que existe uma diferença significativa entre os exemplares pequenos e grandes, embora evidenciassem que também existem os tamanhos intermediários entre estes extremos, além de apresentarem uma complexa distribuição em mosaico dos exemplares pequenos e grandes. Simultaneamente, os autores concluíram que existe mais de uma espécie dentro do táxon *O. taurinus*.

Recentemente, Duellman & Mendelson (1995) revalidaram a espécie *Osteocephalus planiceps*, antes considerada como sinônima de

O. taurinus, fator pelo qual fica revalidado o estudo feito por Trueb & Duellman (1971).

Por outro lado, De La Riva *et al.* (1995) tentaram confirmar a existência de um complexo de espécies em *O. taurinus*. Para tal fim, os autores descreveram a vocalização de oito espécies de anuros da região de Santa Cruz, na Amazônia boliviana, e compararam seus resultados com os registros das vocalizações de exemplares correspondentes a *O. taurinus* provenientes de diferentes locais da região amazônica (Duellman & Lescure, 1973 para a região de Napo, no Equador; Schlüter, 1979 para a região de Panguana, no Peru; Zimmerman & Bogart, 1984 para a região do Tapajós, no Brasil). Concluíram finalmente que existe variação na frequência da nota secundária da vocalização. Assim, pela ampla distribuição e grande variabilidade da espécie nominal, De La Riva *et al.* (1995) afirmaram que *O. taurinus* pode estar constituída de um complexo de espécies crípticas.

Desta forma, o presente estudo tem como objetivo verificar a variação geográfica dos diferentes caracteres, tanto qualitativos como quantitativos, e os fatores que influenciam no padrão do tamanho corporal, além de determinar a possível existência de um complexo de espécies dentro do táxon atualmente chamado *O. taurinus*.

2. OBJETIVOS

- Atualizar a distribuição geográfica de *O. taurinus*.
- Examinar os caracteres morfológicos e morfométricos de *Osteocephalus taurinus* em relação à sua variação geográfica.
- Avaliar se os caracteres examinados são suficientes para a diagnose de espécies diferentes dentro de *O. taurinus*, do ponto de vista biológico e filogenético
- Determinar se os padrões de variação do tamanho corporal estão relacionados aos processos ecológicos, históricos, ambientais, ou se são influenciados pela distância geográfica

3. HIPÓTESES E PREDIÇÕES

Hipótese 1: A espécie *Osteocephalus taurinus* apresenta-se como um complexo de espécies.

Predição: A ampla distribuição geográfica de *O. taurinus* indica que se trata de um conjunto de espécies.

Hipótese 2: O tamanho corporal de *O. taurinus* está relacionado com padrões ecológicos, históricos ou ambientais que também definem sua distribuição geográfica.

Predição: Existe um amplo padrão de formas em *O. taurinus* que está associado ao ambiente reinante local.

Hipótese 3: A ampla distribuição da espécie *O. taurinus* está determinando isolamento por distância.

Predição: O amplo isolamento geográfico é um fator causal de especiação.

4. MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisados indivíduos da maioria dos locais e regiões de ocorrência de *O. taurinus* (Anexo 1). Assim, examinaram-se exemplares das seguintes instituições:

CAS-California Academy of Sciences, San Francisco, EUA
 CM-Carnegie Museum, Pittsburgh, EUA.
 IAvH-Instituto Alexander von Humboldt, Villa de Leyva, Colômbia
 ICN-Universidad Nacional de Colombia, Museo de Historia Natural del
 Instituto de Ciencias, Naturales, Bogotá, Colômbia
 INPA-Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus, Brasil
 KU-University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence, EUA
 MCZ-Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge,
 EUA
 MLS-Universidad de La Salle, Museo del Instituto La Salle, Bogotá,
 Colômbia
 MPEG-Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil
 MZUSP-Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo,
 Brasil
 OMNH-Sam Oklahoma Museum of Natural History, Norman-EUA.
 QCAZ-Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador,
 Quito, Equador.
 ZUEC-Museu de Historia Natural-Universidade de Campinas,
 Campinas, Brasil

A metodologia utilizada neste estudo foi modificada do protocolo apresentado por Zink & Remsen Jr. (1986) para estudos de variação geográfica. Foram analisados caracteres de morfologia externa e interna, além de caracteres morfométricos.

Para observar similaridades na morfologia e no padrão de coloração corporal entre os exemplares identificados como *O. taurinus* e provenientes das diferentes localidades geográficas, foi realizada uma identificação *a priori* dos espécimes em estudo. Da mesma forma, esta identificação foi realizada com a finalidade de verificar a correta identificação dos exemplares correspondentes a *O. taurinus* ou se tratava-se de espécies taxonomicamente afins.

4.1 Distribuição geográfica e escolha das populações a serem analisadas

Posteriormente e para atualizar a distribuição geográfica de *O. taurinus*, foi verificada a procedência de cada exemplar identificado dentro da espécie nominal e posteriormente foram anotadas as coordenadas geográficas de cada local de ocorrência. O software utilizado para tal fim foi ArcView-GIS, 3.0. Com esta informação foi elaborado um mapa com todos os locais de coleta dos exemplares de *O. taurinus* estudados.

Foram selecionadas diferentes populações da espécie nominal, segundo características como: proximidade dos locais de procedência dos exemplares; número representativo de exemplares machos e fêmeas; que locais compartilhavam o mesmo tipo de vegetação; e que locais estariam situados no mesmo lado da bacia hidrográfica, prevendo possíveis barreiras geográficas (Gascon *et al.*, 1996).

4.2 Determinação do sexo, estado de maturidade sexual e dimorfismo sexual

Através do estudo de caracteres externos como presença ou ausência de saco vocal, presença de excrescência ou calo nupcial, de caracteres internos como rachaduras vocais, e por observação direta das gonadas, foi determinado o sexo de cada exemplar. O estágio de maturidade sexual dos machos foi determinado pelo tamanho dos testículos, presença de saco vocal e excrescência nupcial no dedo I da mão. No caso das fêmeas foi avaliada a presença de ovos ou grau de convolução dos oviductos.

O dimorfismo sexual em tamanho foi corroborado em primeiro lugar pela observação das medidas máximas e mínimas do comprimento dos machos e das fêmeas e posteriormente, foram testadas estatisticamente as variáveis segundo o sexo, assim como os padrões de textura da pele.

4.3 Caracteres taxonômicos

4.3.1 Morfometria

Para ter uma aproximação razoável da variação geográfica de *O. taurinus* e validar a escolha feita através das similaridades observadas entre os exemplares, foram selecionados 14 caracteres quantitativos.

Assim, as medidas morfométricas de comprimento rostro-cloaca (CRC), largura da cabeça (LC), comprimento da cabeça (CC), diâmetro do olho (DO), diâmetro do tímpano (DT), comprimento da tíbia (CT) e distância rostro-narina (DRN) foram medidas em milímetros com a utilização de um paquímetro digital. Com a finalidade de detectar possíveis espécies crípticas (Lynch, com. pess.) através da avaliação mais precisa do comprimento da membrana interdigital, foi medido o comprimento de cada uma das membranas correspondentes aos dedos II, III (membrana interna e externa) e IV da mão esquerda com a ajuda de uma ocular graduada em mm.

Para evitar erro na medida da membrana foram avaliados os comprimentos dos dedos manuais II, III, IV da mão esquerda. Assim, o comprimento da membrana 1 (m1) foi obtido subtraindo a medida do dedo II (cdII, desde o extremo distal do dedo II até o ponto que alcança a membrana) da medida total do dedo II (ctdII). O comprimento da membrana 2 (m2) foi obtido subtraindo a medida do dedo IIIa (ctdIIIa, desde o extremo distal do dedo III até o ponto que alcança a membrana interna do dedo III) da medida total do dedo III (ctdIII). A medida da membrana 3 (m3) resultou da subtração da medida do dedo IIIb (cdIIIb, desde o extremo distal do dedo III até o ponto que alcança a membrana externa do dedo III) da medida total do dedo III. A membrana 4 (m4) obtida subtraindo a medida do dedo IV (cdIV, desde o extremo distal do dedo IV até o ponto que alcança a membrana) da medida total do dedo IV (ctdIV) (fig. 1).

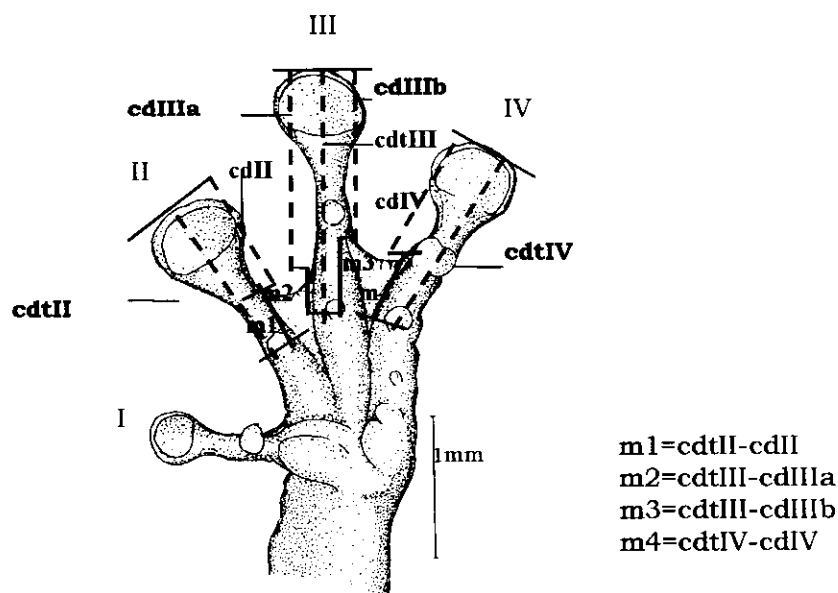


Figura 1. Representação esquemática da medida do comprimento das membranas interdigitais e dedos da mão de *O. taurinus*

Pelo fato de existir um aparente dimorfismo sexual detectado no diagnóstico *a priori* dos exemplares, o cálculo das medidas como a média, o desvio padrão, mínimo e máximo para cada variável quantitativa foi feito separadamente para machos e fêmeas. Visando a eliminar o efeito da variabilidade individual das medições de forma independente, foram calculadas as proporções que relacionam pares de variáveis, como: CC/CRC, LC/CRC, DT/DO, CT/CRC, DRN/CRC, $m1/II$, $m2/III$, $m3/III$ e $m4/IV$. Para observar a variabilidade das proporções, definiram-se o seu valor mínimo, o máximo e o desvio padrão.

4.3.2 Morfologia externa

O padrão de coloração da superfície dorsal (CDORS), ventral (CVENT), dos flancos (CFLAN) e textura da pele das superfícies dorsal (TDORS), ventral (TVENT) e dos flancos (TFLAN) corporais de cada

exemplar, foram estudados. Estes padrões foram codificados numa matriz de dados para serem comparados estatisticamente.

4.3.3 Morfologia interna

Com vista a detectar diferenças a nível interno, foram dissecados e diafanizados três fêmeas e 11 machos provenientes de 10 localidades diferentes, segundo Dingerkus & Uhler (1978). Os exemplares foram escolhidos com base nas diferenças na forma do rosto, forma dos vômeres, tamanho dos exemplares e procedência. A fim de evidenciar diferenças morfológicas relacionadas a prováveis diferenças na vocalização, detectadas por De La Riva *et al.* (1995), foram escolhidos exemplares provenientes dos locais ou de localidades próximas a estas, onde já se haviam registrados os audioespectrogramas de *O. taurinus* (Duellman & Lescure, 1973; Zimmerman & Bogart, 1984; De La Riva *et al.*, 1995).

Foram estudados os seguintes elementos osteológicos do crânio: pré-maxilares, maxilares, nasais, esfenetmóide, frontoparietais, proóticos, vômeres, neopalatinos, paraesfenóide e pterigóides. O aparelho hiolaringeal, formado pelo hióide e a cartilagem da laringe, foi estudado com o objetivo de detectar diferenças na cartilagem da laringe, estrutura relacionada com a vocalização. Também foram estudados os caracteres osteológicos do esqueleto como: mãos onde foram considerados somente as estruturas do prepólex e o prepólex distal, que segundo Da Silva (1998) são as estruturas mais informativas para a mão; a cintura peitoral; cintura pélvica; ossos sesamóides; pés e coluna vertebral. A musculatura intermandibular foi estudada ao nível do músculo *interhioideus*, já que sua morfologia está associada com o desenvolvimento do saco vocal (Tyler, 1971).

As descrições dos elementos ósseos foram comparadas com descrições osteológicas prévias feitas para *O. taurinus*. Para comparação do crânio, foram consideradas as descrições de Trueb (1970). A coluna

vertebral, cintura peitoral, cintura pélvica e musculatura intermandibular foram comparadas com as descrições realizadas por Trueb & Duellman (1971). Simultaneamente, os caracteres anatômicos do crânio, hióide, mão, cintura peitoral, sesamóides, pés, vértebras e alguns da musculatura intermandibular foram comparados com as séries de transformação apresentadas por Da Silva (1998) para *O. taurinus*.

A nomenclatura utilizada para os elementos do crânio e pos-crânio foi baseada em Trueb (1993); para os elementos da mão seguiu-se Fabrezi (1993) e para o aparelho hiolaringeal seguiu-se Trewavas (1933) e Trueb (1993).

4.4 Análise estatística

Com todas as variáveis avaliadas construiu-se uma matriz de dados na qual as colunas corresponderam aos caracteres e as linhas ao código do exemplar, este contendo o número consecutivo e a localidade. Com base na matriz de dados e com a utilização de vários programas como Systat 97, Statistic 96, MVSP 2.1 e Biostat 2.0 foram feitas várias análises estatísticas, que auxiliaram no teste das hipóteses propostas.

4.4.1 Variáveis qualitativas

Antes de serem analisadas estaticamente, foi testada a normalidade destas variáveis.

Posteriormente, foram comparadas através do teste de Kruskal-Wallis para cada uma das populações, machos e fêmeas separadamente para as variáveis que apresentaram diferenças devidas ao sexo.

Uma vez conhecidas as variáveis e os pares de populações que apresentavam diferenças significativas, as médias dos escores de cada população foram ordenadas de maneira decrescente, a fim de verificar se estas constituíam subgrupos de médias homogêneas para as cinco variáveis qualitativas.

Esta comparação de médias parte da metodologia proposta por Gabriel & Sokal (1969) denominada STP ou SS-STP (*simultaneous test procedures* ou *sum of squares simultaneous test procedures*) a qual testa a hipóteses de homogeneidade. No caso, se faz uma comparação de médias através de uma representação diagramática, assim ao ordenar as médias em ordem decrescente é traçada uma linha vertical que representa o grupo de médias não significativamente diferentes (Sokal & Rohlf, 1995).

4.4.2 Variáveis quantitativas

Da mesma forma que para as variáveis qualitativas, foi testada a normalidade. Posteriormente, a fim de verificar dimorfismo sexual através dos 14 caracteres estudados, realizou-se uma análise de variância (ANOVA), que testaria as diferenças geradas pelo sexo.

Com a finalidade de expressar a associação das variáveis em um número menor de variáveis, foi realizada a partir de uma matriz de covariância uma análise de componentes principais (ACP). Para maximizar a soma das variâncias para os componentes gerados e facilitar a análise, cada uma destas foi submetida a uma rotação máxima (Manly, 1997). Posteriormente, com os escores resultantes da ACP feita tanto para machos como para fêmeas, testaram-se as diferenças das médias nas populações selecionadas através da aplicação de uma ANOVA.

As novas variáveis (escores resultantes da ACP) que apresentaram diferenças significativas através da ANOVA foram analisadas com o teste *a posteriori* de Bonferroni. Posteriormente, para verificar se os pares de médias das populações, definidas através de Bonferroni, constituíam subgrupos homogêneos, organizaram-se as médias dos escores de cada população em ordem decrescente.

4.4.2.1 Variação geográfica do tamanho de *O. taurinus*

Com a finalidade de observar o padrão de variação do tamanho e de encontrar afinidades neste caráter entre os exemplares estudados, foi feita uma análise de agrupamento. Foram incluídos todos os exemplares medidos sem ter em conta as populações selecionadas. O método de agrupamento escolhido foi o de Ward, e as distâncias escolhidas foram as euclidianas.

Posteriormente, e considerando que a análise de componentes principais é um método mais potente para se obter associações de espécimes afins e como forma de conferir os grupos obtidos através da análise de agrupamento, uma análise de componentes principais foi realizada a partir de uma matriz de correlação. Esta análise incluiu todos os espécimens de forma individual. Os escores obtidos dos componentes gerados através da análise que explicaram a máxima variabilidade, foram plotados em um plano cartesiano.

Com a finalidade de identificar as afinidades geradas a partir das análises realizadas, os grupos definidos através do agrupamento foram conferidos no gráfico resultante da relação de pares de componentes principais. Uma vez verificadas as afinidades no tamanho e a fim de observar padrões de distribuição espacial, cada exemplar foi substituído pelo seu local de procedência.

4.5 Análises de variação com mapas de isolinhas

Com a finalidade de verificar os padrões de variação geográfica apresentados através dos caracteres qualitativos e visualizar a variação do tamanho de *O. taurinus* nas populações estabelecidas, foram construídos mapas com isolinhas. Para tal fim, foi construída uma matriz que continha o código da população, o valor da mediana para cada uma das variáveis qualitativas e o valor médio dos escores obtidos através da primeira ACP, que expressa o tamanho individual para cada população. Posteriormente, foram incluídas as coordenadas geográficas do ponto central do polígono gerado para o espaço geográfico de cada

população. A matriz anterior foi a base para que, com o uso do programa ArcView-GIS 3.2, se obtivessem os mapas com isolinhas refletindo como os caracteres variaram no espaço.

4.6 Possíveis explicações do padrão de variação do tamanho em *O. taurinus*

Segundo a metodologia proposta por Zink & Remsen Jr. (1983) e com a finalidade de determinar o(s) fator(es) determinante(s) do padrão de variação no tamanho corporal de *O. taurinus*, foi realizada uma ANOVA hierárquica (Sokal & Rohlf, 1995) de dois níveis. Mesmo que o objetivo desta análise tenha sido testar o padrão do tamanho com o componente principal 1 obtido da primeira ACP, também incluíram-se na análise todas as variáveis quantitativas, tanto para os machos como para as fêmeas.

Mediante este tipo de ANOVA, pode-se fracionar a variância em diferentes níveis e assim facilitar a avaliação do efeito dos diferentes padrões a serem testados, ao estimar o valor da variância que cada um deles explica (Barrowclough, 1991). Desta forma, os dois níveis que compreenderam a ANOVA hierárquica foram os seguintes: O primeiro nível correspondeu a cada uma das propostas a serem testadas para avaliar o padrão alternativo de variação geográfica. Para tal fim, foram selecionadas três propostas de divisão para a Amazônia, às quais adicionou-se uma categoria para os llanos do Orinoco. A primeira proposta testada foi a divisão biogeográfica de Wallace (1852); a segunda, as áreas de endemismo para aves proposta por Cracraft (1985); e a terceira, a distribuição das chuvas na Amazônia (Sombroek, 1999) (fig. 2).

O segundo nível incluiu cada uma das populações selecionadas. Por último foi considerado o erro dado pela variância entre cada um dos exemplares. Assim, a variação foi testada entre as médias dos grupos constituídos através das divisões propostas; entre os subgrupos que são as populações e dentro dos subgrupos que são as medidas de cada

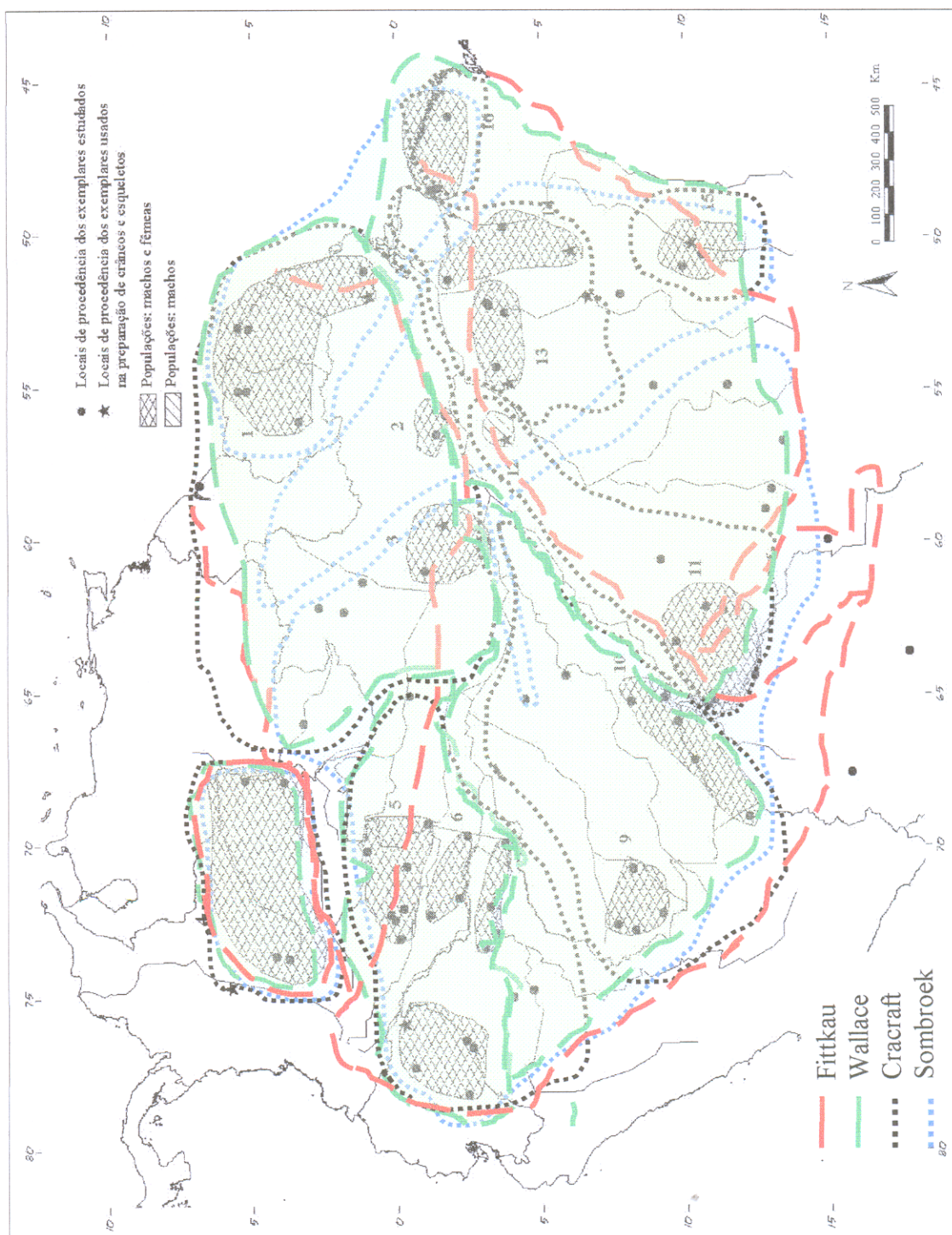


Figura 2. Divisões da Amazônia.

exemplar. Com a finalidade de observar a variação em cada um dos níveis, a variabilidade encontrada entre os grupos, subgrupos, e as medidas de cada exemplar, foram expressadas em porcentagens.

Uma quarta proposta, a divisão ecológica da Amazônia de Fittkau (1969) (fig. 2), na qual não foi possível incluir os exemplares dentro das populações selecionadas, foi analisada através de uma ANOVA simples, sendo testados subgrupos de médias homogêneas.

4.7 Isolamento por distância

Para interpretar os padrões de distribuição na variação geográfica é necessário testar o significado e a natureza de tais padrões (Sokal, 1979). Assim, com a finalidade de testar se a diferenciação no tamanho de *O. taurinus* está relacionada com um isolamento por distância (Wright, 1943) entre as populações, foi realizada uma matriz de correlação ou teste Mantel (Manly, 1997). Para executar o teste Mantel se requer a construção de duas matrizes quadradas, as quais em algum sentido implicam distância (Sokal, 1979). Foram extraídas duas matrizes de similaridade: a primeira matriz, de distância morfológica, foi obtida usando o método UPGMA (unweighted pair-group method using averages), e com as distâncias euclidianas. A segunda matriz, de distância geográfica, foi através do uso do programa ArcView-GIS 3.2. Assim, foram definidos os centros da distribuição geográfica de cada uma das populações (polígonos) e medidas as distâncias em quilômetros entre cada uma delas.

4.8 Análise taxonômica de *O. taurinus*

Para verificar a possível diagnose de exemplares ou populações que possam definir espécies diferentes dentro de *O. taurinus*, de acordo com os conceitos biológico e filogenético, foram analisadas as diferenças morfológicas encontradas nos exemplares estudados de *O. taurinus*.

Por outro lado, através da avaliação de caracteres morfométricos, morfológicos externos e internos como a textura e padrão de coloração

da pele, osteologia do esqueleto e do crânio, para os exemplares determinados como *O. taurinus*, foi modificada a diagnose proposta por Trueb & Duellman (1971) para a espécie nominal.

Da mesma forma, os exemplares identificados previamente por outros autores como *O. taurinus*, foram revisados e através de seus caracteres morfológicos externos foi definido que alguns corresponderam a outras espécies correspondentes a *Osteocephalus*. Assim definiram-se caracteres aos existentes que ajudarem na diferenciação destas espécies da espécie nominal.

5. RESULTADOS

Através do diagnóstico da morfologia externa foi possível definir a similaridade entre os exemplares das várias localidades geográficas de *O. taurinus*. Paralelamente constatou-se a existência de exemplares previamente identificados como *O. taurinus* que correspondiam a outras espécies afins.

De um total de 431 exemplares estudados pertencentes a 113 localidades, 405 confirmaram-se como *O. taurinus*. vinte e seis indivíduos corresponderam a espécies afins a *O. taurinus*, como *Osteocephalus* sp., *Osteocephalus buckleyi*, *Osteocephalus* aff. *oophagus*, *Osteocephalus planiceps*, *Osteocephalus verruciger* e *Osteocephalus yasuni*. Dos exemplares determinados como *O. taurinus*, com distribuição em 108 localidades, 385 procederam de 94 localidades da região amazônica, 12 exemplares provieram de seis localidades nas terras baixas da Guiana, sete exemplares corresponderam a seis localidades no alto Orinoco e um exemplar foi registrado no vale interandino entre as cordilheiras Central e Oriental na Colômbia.

Dos 405 exemplares de *O. taurinus* 377 corresponderam a formas adultas e 28 a formas jovens e juvenis (imaturos). Entre os adultos, 56% (211 indivíduos) foram machos e 44% (166 indivíduos) foram fêmeas. Devido ao baixo número de formas jovens e juvenis em todas as localidades, estas foram excluídas para a análise morfométrica. Dos 211 machos e as 166 fêmeas analisadas, agruparam-se 197 machos e 143 fêmeas em 16 populações, segundo os parâmetros de agrupamento definidos (tab. 1 fig 3).

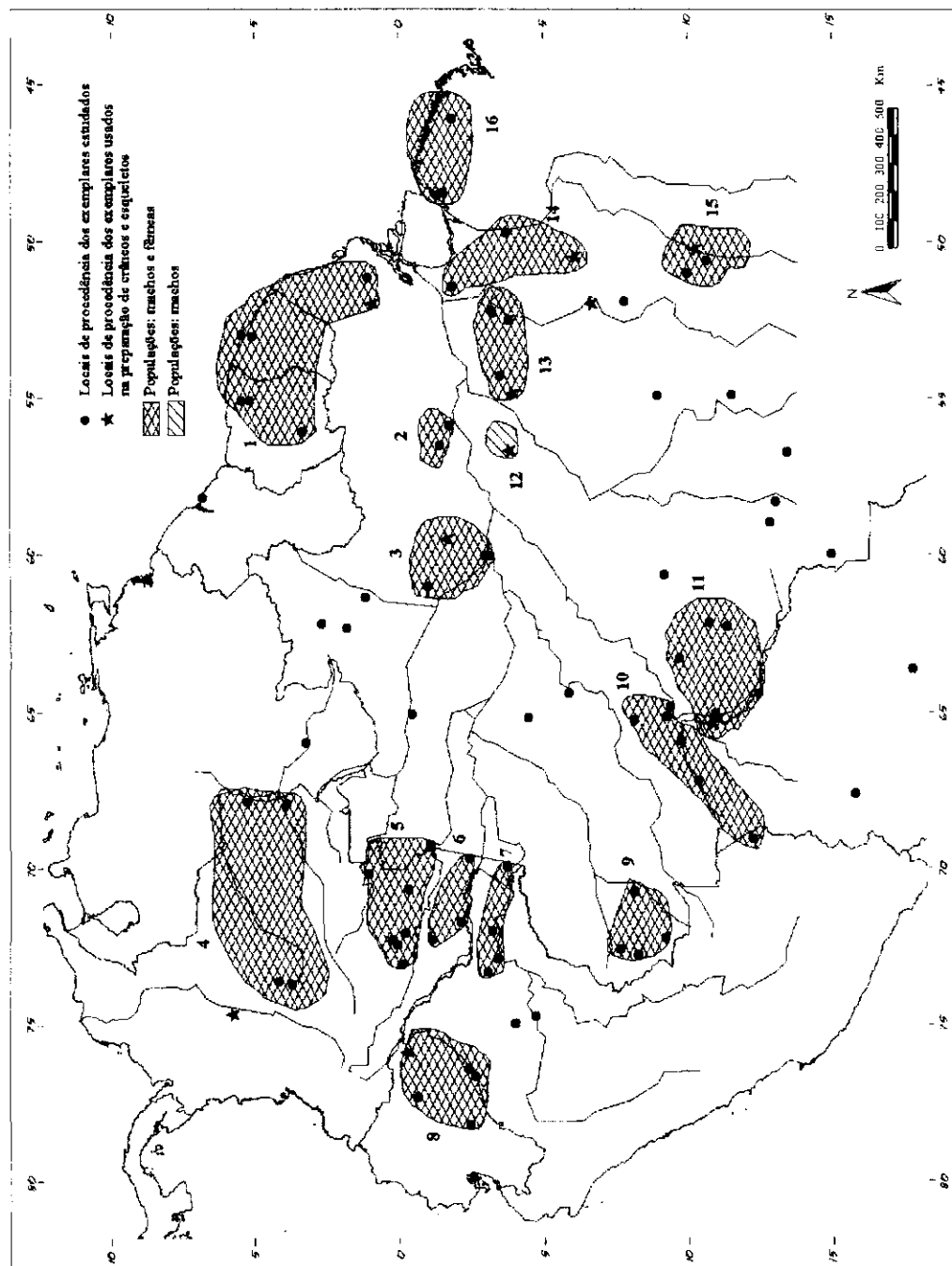


Figura 3. Atual distribuição geográfica de *O. taurinus*
 (Os números indicam cada uma das populações seleccionadas)

Tabela 1. Hábitat e tamanho das amostras populacionais de *O. taurinus*

população	hábitat	tamanho da amostra	
		machos	fêmeas
1.	floresta tropical úmida	11	6
2.	floresta tropical úmida	14	8
3.	floresta tropical úmida	9	4
4.	cerrado (savana)	4	4
5.	floresta tropical úmida	8	15
6.	floresta tropical úmida	6	4
7.	floresta tropical úmida	27	9
8.	floresta tropical úmida	6	3
9.	floresta tropical úmida	6	12
10.	floresta tropical úmida	18	17
11.	floresta tropical úmida	17	17
12.	floresta tropical úmida	10	-
13.	floresta tropical úmida	17	12
14.	floresta tropical úmida	5	6
15.	transição cerrado- floresta tropical úmida	34	23
16.	floresta tropical úmida	5	3
total		197	143

5.1 Caracteres taxonômicos

Morfometria

Os valores mínimo, máximo, a média e o desvio padrão de cada variável para os espécimes de *O. taurinus*, evidenciam alta variabilidade intraespecífica, especialmente entre as fêmeas (tab. 2). A máxima variação foi apresentada no CRC, posteriormente no CT, no CC para machos e no LC nas fêmeas. Em relação aos dedos das mãos, o dedo III apresentou a maior variabilidade tanto nos machos como nas fêmeas, seguido do dedo IV e por último o dedo II. Houve muita variação no tamanho das membranas interdigitais. Nos machos a maior variação ocorreu em m1 diminuindo esta variabilidade em m4, seguida de m3 e por último m2; para as fêmeas m4, seguida de m3, m2 e por último m1.

Tabela 2. Valores da média, desvio padrão e intervalos das medidas individuais.

	medidas individuais (mm)					
	machos (n= 211)			fêmeas (n=166)		
	média	desvio	minimo-máximo	média	desvio	minimo-máximo
CRC	73,25	10,81	35,69-96,30	84,87	12,14	44,04-111,52
LC	23,27	3,18	12,73-30,43	26,55	3,71	14,42-35,12
CC	23,52	3,29	13,37-32,28	26,99	3,54	16,30-34,28
DO	7,17	0,94	4,31-9,55	7,59	1,02	3,09-10,33
DT	5,39	0,76	2,75-7,07	5,98	0,84	3,46-9,06
CT	39,50	5,92	19,54-53,73	46,36	6,81	33-60,4
DRN	7,68	1,23	3,51-10,83	9,06	1,45	5,02-13,29
II	9,54	1,64	4,62-14,03	11,41	1,97	5,78-16,17
m1	2,81	0,98	0,50-5,60	3,50	1,15	0,66-6,27
m2	1,81	0,89	0,17-4,62	2,37	1,20	0,00-6,02
III	13,12	2,03	6,93-17,33	15,36	2,46	8,75-21,45
m3	3,07	0,94	1,16-5,78	3,62	1,22	1,05-7,84
m4	3,37	0,95	0,99-5,78	3,97	1,24	1,16-7,42
IV	11,35	1,88	5,61-16,01	13,32	2,24	6,27-18,62

Da mesma forma, as proporções apresentaram uma alta variabilidade, principalmente aquelas do diâmetro do olho versus diâmetro do tímpano e comprimento da membrana interdigital versus comprimento do dedo (tab. 3).

Tabela 3. Valores mínimo, máximo e desvio das proporções corporais dos exemplares da espécie *O. taurinus*

	machos n=211		fêmeas n=166	
	minimo-máximo	desvio	minimo-máximo	desvio
LC/CRC	0,28-0,36	0,01	0,24-0,35	0,01
CC/CRC	0,28-0,42	0,02	0,24-0,38	0,02
DO/DT	0,53-1,11	0,07	0,57-1,78	0,12
CT/CRC	0,43-0,61	0,02	0,44-0,64	0,03
DRN/CRC	0,07-0,13	0,01	0,08-0,14	0,01
m1/II	0,07-0,71	0,08	0,07-0,49	0,07
m2/III	0,02-0,40	0,06	0,00-0,32	0,07
m3/III	0,09-0,37	0,05	0,06-0,41	0,06
m4/IV	0,11-0,50	0,06	0,12-0,44	0,06

Morfologia externa

Padrão de coloração do corpo

O padrão de coloração da superfície dorsal do corpo é de fundo marrom com manchas marrom-escuras de grandes a pequenas. De

forma geral, foram encontrados tanto nos machos como nas fêmeas cinco padrões de coloração da superfície dorsal:

1. O padrão de uma mancha interorbital marrom-escuro da qual se derivam duas fileiras laterais conformadas por várias manchas pequenas e que podem ser contínuas em seu comprimento anterior (fig. 4a). Foi o padrão de coloração dorsal predominante, que ocorreu em 51,7% dos machos e em 61,4% das fêmeas examinadas.

2. Uma linha creme médio dorsal desde o extremo rostral até cloaca foi encontrada em 12,8% dos machos e em 6% das fêmeas (fig. 4b). Além de apresentar variação no resto do padrão da coloração dorsal, sendo as vezes completamente marrom ou com manchas marrom mais escuras.

3. Uma faixa longitudinal médio dorsal longa marrom-escuro que começa na parte anterior dos olhos e termina na cloaca (fig. 4c), e que pode ser interrompida por manchas marrom-claras no dorso médio. Este padrão foi observado em vários exemplares jovens. Em alguns casos, a faixa longitudinal pode não ocorrer e as manchas pequenas invadirem o dorso. Esse padrão foi encontrado em 5,6% dos machos e em 9,0% das fêmeas.

4. Pôde-se também encontrar um padrão como no item 1, além de apresentar manchas brancas arredondadas nas superfícies dorsais de extremidades anteriores, corpo posterior, coxas e pernas em 6,6% dos machos e em 11,4% das fêmeas (fig. 3d).
5. Um padrão sem manchas marrom-escuro foi encontrado em 23,2% dos machos e em 12% das fêmeas examinadas (fig. 4e).

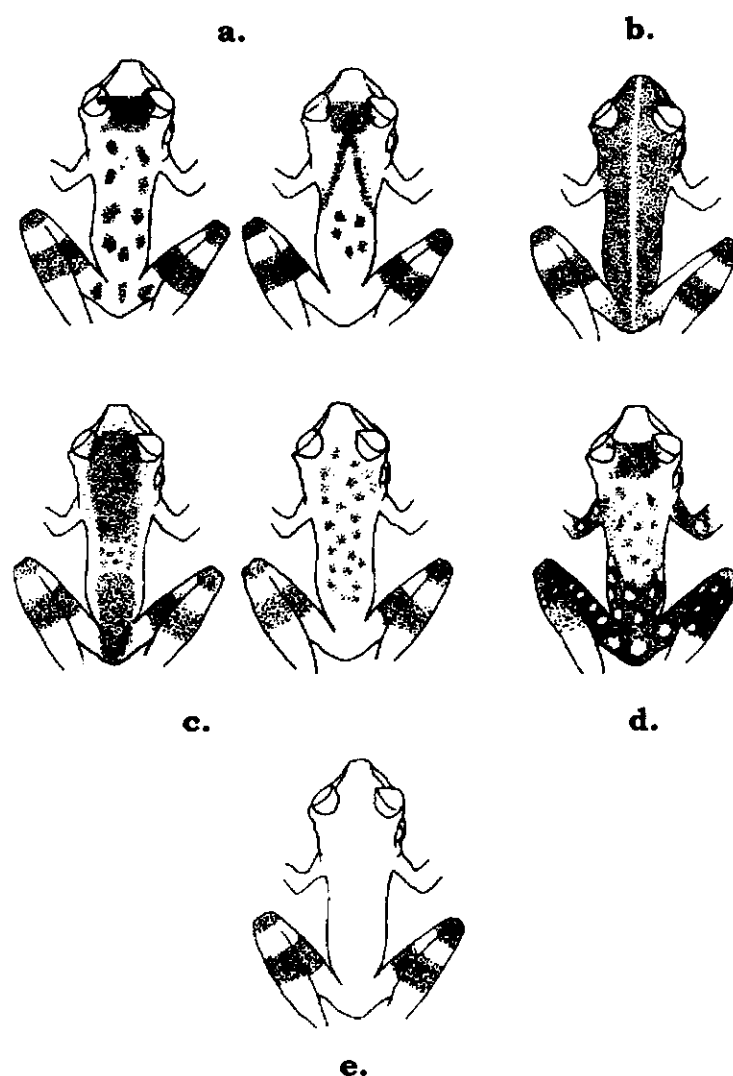


Figura 4. Padrões de coloração dorsal observados em *O. taurinus*. a. Padrão de uma mancha interorbital marrom, da qual se derivam várias manchas pequenas marrons. b. Linha creme médio dorsal. c. Faixa longitudinal longa mediodorsal com várias manchas pequenas ou apenas várias manchas pequenas. d. Manchas brancas sobre a superfície dorsal. e. Padrão sem manchas escuras.

As superfícies dorsais dos membros anteriores e posteriores apresentam um padrão de faixas marrom-escuras que podem ser estreitas ou longas. Da mesma forma, muitos jovens e juvenis possuem uma padrão de manchas pequenas marrom-escuras no dorso, da mesma forma que nos exemplares adultos.

Na superfície ventral, predominou a cor creme com diferentes padrões de distribuição de manchas marrom-escuras. Foram observados três padrões básicos:

1. O padrão encontrado com maior freqüência foi de manchas desde a região gular até o peito. Estas manchas podem ser variáveis em quantidade, sendo em alguns casos o número de manchas menor ao nível da garganta, gula e peito. Este padrão pôde ser observado em 82,5% dos machos e em 71,0% das fêmeas (fig. 5a).

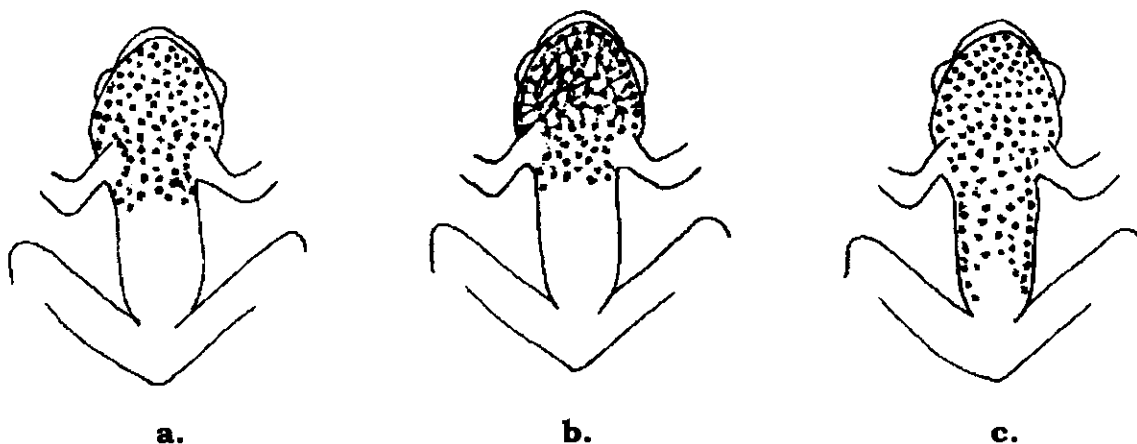


Figura 5. Padrões de manchas na superfície ventral encontrados em *O. taurinus*. a. Manchas marrons escuro desde a gula até o peito. b. Manchas marrons formando um retículo. c. Manchas marrons desde a gula até a parte anterior do ventre.

2. Manchas formando um retículo ao nível da gula e na borda do papo, sendo manchas isoladas na parte anterior do peito. Padrão registrado em 9,5% dos machos e em 15,7% das fêmeas (fig. 5b).

3. Um padrão com manchas desde a gula até parte anterior do ventre e inclusive as bordas deste. Este padrão foi encontrado em 8,5% dos machos e em 13,8% das fêmeas (fig. 5c).

Em combinação com a superfície lateral da cabeça e flanco que apresentaram um fundo de cor marrom-clara, foi observado o padrão de coloração do lábio superior. Assim, foram identificados três padrões:

1. O padrão mais freqüente encontrado na superfície dorsal do flanco foram manchas pequenas marrom-escuras algumas vezes formando um retículo. Além de apresentar este padrão, alguns indivíduos exibiam lábio superior branco, e a superfície inferior do olho e tímpano apresentavam uma faixa branca. Padrão encontrado em 77,2% dos machos e 75,5% das fêmeas (fig. 6a).

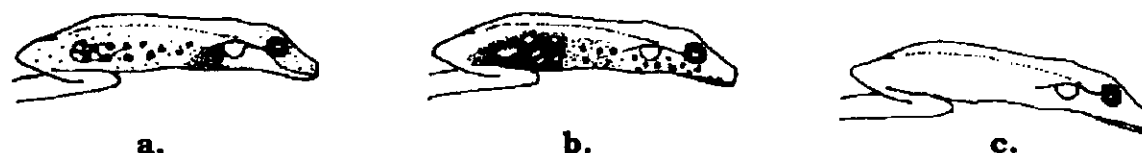


Figura 6. Padrões de manchas na superfície do flanco encontrados em *O. taurinus*. a. Manchas marrons pequenas, algumas vezes formando retículo. b. Manchas marrons desde o lábio inferior, na superfície posterior do flanco manchas brancas. c. Sem manchas.

2. Um padrão de manchas marrom-escuras na parte anterior do flanco, superfície inferior do olho, tímpano e sobre o lábio superior. Já na parte posterior do flanco, apresentavam-se manchas grandes alongadas ou de tamanho mediano, de cor branca (fig. 6b). Este padrão foi observado em 21,4% dos machos e em 18,8% das fêmeas, nos exemplares de menor tamanho.

3. Apresentou-se também um padrão com a superfície do flanco sem manchas marrom-escuras, encontrado em 1,4% dos machos e num 5,6% das fêmeas (fig. 6c).

Padrão da textura da pele do corpo

Da mesma forma que com a coloração da pele, nos espécimes examinados encontraram-se padrões de distribuição de tubérculos na pele. Dorsalmente, foram identificados cinco padrões:

1. O dorso com grande quantidade de tubérculos evidentes, inclusive nas extremidades anteriores e posteriores, ocorreu em 60,2% dos machos e não foi encontrado nas fêmeas.

2. Corpo com tubérculos evidentes e cabeça com tubérculos pequenos; em alguns casos o corpo e cabeça apresentavam alguns tubérculos, padrão encontrado em 30,8% dos machos e em 30,1% das fêmeas.

3. Corpo liso, padrão encontrado em 4,7% dos machos e em 53,61% das fêmeas.

4. Cabeça sem tubérculos e corpo com tubérculos pequenos em 3,3% dos machos e em 4,8% das fêmeas.

5. Corpo liso e cabeça com alguns tubérculos, padrão apresentado em 0,95% dos machos e em 11,4% das fêmeas.

Na superfície dos flancos, foram encontrados dois padrões de distribuição de grânulos.

1. Flanco em sua metade anterior com grânulos, que se apresentou em 80,5% dos machos e em 85,5% das fêmeas.

2. Flanco com grânulos em mais de sua metade anterior, padrão encontrado em 19,5% dos machos e em 14,5% das fêmeas.

Ventralmente, foi encontrado um padrão único de textura da pele: todos os exemplares estudados apresentaram ventre granular.

Dimorfismo sexual

Foi evidenciado um dimorfismo sexual quanto ao tamanho, sendo as fêmeas maiores que os machos. As fêmeas adultas alcançaram tamanhos entre 44,04 e 111,52mm de comprimento, enquanto os machos adultos alcançaram tamanhos entre 35,69 e 96,30 mm.

Embora não tão acentuado como o tamanho, os exemplares estudados apresentaram dimorfismo sexual na textura da pele. Os machos adultos apresentaram pele com numerosos tubérculos grandes na superfície dorsal (podem-se achar exemplares com número reduzido de tubérculos de menor tamanho) enquanto a pele das fêmeas geralmente não tinham tubérculos (embora alguns exemplares apresentassem tubérculos pequenos no corpo). Os exemplares imaturos machos e fêmeas apresentaram pele lisa.

Morfologia interna

Crânio

O nasal apresenta variação principalmente nas margens externas. Estas podem ser retas na porção posterior (fig. 7a) ou apresentar uma ligeira proeminência, ou em outros casos ter uma curvatura na sua porção média, ficando a margem côncava, o que faz que o extremo anterior dos nasais fiquem alongados (fig. 7b). As margens mediais na maioria dos casos podem estar unidas, porém em alguns indivíduos apresentaram-se separadas. A extensão posterior dos nasais pode articular com os frontoparietais ou apresentar uma ligeira separação (fig. 7a).

O frontoparietal é alongado, sendo a parte anterior da órbita estreita em relação à parte posterior. As cristas craniais que estão conformadas pelas margens externas do osso apresentaram uma alta variação. Algumas vezes as margens podem ser pseudoparalelas (fig. 7a) ou apresentar uma leve constrição na porção media da órbita e uma redução ao nível da eminência epiótica (fig. 7c). Em outros casos, a porção média posterior da órbita e a região que alcança a eminência epiótica podem apresentar margens altamente desenvolvidas e elevadas (fig. 7d), formando um flanco ótico. Na maioria dos casos, as margens mediais dos frontoparietais são unidas, mas em alguns casos estas margens apresentam uma separação, deixando exposta a fontanela frontoparietal.

Os nasais, frontoparietais e o esfenetmóide, são ornamentados. O *pars facialis* do maxilar de um indivíduo apresentou ornamentação.

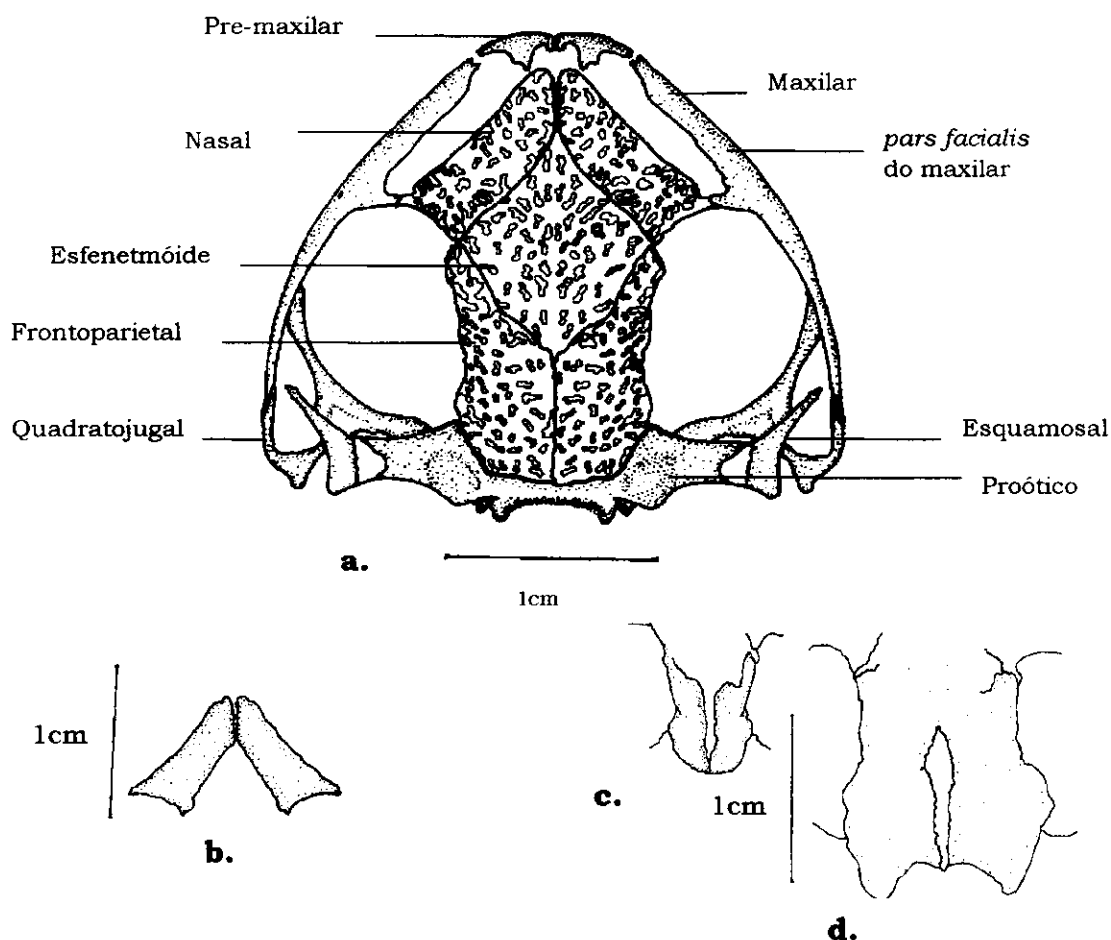


Figura 7. Crânio de *O. taurinus*. a. Vista dorsal do crânio (macho JPC 12229 CRC 81,33mm). b. Nasais apresentando margens internas levemente separadas (macho MPEG 8904 CRC 70,59mm). c. Frontoparietais, com constrição na porção média e redução ao nível da eminência epiótica (macho MZUSP 33587 CRC 50,38mm). d. Frontoparietais altamente desenvolvidos (macho MZUSP 54662 CRC 84,18mm).

O esquamosal trirradiado apresenta o ramo zigomático que se dirige ventrolateralmente e alcança a metade da distância do arco maxilar (fig. 7a). O processo ótico do mesmo elemento é mais curto que o ramo zigomático.

Os vômeres estão entre os elementos que apresentam maior variação em *O. taurinus*. A extensão do processo anterior é variável,

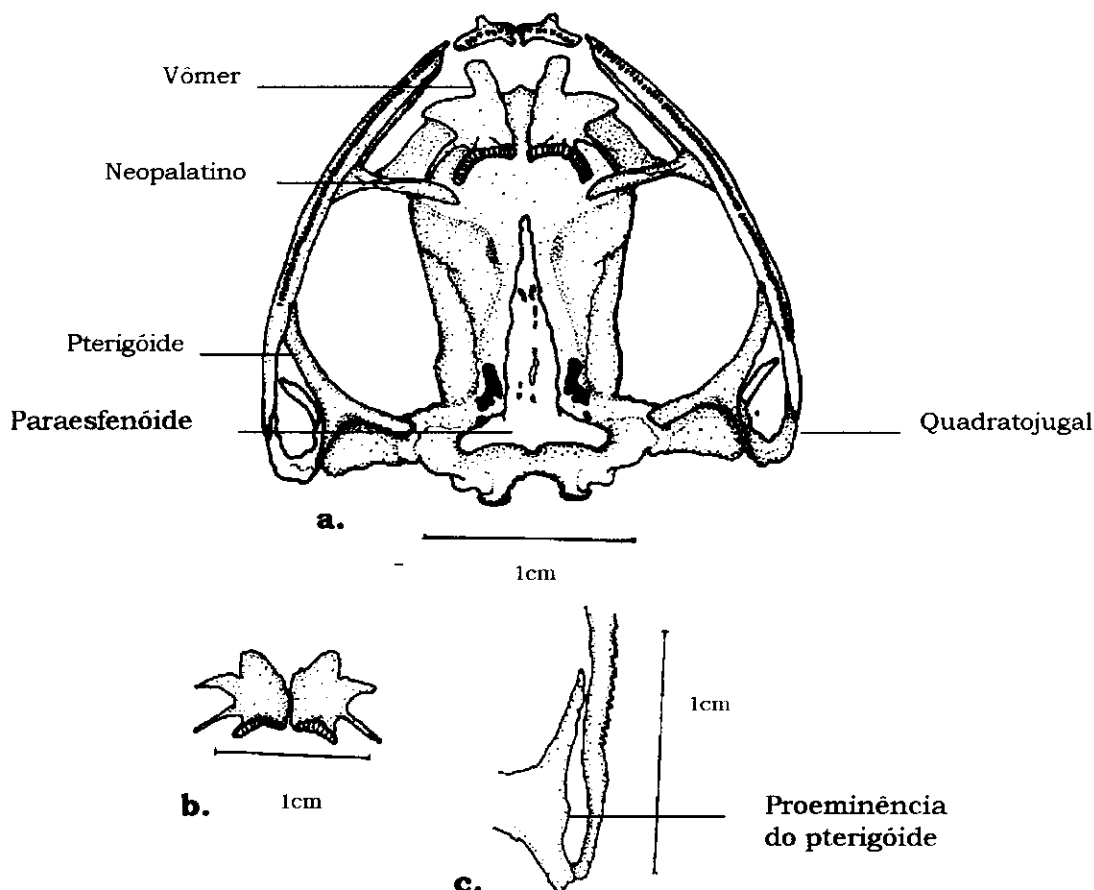


Figura 8. Crânio de *O. taurinus*. a. Vista ventral do crânio (macho JPC 12229 CRC 81,33mm). b. Vômeres com as margens internas com uma forte curvatura na porção anterior (macho MZUSP 33587 CRC 50,38mm). c. Vista ventrolateral do pterigóide apresentando uma leve proeminência (macho JPC 12229 CRC 81,33mm).

algumas vezes alcançando 75% da distância entre o premaxilar e a margem anterior do neopalatino. Em indivíduos maiores, o processo anterior alcança 90% do comprimento, que sua largura pode variar. Medialmente, as margens não se articulam entre si, algumas vezes pode existir um espaço grande entre estes ou estarem muito próximas uma da outra, especialmente ao nível do processo dentigero. As margens internas podem ser pseudoparalelas ou apresentar uma leve curvatura ao nível do extremo distal na parte do processo anterior (fig. 8b). O processo pre-coânico dos vômeres é curto e longo, oposto ao processo

pós-coânico que é cumprido e estreito. O processo dentigero dos vômeres possui de 14 a 20 dentes e pode ser angular ou apresentar uma forma de arco.

Em todos os exemplares examinados, os neopalatinos não apresentam denticulos, e sustentam uma borda óssea que ocupa 1/3 do comprimento total do osso (fig. 8a).

A textura do processo cultriforme do paraesfenóide geralmente não é lisa: só um exemplar foi encontrado com uma textura deste tipo. Na maioria dos casos, este processo sustenta pequenos denticulos e bordas irregulares ossificadas descontínuas (fig. 8a). O comprimento deste processo alcança a porção medial do esfenetmóide.

Em alguns exemplares o pterigóide, pode apresentar uma leve proeminência em vista ventrolateral entre o ramo anterior e posterior (fig. 8c).

Aparelho hiolaringeal

O hiolaringeal está formado pelo hióide e pelos anéis da laringe. O hióide que em sua maior parte é cartilaginoso (fig. 9a), sustenta a língua e possui uma placa hióide que apresenta uma largura de aproximadamente a metade do comprimento do próprio hióide. O *sinus hioideo* ultrapassa o processo anterolateral. O hial geralmente apresenta um processo anterior, porém alguns exemplares possuíam dois processos anteriores contíguos. Foram observados os processos anterolateral e posterolateral, que apresentavam variações. No primeiro elemento pode-se observar um ou dois lóbulos no extremo distal, e o segundo elemento é estreito e da mesma largura que do processo anterolateral. Os processos posteromediais ósseos são cumpridos e com os extremos anteriores longos.

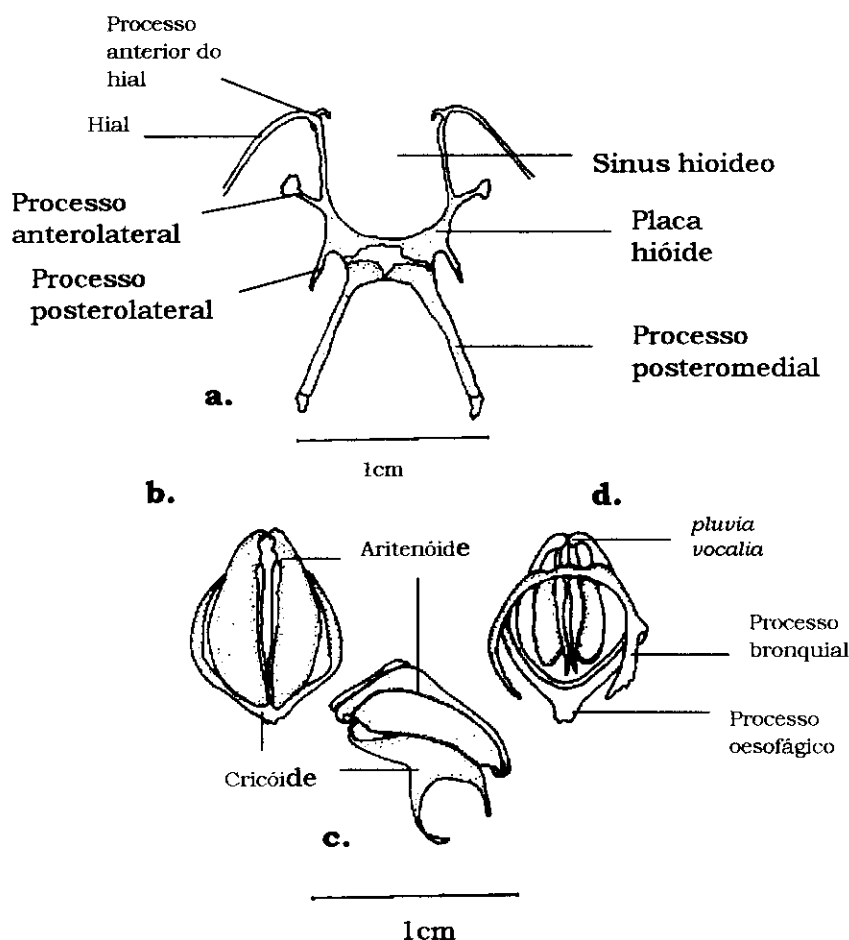


Figura 9. Aparelho hiolaringeal de *O. taurinus*. a. Vista dorsal do hióide (macho JPC 12229 CRC 81,33mm). b. Anéis do aparelho laringeal, vista dorsal do aritenóide e cricóide (macho JPC 12229 CRC 81,33mm). c. Vista lateral do aritenóide e cricóide (macho JPC 12229 CRC 81,33mm). d. Vista ventral do aritenóides e cricóides (macho JPC 12229 CRC 81,33mm).

Os anéis da laringe correspondem ao aritenóide e cricóide (fig. 9b). O aritenóide em vista lateral é acampanulado (fig. 9c), sendo mais longo em sua parte anterior. Em vista ventral, na porção anterior observa-se a *pluvia vocalia*, que sustenta as cordas vocais (fig. 9d). O cricóide forma um anel completo, possui compridos processos sendo que no extremo distal podem ou não apresentar bifurcações (fig. 9d). Da mesma forma, possui um processo oesofágico curto e bífido no extremo distal. Não se evidenciaram mudanças na forma destes cartilagens

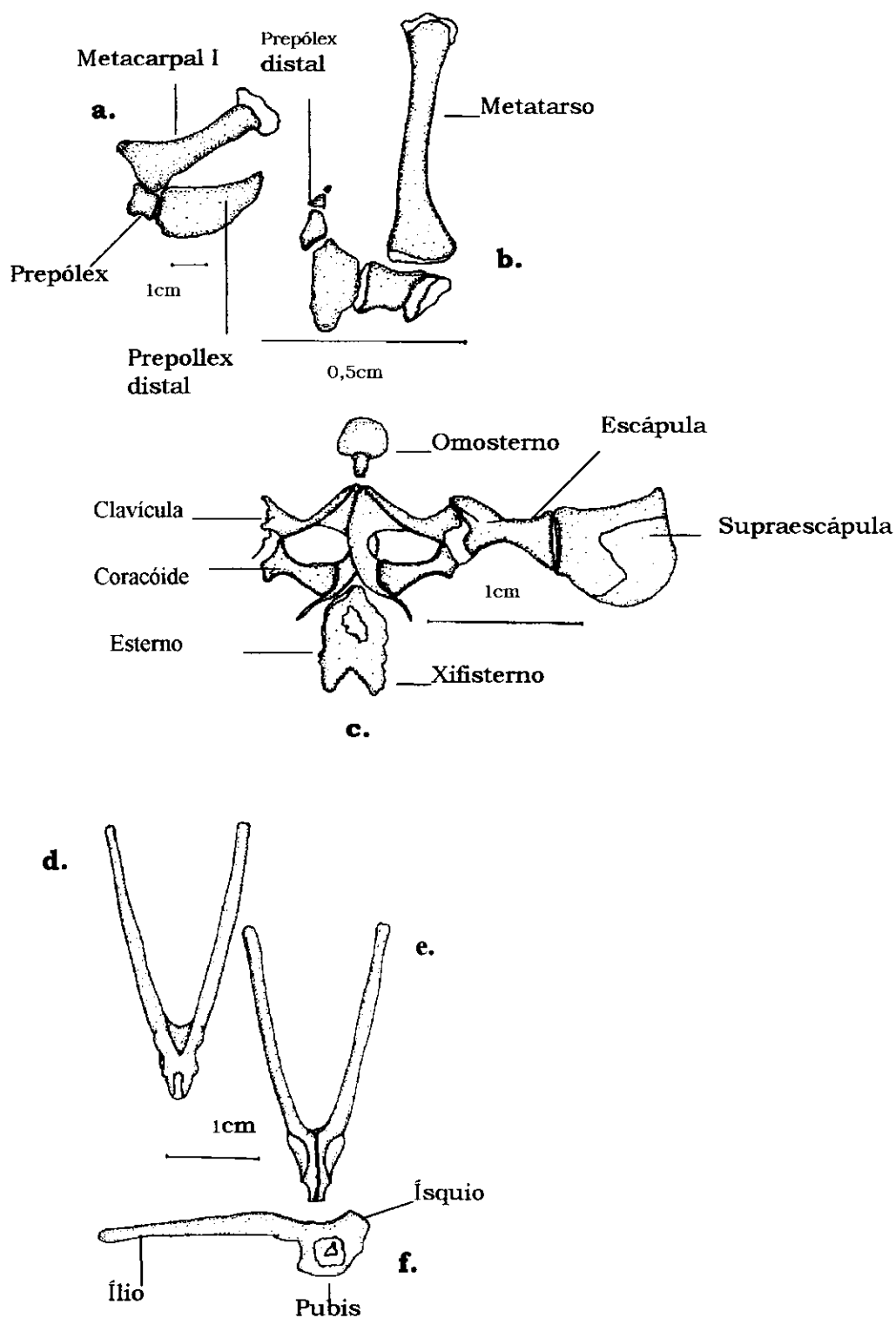


Figura 10. Estruturas da mão e pé, cintura pectoral e cintura pélvica de *O. taurinus*. a. Vista dorsolateral da mão esquerda (macho JPC 12229 CRC 81,33mm). b. Vista dorsolateral do pé direito (fêmea MPEG 8552 CRC 93,47). c. Vista ventral da cintura peitoral (macho MPEG 9288 CRC 68,54). d. Cintura pélvica, vista dorsal (macho MPEG 3352 CRC 76,82mm). e. Vista ventral (macho MPEG 3352 CRC 76,82mm). f. Vista lateral (macho MPEG 3352 CRC 76,82mm).

entre os exemplares observados, apenas se observa variação no tamanho entre a cartilagem cricóide e aritenóide entre machos e fêmeas, já que as fêmeas não apresentam vocalização propriamente dita.

Mão e pé

Nas mãos, a porção dorsolateral da cabeça proximal do metacarpal I articula entre o prepólex e o prepólex distal (fig. 10a). No pé o prehálux distal apresenta três elementos (fig. 10b).

Cintura peitoral, pélvica e ossos sesamóides

A cintura peitoral corresponde ao tipo arciferal (fig. 10c). A clavícula é estreita em sua porção anterodistal. O esterno bilobado posteriormente. A pélvis é composta pelo ílio, que é longo e não apresenta crista cranial. O ísquio tende a ser longo e o púbis curto (fig. 10d,e,f). Em relação os ossos sesamoides, foi encontrado um único osso a cada lado da diapófise sacra.

Coluna vertebral

Foi observada uma variação na orientação do processo da vértebra VII. Assim, pode-se encontrar este processo orientado anteriormente, reto em relação à coluna vertebral ou às vezes orientado levemente em sentido posterior (fig. 11a). Também se observou um espaço entre os dois côndilos do sacro exposto, ou este espaço em alguns indivíduos pode estar oculto pelo uróstilo. O processo da vértebra I é curto lateralmente e não apresenta expansão como ocorre no processo da vértebra II (fig. 11a).

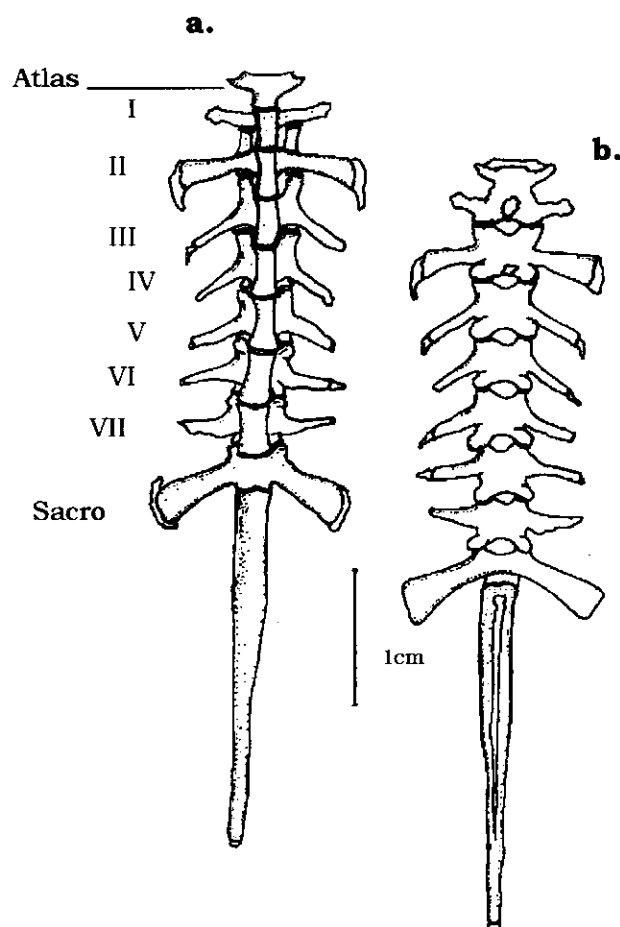


Figura 11. Coluna vertebral de *O. taurinus*. a. Vista ventral (macho JPC 12229 CRC 81,33mm). b. Vista dorsal (macho JPC 12229 CRC 81,33mm).

Musculatura intermandibular

Todos os exemplares apresentaram um músculo *interhioideus* diferenciado num saco expandido, bilobado, supramandibular e posterolateral.

5.2 Análise estatística

As variáveis qualitativas não apresentaram distribuição normal. Ao verificar o dimorfismo sexual, só a textura do dorso apresentou diferenças devidas ao sexo. O contrário ocorreu com a textura do flanco, padrão de coloração dorsal, do flanco e do ventre, que não apresentaram diferenças devidas ao sexo (tab. 4).

Tabela 4. Análise de Kruskal-Wallis entre os sexos para as variáveis qualitativas

	H	Df	P
TDORS	24457.000	1	0.000
TFLAN	14504.500	1	0.490
CDORS	12711.000	1	0.089
CFLAN	13879.500	1	0.759
CVENT	14586.000	1	0.450

(Negrito valor significante $p < 0,05$)

Ao examinar a diferença entre as populações quanto à textura do dorso, só os machos apresentaram diferenças significativas (tab. 5). Quando foram ordenados os valores das médias de forma decrescente, não foram encontrados subgrupos homogêneos.

Tabela 5. Análise de Kruskal-Wallis para a textura do dorso por sexo

	machos			fêmeas		
	H	df	P	H	Df	p
TDORS	59.700	15	0.000	20,312	14	0,121

(Negrito valor significante $p < 0,05$)

As variáveis TFLAN, CDORS, CFLAN, CVENT, apresentaram diferenças significativas entre as populações (tab. 6). Da mesma forma, ao ordenar as médias em ordem decrescente não foram encontrados subgrupos.

Tabela 6. Análise de Kruskal-Wallis para as variáveis qualitativas que não apresentaram diferenças entre sexos.

	H	df	P
TFLAN	61.491	15	0.000
CDORS	34.839	15	0.003
CFLAN	39.266	15	0.001
CVENT	44.402	15	0.000

(Negrito valor significante $p < 0,05$)

Todas as variáveis quantitativas estudadas, apresentaram distribuição normal. Através da análise de variância definiu-se, estatisticamente um dimorfismo sexual (tab. 7). Com base nestes resultados, as análises estatísticas foram realizadas separadamente para machos e fêmeas.

Tabela 7. Análise de variância dos caracteres quantitativos entre os sexos

	df efeito	MS efeito	df erro	MS erro	F	P
CRC	1	12224.14	376	137.5437	88.87456	4.41E-19
LC	1	999.1144	376	12.13707	82.31926	6.57E-18
CC	1	1096.79	376	12.05393	90.99027	1.86E-19
DO	1	17.93504	376	0.968551	18.51739	2.15E-05
DT	1	33.80698	376	0.667052	50.68116	5.55E-12
CT	1	4320.956	376	42.28349	102.1901	2.07E-21
DRN	1	175.9875	376	1.864233	94.40212	4.67E-20
II	1	330.8167	376	3.288406	100.6009	3.89E-21
m1	1	46.45179	376	1.102144	42.14676	2.68E-10
m2	1	30.82128	376	1.057269	29.15179	1.19E-07
III	1	471.8113	376	5.119809	92.15408	1.16E-19
m3	1	30.80172	376	1.113315	27.66668	2.42E-07
m4	1	38.99179	376	1.157941	33.67337	1.39E-08
IV	1	367.0821	376	4.302949	85.30943	1.91E-18

(Negrito valor significante $p < 0,05$)

Análise de componentes principais (ACP)

A ACP definiu que a quase totalidade de variabilidade morfométrica foi explicada por quatro componentes para os machos e cinco componentes para as fêmeas. Para os machos, o componente 1 explicou 76,71% da variabilidade, o segundo componente explicou 2,10%, o terceiro 1,89% e o quarto 17,71% da variabilidade (tab. 8). Para as fêmeas, o componente principal 1 explicou 73,22% da variabilidade, o segundo explicou 17,73% da variabilidade, o terceiro 2,91% o quarto 3,02% e o quinto componente explicou 1,704% da variabilidade (tab. 8).

Tabela 8. Coeficientes dos autovetores da ACP das variáveis quantitativas de machos e fêmeas

	machos				Fêmeas				
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5
CRC	9.938	0.972	1.885	4.331	10.532	4.652	1.136	2.658	1.185
LC	2.877	0.103	-0.071	1.393	3.316	1.351	-0.070	0.043	0.283
CC	3.084	-0.137	-0.363	1.237	3.184	1.215	0.123	0.008	0.200
DO	0.793	-0.107	-0.021	0.207	0.756	0.057	-0.092	-0.122	0.231
DT	0.634	0.027	0.029	0.213	0.683	0.111	-0.004	0.016	0.072
CT	5.190	1.697	-0.040	2.616	5.652	2.878	2.270	0.221	0.710
DRN	1.084	0.040	-0.087	0.501	1.199	0.501	0.146	-0.023	0.194
II	1.129	0.383	0.160	1.008	1.244	1.399	0.311	0.095	0.022
M1	0.350	0.086	0.023	0.739	0.322	1.039	0.137	0.021	0.024
M2	0.166	0.088	0.068	0.712	0.148	1.125	-0.007	0.025	-0.001
III	1.589	0.302	0.076	1.210	1.773	1.412	0.423	0.144	0.597
M3	0.324	-0.120	-0.122	0.708	0.372	0.887	-0.061	-0.045	0.548
M4	0.379	-0.017	-0.015	0.709	0.445	0.867	0.002	0.020	0.443
IV	1.458	0.180	0.023	1.069	1.606	0.931	0.369	0.141	1.037
Variab. Explicada	152.022	4.165	3.752	35.093	174.211	42.191	6.929	7.186	4.053
Proporção total	76.715	2.102	1.894	17.709	73.226	17.734	2.913	3.021	1.704

(negrito valores >1)

O primeiro componente principal tanto para machos quanto para as fêmeas refletiu basicamente a variabilidade de tamanho, sendo todos os valores positivos. Observou-se uma relação alométrica positiva. Assim, quando o tamanho aumenta, as membranas interdigais são as variáveis que proporcionalmente menos aumentam. Este efeito ocorreu tanto em machos como em fêmeas.

Os resultados da análise de variância realizada com os quatro primeiros componentes obtidos para os machos, revelaram diferenças significativas para o componente 1, 2 e 4 (tab. 9). Ao analisar os pares de populações diferentes e posteriormente organizar as médias de cada uma das populações em ordem decrescente, não se revelaram subgrupos de médias homogêneas.

Os resultados da análise de variância realizada a partir dos cinco primeiros componentes principais obtidos para as fêmeas, revelaram diferenças para os componentes 1, 2, 3 e 5 (tab. 9). Da mesma forma

que para os machos, não foram identificados subgrupos de médias homogêneas.

Tabela 9. Análise de variância dos machos e fêmeas com os escores resultantes da análises de componentes principais

	machos						Fêmeas					
	Df efeito	MS efeito	df Error	MS error	F	P	df efeito	MS efeito	df error	MS error	F	p
CP1	15	7,366	181	0,472	15,592	0,000	14	6,878	128	0,685	5,661	0,000
CP 2	15	1,771	181	0,936	1,891	0,027	14	4,403	128	0,628	7,012	0,000
CP 3	15	1,389	181	0,968	1,435	0,135	14	3,149	128	0,765	4,117	0,000
CP 4	15	5,273	181	0,646	8,163	0,000	14	1,321	128	0,965	1,369	0,177
CP 5							14	1,765	128	0,916	1,926	0,029

(Negrito valor $p < 0,05$)

Variação geográfica no tamanho de *O. taurinus*

A análise de agrupamento realizada com os exemplares individuais sem levar em consideração as populações selecionadas revelou grupos de exemplares com tamanhos afins. Estes tamanhos podem ser evidenciados através dos limites de comprimento rostro-cloaca para cada grupo.

Tomando 25% da distância euclidiana para os machos, foram obtidos três grandes grupos: um primeiro grupo (A) que contém exemplares de tamanho pequeno, com CRC entre 35,7 - 60,3mm; o segundo grupo (B), com exemplares de CRC entre 66,5 e 80,6mm; e o terceiro (C), com exemplares entre 81,0 e 96,3mm de CRC (fig. 11).

Para as fêmeas a análise de agrupamento usando 25% da distância euclidiana também apresentou três grupos. Um primeiro grupo (A), por sua vez dividido em dois subgrupos, (A1), conformado por exemplares que apresentaram CRC entre 72,6 - 80,0mm, e (A2), envolvendo exemplares com CRC entre 44,0 - 70,0mm. O grupo B com exemplares entre 90,4 - 110,1mm de CRC, e por último, o grupo C, contendo exemplares entre 78,3 e 88,7mm (fig. 13).

A segunda ACP utilizada para verificar os grupos obtidos através da análise de agrupamento definiu que a variabilidade morfométrica

encontrada a partir desta análise se explicou por dois componentes. Para os machos, o primeiro componente explicou o 74,68 % da variabilidade e o segundo explicou apenas 9,34 % da variabilidade (tab. 10). Para as fêmeas o componente 1 explicou o 71,62% da variabilidade e o componente 2 explicou o 11,88% da variabilidade (tab. 10).

Tabela 10. Coeficientes dos autovetores da ACP para machos e fêmeas realizado com cada um dos exemplares

	machos		Fêmeas	
	componente 1	componente 2	componente 1	Componente 2
CRC	0.960850	0.172043	0.95769	-0.18169
LC	0.962609	0.162108	0.937818	-0.20671
CC	0.943872	0.180825	0.929879	-0.22173
DO	0.799599	0.367743	0.704355	-0.40833
DT	0.849345	0.307168	0.787243	-0.40723
CT	0.959973	0.108583	0.95115	-0.129800
DRN	0.930314	0.187519	0.919691	-0.20724
II	0.906855	-0.064760	0.918609	0.119621
m1	0.715934	-0.455297	0.711345	0.535076
m2	0.611042	-0.618999	0.600261	0.67035
III	0.963749	0.014979	0.96099	0.0224
m3	0.688978	-0.400394	0.703999	0.482304
m4	0.745692	-0.432473	0.759497	0.39765
IV	0.948571	0.022335	0.928142	-0.06149
Variab.	10.456185	1.307837	10.02719	1.664426
Explicada				
Proporção total	0.746870	0.093417	0.716228	0.118888

(negrito valores >0.45)

O primeiro componente principal tanto para machos quanto para fêmeas refletiu a variabilidade no tamanho e todos os valores foram positivos. O componente 2, mesmo representando baixas correlações, indicou que as formas maiores tendiam a apresentar membranas interdigitais reduzidas.

Uma vez plotados no plano os escores obtidos para os componentes principais 1 e 2, tanto dos machos como das fêmeas, revelou-se um contínuo de formas (figs. 13 e 15). Os tamanhos afins resultantes da análise de agrupamento foram demarcados nestas

plotagens para verificar as associações através da análise de agrupamento (figs. 13 e 15).

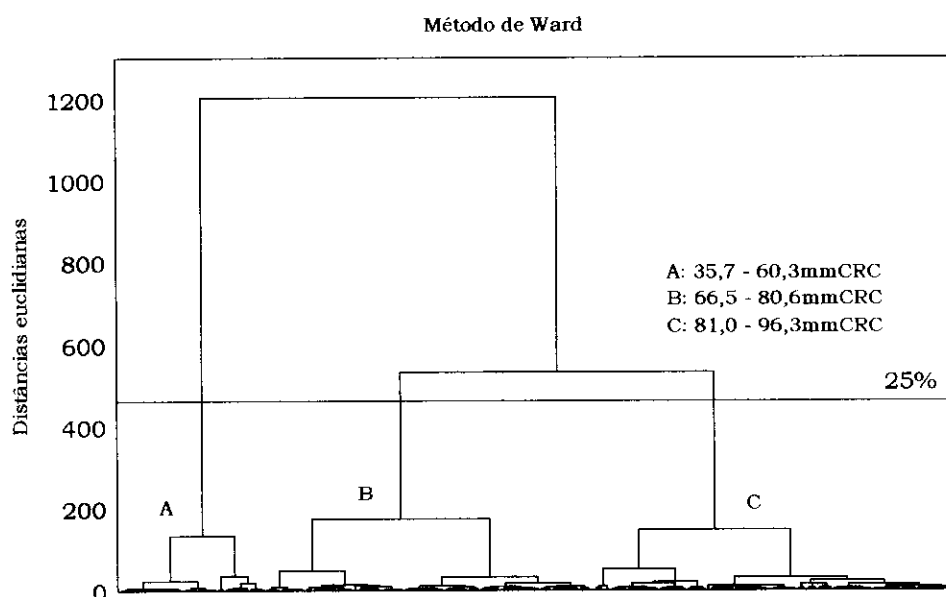


Figura 12. Análise de agrupamento para os machos feita com as variáveis morfométricas avaliadas.
(As letras correspondem aos grupos definidos com base no tamanho corporal).

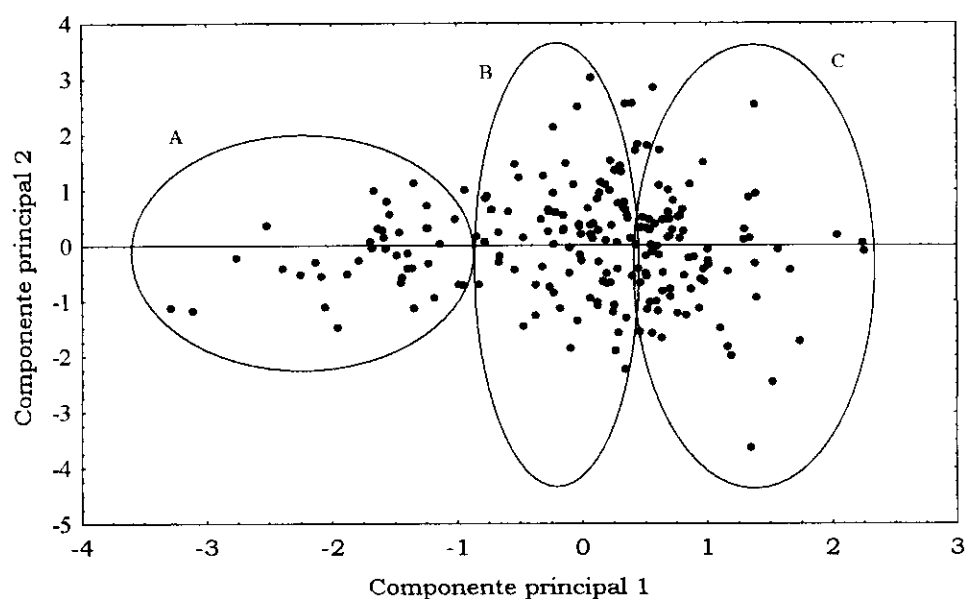


Figura 13. Análise de componentes principais para os machos, a partir das variáveis morfométricas.
(As letras correspondem aos grupos selecionados na análise de agrupamento).

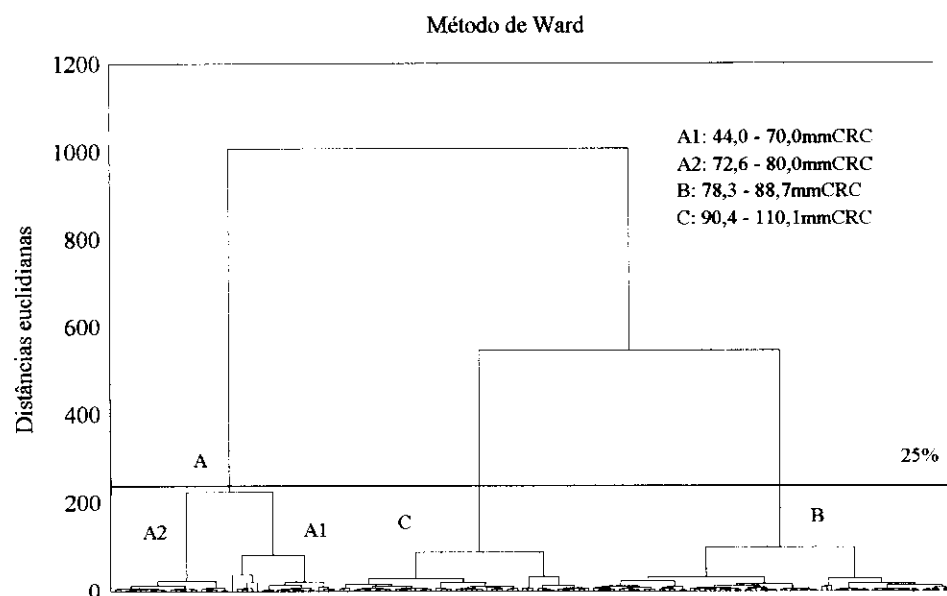


Figura 14. Análise de agrupamento para as fêmeas feita com as variáveis morfométricas avaliadas.
(As letras correspondem aos grupos definidos com base no tamanho corporal).

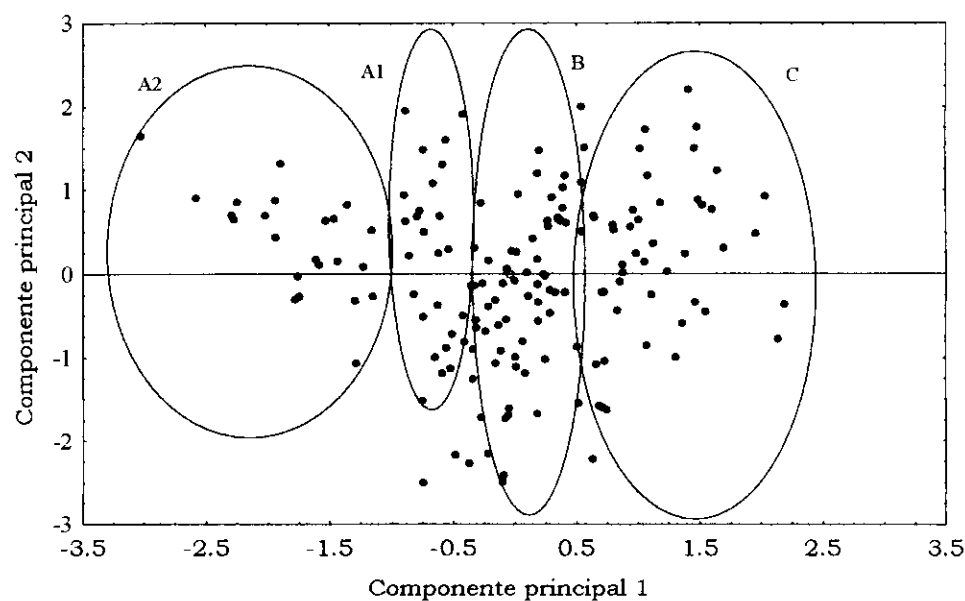


Figura 15. Análise de componentes principais para as fêmeas, a partir das variáveis morfométricas.
(As letras correspondem aos grupos seleccionados na análise de agrupamento).

Ao substituir os códigos dos exemplares na análise de agrupamento pelo seu local de origem observou-se que, no caso dos machos, o grupo A, que incluiu as formas menores distribuídas nas

cabeceiras do rio Orinoco, nas terras baixas das Guianas, no baixo Amazonas, na área do médio Araguaia-Tocantins e no alto rio Madeira. As formas medianas, incluídas no subgrupo B, ocorreram com mais frequência nas cabeceiras do rio Orinoco, nas Guianas, no alto e baixo Amazonas e nas cabeceiras do rio Madeira. As maiores formas, incluídas no grupo C, foram registradas na depressão amazônica e no vale interandino entre a cordilheira Central e Oriental da Colômbia.

Para as fêmeas, os subgrupos (A1), que corresponderam às formas medianas, foram registradas no alto Amazonas, nas cabeceiras dos rios Madeira, Tapajós e no médio Araguaia-Tocantins. O subgrupo (A2) incluiu as formas pequenas, que além de ocorrerem no rio Tapajós, compartilham os mesmos locais das formas pequenas dos machos, exceto que não se registraram nas cabeceiras do rio Orinoco. O grupo (B), que incluiu as formas maiores, teve distribuição similar à obtida para os machos, exceto no vale interandino entre as cordilheiras Central e Oriental na Colômbia. Finalmente, o grupo (C) correspondeu a formas um pouco maiores que as incluídas no (A1), ocorrendo em todas as regiões de distribuição de *O. taurinus*, mas ainda não encontradas no vale interandino na Colômbia.

5.3 Distribuição geográfica e análise de variação geográfica com mapas de isolinhas

A localização geográfica dos exemplares determinados como *O. taurinus* revelou uma nova ocorrência da espécie nominal, no vale interandino entre as cordilheiras Central e Oriental na Colômbia (fig. 2). Da mesma forma, confirma-se a ampla distribuição da espécie nominal na Amazônia.

Por outro lado, devido à baixa variação encontrada para os caracteres qualitativos de textura do flanco, padrão de coloração do flanco e do ventre, só foram feitos mapas de variação para as variáveis qualitativas de textura do dorso e padrão de coloração. Para a textura do dorso, que apresentou diferenças significativas entre machos e

fêmeas, foi construído um mapa para cada um dos sexos. Para o padrão de coloração, que não apresentou diferenças significativas entre os sexos, foi feito um único mapa incluindo o padrão de coloração dos machos e fêmeas.

O mapa para a variável textura do dorso nos machos indicou que os exemplares mais granulares se distribuem de modo geral do centro para a periferia, em sentido noroeste e sudeste da distribuição da espécie. No extremo do sudoeste observou-se uma gradação desde exemplares altamente tuberculares até exemplares lisos. Isso indica que os machos com corpo liso conformam a população 9 que se distribui entre os estados do Acre e Amazonas, Brasil. Os exemplares menos tuberculados ocorreram na população de Belém (16) (fig. 16).

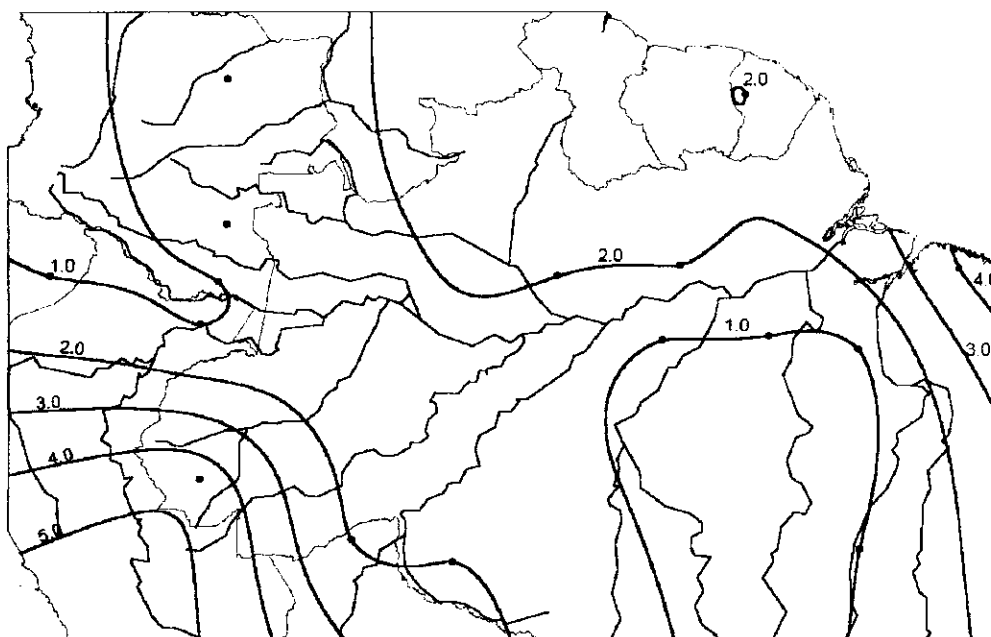


Figura 16. Isolinhas da textura da pele da superfície dorsal dos machos. (1.0 é altamente tubercular até 5.0 pele lisa)

O mapa para as fêmeas, com base na textura da pele, mesmo que predominasse a textura lisa, também evidenciou fêmeas com alguns tubérculos. Assim, as fêmeas tuberculadas foram encontradas nas

populações do interflúvio Purus-Madeira e do sistema Araguaia-Tocantins (fig. 17). Em geral, na porção sudoeste da atual distribuição de *O. taurinus* ocorreram os machos com mais baixo número de tubérculos e as fêmeas mais tuberculadas. Também ocorreram fêmeas com pele tubercular no sistema do médio Araguaia-Tocantins.

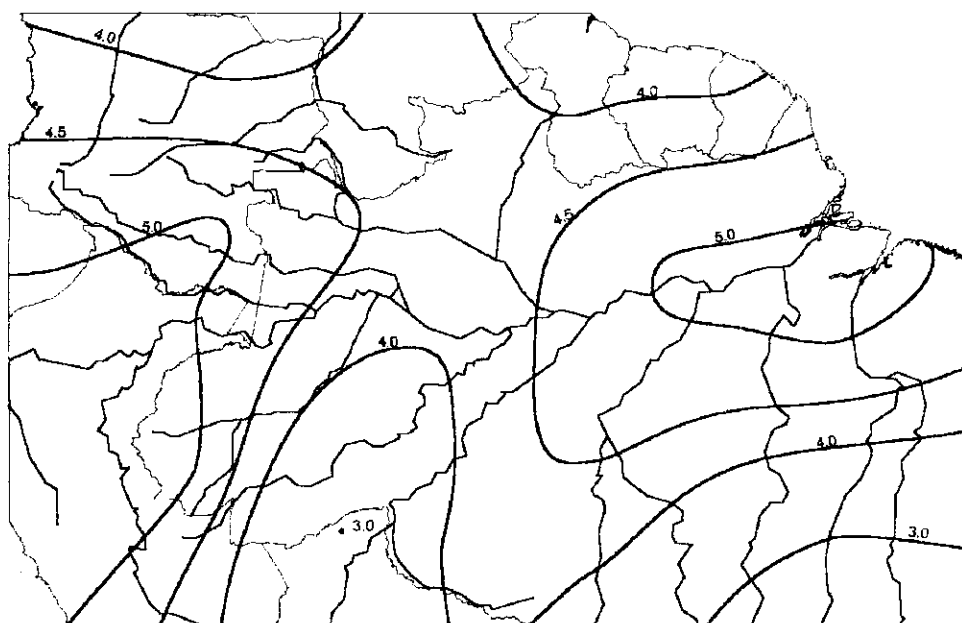


Figura 17. Isolinhas da textura da pele da superfície dorsal das fêmeas. (3.0 pele com tubérculos ate 5.0 pele lisa).

O mapa para o padrão de coloração da superfície dorsal indica que o primeiro padrão ocorre no centro da área de distribuição de *O. taurinus* e se estende para os extremos do sudoeste e do sudeste. O segundo padrão ocorre amplamente no extremo norte e sul da área de distribuição. O padrão 3 ocorre no norte e o padrão 4 ocorre nas populações da Guiana e no interflúvio Xingu-Tocantins (fig. 18).

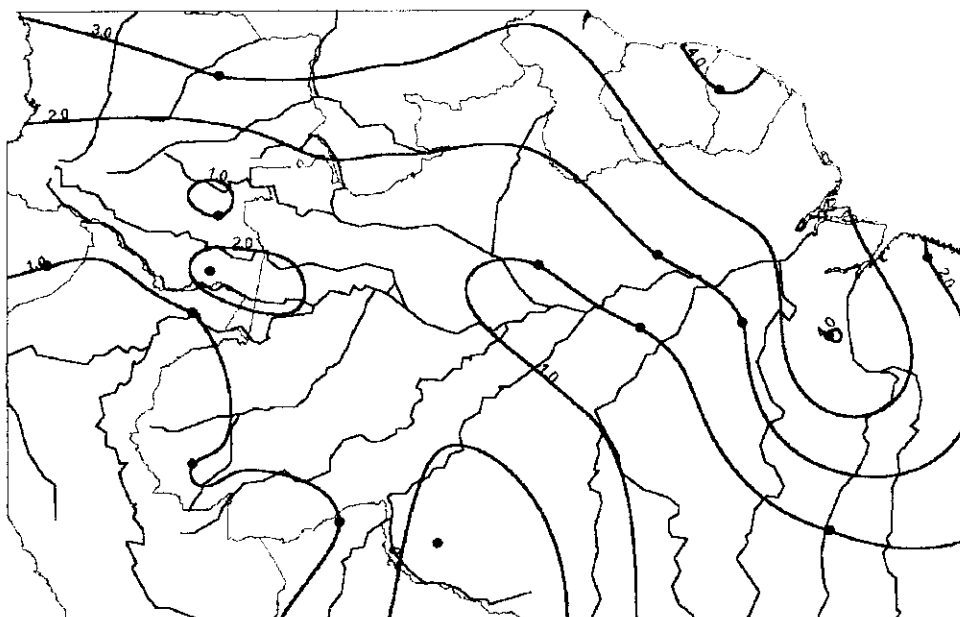


Figura 18. Isolinhas para padrão de coloração da superfície dorsal dos machos e das fêmeas. 1. Mancha interorbital e varias manchas pequenas no dorso; 2. Linha creme médio dorsal; 3. Faixa longitudinal que pode ser interrompida por manchas pequenas; 4. Padrão como em 1 além de manchas brancas no dorso.

O mapa realizado com os escores do primeiro eixo do ACP, obtido para os machos, indica que as formas maiores ocorreram no centro da área de distribuição, na depressão amazônica; estas formas maiores gradualmente diminuem de tamanho em direção à periferia. Os machos com menor tamanho dentro da área de distribuição ocorreram nas populações do médio Araguaia-Tocantins e na região do rio Orinoco (fig. 19).

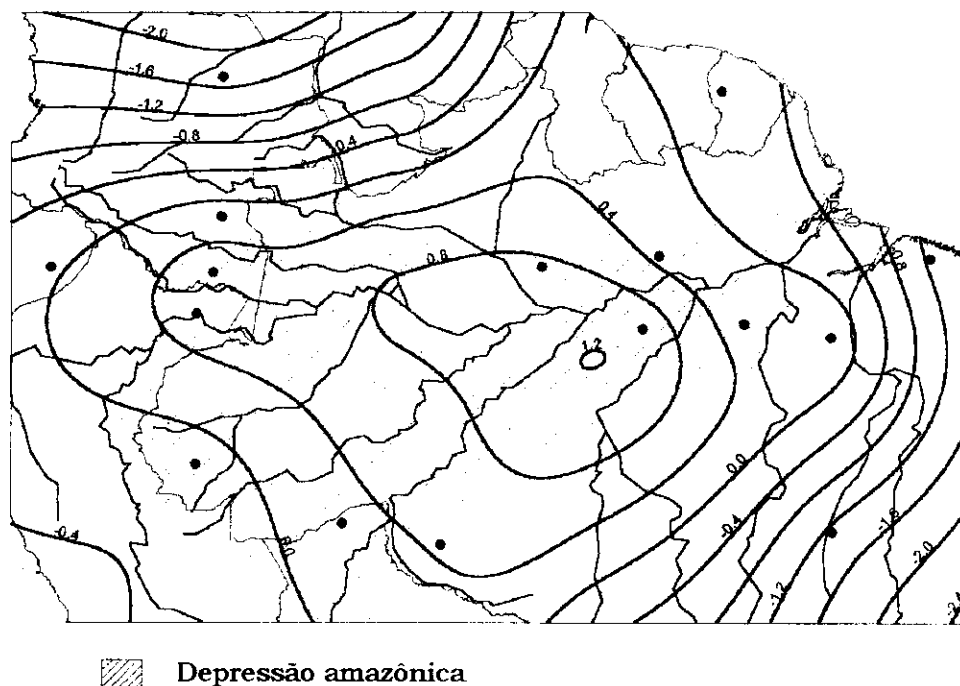


Figura 19. Isolinhas dos tamanhos dos machos de *O. taurinus* (Valores maiores exemplares de grandes tamanhos, valores menores exemplares pequenos).

Já a distribuição geográfica do primeiro eixo do ACP para as fêmeas apresentou um padrão diferente ao dos machos. Em geral as fêmeas são de maior tamanho no leste e no oeste da distribuição da espécie nominal, e em sua maioria registram-se dentro da depressão amazônica. Porém, da mesma forma que para os machos, ocorre uma diminuição no tamanho em direção à periferia, sendo que os exemplares menores ocorreram nas populações do sistema do médio Araguaia-Tocantins, de Belém e das Guianas (fig. 20).

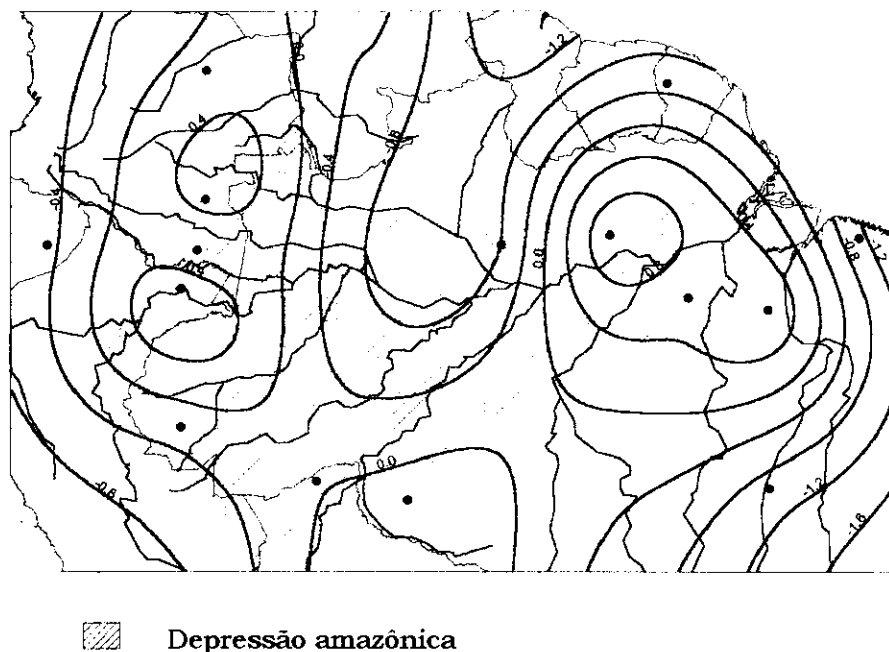


Figura 20. Isolinhas dos tamanhos das fêmeas de *O. taurinus*.
(Valores maiores exemplares de grandes tamanhos, valores menores exemplares pequenos).

Através dos mapas de isolinhas gerados com base nos caracteres textura dorsal da pele, padrão de coloração dorsal e tamanho do corpo, podem-se caracterizar as populações correspondentes a *O. taurinus* (tab. 11).

Tabela 11. Caracterização das populações pelas variáveis textura dorsal da pele, padrão de coloração dorsal e tamanho.

população	Textura dorsal da pele das fêmeas	textura dorsal da pele dos machos	padrão de coloração dos machos e fêmeas	tamanho dos machos	tamanho das fêmeas
1	lisa	tubercular	manchas brancas no dorso	mediano	mediano
2	lisa	tubercular	linha mediodorsal creme	grande	grande
3	lisa	tubercular	só manchas marrons	grande	mediano
4	lisa	tubercular	mancha longitudinal ou manchas pequenas	pequeno	mediano
5	lisa	tubercular	só manchas marrons	grande	mediano
6	lisa	tubercular	linha mediodorsal creme	grande	mediano
7	lisa	tubercular	só manchas marrons	grande	mediano
8	lisa	tubercular	só manchas marrons	mediano	mediano
9	lisa	tubercular	só manchas marrons	mediano	mediano
10	Tende a ser tubercular	tende a ser lisa	só manchas marrons	mediano	mediano
11	lisa	tubercular	só manchas marrons	grande	mediano
12	lisa	tubercular	linha mediodorsal creme	grande	-
13	lisa	tubercular	só manchas marrons	grande	grande
14	lisa	tubercular	linha mediodorsal creme	grande	grande
15	Tende a ser tubercular	tubercular	manchas brancas no dorso	grande	grande
16	lisa	tubercular	só manchas marrons	pequeno	pequeno
		tende a ser lisa	linha mediodorsal creme	pequeno	pequeno

5.4 Possíveis explicações para o padrão de variação dos diferentes tamanhos de *O. taurinus*

O teste para definir se a variabilidade no tamanho dos exemplares de *O. taurinus* corresponderia ao padrão ou à divisão biogeográfica da Amazônia proposta por Wallace (1852), às áreas de endemismo para aves de Cracraft (1985), ou à distribuição das chuvas da região amazônica proposta por Sombroek (1999), não apresentou diferenças significativas entre as variâncias para as variáveis estudadas e o primeiro eixo da ACP (tab. 12). Para as diferentes propostas de divisão geográfica da região, a porcentagem de variabilidade encontrada entre os grupos foi baixa exceto para a distribuição de chuvas de Sombroek (1999), tanto para o teste que avaliou todas as variáveis, assim como para o componente principal 1 para machos e fêmeas. Assim, foram apresentados os resultados obtidos unicamente para o CP1 (tab. 12). O contrário ocorreu com as porcentagens dentro dos subgrupos (erro), onde a variabilidade foi alta para as divisões biogeográficas propostas por Wallace (1852) e Cracraft (1985) e baixa para a divisão geográfica de Sombroek (1999) baseada no regime de precipitação (tab. 12)

Tabela 12. Valor do F_s dos grupos (divisões) da ANOVA hierárquica e porcentagens de variabilidade do primeiro eixo da ACP para os machos e as fêmeas nos grupos (divisões), subgrupos (populações) e dentro dos subgrupos (CP 1 dos exemplares), para as divisões propostas pelos diferentes autores.

	machos			fêmeas		
	divisão biogeográfica de Wallace	áreas de endemismo de Cracraft	distribuição de chuvas de Sombroek	divisão biogeográfica de Wallace	áreas de endemismo de Cracraft	distribuição de chuvas de Sombroek
do F_s dos grupos (divisões) da ANOVA hierárquica	1,72	0,23	2,26	0,65	2,94	0,08
entre os grupos	0,20	0,03	99,35	0,08	4,29	0,19
entre os subgrupos	3,89	0,25	0,02	3,15	21,54	4,16
dentro dos subgrupos (erro)	95,91	99,77	0,61	96,93	74,15	96,02

Em geral observou-se que a maior variabilidade do tamanho foi distribuída entre os exemplares e não entre os padrões testados.

A ANOVA simples realizada com base na divisão ecológica de Fittkau (1969) não apresentou diferenças significativas. Não foram observados subgrupos de médias homogêneas.

5.5 Isolamento por distância

O teste Mantel utilizado para correlacionar as matrizes de distância morfológica e geográfica e que determina se a diferenciação no tamanho de *O. taurinus* está relacionada com um isolamento por distancia (Wright, 1943), apresentou que os coeficientes de correlação (r) tanto para os machos como para as fêmeas foram baixos (0,2383 e 0,2652 respectivamente). Desta forma, não se revelou uma diferenciação no tamanho dentro de *O. taurinus* definida pela distância geográfica entre as populações estudadas.

5.6 Taxonomia de *O. taurinus*

As diferenças entre caracteres morfológicos e morfométricos não foram suficientes para suportar o diagnóstico de espécies diferentes em termos do conceito biológico e filogenético de espécie dentro de *O. taurinus*.

Por outro lado, pode-se fazer modificações em alguns dos itens da diagnose de *O. taurinus* apresentados por Trueb & Duellman (1971). Assim:

1. Comprimento rostro-cloaca máximo observado 96,30 mm em machos e 111,52 mm em fêmeas.
2. Superfície dorsal da pele em machos variável em relação ao tipo, quantidade e tamanho dos tubérculos.
3. Pele da superfície do flanco anterior com tubérculos.
4. Comprimento da membrana interdigital desde o limite anterior da terceira falange até a metade desta no dedo III é variável.
8. Superfície dos flancos clara ou de cor creme, com ou sem pequenas e irregulares manchas marrons ou brancas.

14. Neopalatino com borda óssea.

16. O ramo zigomático do esquamosal se estende até à meia distância do arco maxilar.

Já com relação as espécies taxonomicamente afins à *Osteocephalus taurinus* encontradas no do material examinado, e previamente identificados como *O. taurinus*, foram determinadas as seguintes:

Osteocephalus sp.

Foi estudado um exemplar macho, procedente do local Petit Saint, River Sinnanmary, Guiana Francesa, e inicialmente determinado como *Osteocephalus* sp. e posteriormente de forma errada como *O. taurinus*. O exemplar é de tamanho pequeno (69,83 de CRC) e as proporções podem ser observadas na tabela 13.

Tabela 13. Proporções corporais de *Osteocephalus* sp, *O. buckleyi*, *O. aff. oophagus*, *O. planiceps*, *O. verruciger*, *O. yasuni* e *O. taurinus*

<i>Osteocephalus</i> sp		<i>O.</i> <i>buckleyi</i>	<i>O. aff. oophagus</i>		<i>O. planiceps</i>		<i>O.</i> <i>verruciger</i>	<i>O.</i> <i>yasuni</i>	<i>O. taurinus</i>	
	machos n=1	machos n=2	machos n=3	fêmeas n=5	machos n=1	fêmeas n=5	machos n=1	fêmeas n=1	machos n=211	fêmeas n=166
LC/CRC	0.31	0.32-0.33	0.33-0.33	0.33-0.35	0.31	0.30-0.34	0.35	0.32	0.28-0.36	0.24-0.35
CC/CRC	0.32	0.33-0.34	0.34-0.36	0.33-0.35	0.32	0.32-0.36	0.34	0.33	0.28-0.42	0.24-0.38
DO/DT	0.66	0.70-0.75	0.48-0.77	0.69-1.00	0.81	0.71-0.84	0.77	0.73	0.53-1.11	0.57-1.78
CT/CRC	0.54	0.54-0.56	0.52-0.53	0.51-0.57	0.56	0.53-0.59	0.53	0.58	0.43-0.61	0.06-0.64
DRN/CRC	0.10	0.10-0.10	0.09-0.10	0.10-0.11	0.11	0.10-0.12	0.10	0.11	0.07-0.13	0.08-0.14
m1/II	0.33	0.21-0.21	0.25-0.42	0.17-0.40	0.09	0.15-0.50	0.28	0.13	0.07-0.71	0.07-0.49
m2/III	0.09	0.00-0.05	0.06-0.17	0.08-0.17	0.00	0.03-0.14	0.10	0.05	0.02-0.40	0.00-0.32
m3/III	0.24	0.22-0.22	0.17-0.31	0.23-0.28	0.14	0.12-0.24	0.23	0.13	0.09-0.37	0.06-0.41
m4/IV	0.33	0.20-0.34	0.27-0.38	0.30-0.44	0.18	0.17-0.35	0.20	0.17	0.11-0.50	0.12-0.44

As características externas como forma do rostro, *canthus rostralis* e coloração deste exemplar são muito parecidas com as características encontradas em *O. taurinus*. À diferença de *O. taurinus*, este exemplar possui os vômeres altamente reduzidos. O saco vocal é duplo e desenvolvido. Não se dispõe da coloração em vida do exemplar, só se conhece a cor em vida de uma fêmea que foi coletada junto com

este exemplar: (MSH 5384) “dorso marrom com marcas marrons mais escuras. Flancos com muitas manchas pequenas branco-amareladas. Ventralmente, garganta e peito creme com manchas marrons, ventre branco. Superfícies ocultas das coxas de cor carne. Ossos verdes. Íris com cor ouro-esverdeado e rádios pretos (M. S. Hoogmoed, notas de campo, 11 de novembro de 1989).

Em preservação, o exemplar exibe cor marrom, com uma mancha marrom mais escura ao nível dos olhos; posteriormente, manchas marrom escuras menores. O flanco é de fundo creme e traz manchas brancas pequenas arredondadas.

Osteocephalus buckleyi

Dois exemplares machos adultos, provenientes dos arredores de Puerto Carreño, no Estado de Guainia na Colômbia e da Reserva Aurá APEG, Belém, Pará, no Brasil, foram excluídos por corresponderem a espécie *O. buckleyi*. Não foram encontradas características morfológicas externas das já conhecidas para diferenciar *O. buckleyi* de *O. taurinus*. Assim, o tamanho menor e a superfície anterior areolada do flanco são características que diferenciam *O. buckleyi* de *O. taurinus*. As proporções deste exemplar podem ser observadas na tabela 13.

Osteocephalus aff. *oophagus*

Foram encontrados três machos e cinco fêmeas no baixo Amazonas na localidade de Porto de Trombetas (Oriximiná), na Floresta Nacional de Caxiuanã e nas proximidades de Santarém, Pará, Brasil, com características morfológicas diferentes das diagnosticadas para *O. taurinus*. Uma das fêmeas havia sido determinada como *O. taurinus* e os demais exemplares estavam determinados como *Osteocephalus* sp. Os exemplares são de porte pequeno (tab. 13). Diferenciam-se de *O. taurinus* por apresentarem o rosto bastante arredondado, o *canthus rostralis* profundo (mais côncavo que em *O. taurinus*), o saco vocal

externamente pouco desenvolvido em relação do saco vocal duplo de *O. taurinus*.

O músculo *intermandibularis* em um dos exemplares machos apresentou uma extensão supramandibular delgada não tubular como a descrita em *Osteocephalus buckleyi* (Tyler, 1971), e muito menos desenvolvida em relação à extensão supramandibular de *O. taurinus*. Outra diferença fundamental com respeito a *O. taurinus* é a textura da pele, que apresenta tubérculos muito pouco desenvolvidos nos machos, sendo a pele das fêmeas completamente lisa.

O padrão de cor da superfície dorsal dos exemplares é marrom-claro com uma grande mancha irregular marrom-escura, que começa entre os olhos e termina no meio do dorso, e várias manchas pequenas posterodorsais. Os flancos são marrom, e na superfície posterior exibem manchas brancas pequenas. Três fêmeas estudadas apresentaram este padrão na superfície oculta posterior das coxas, e um dos machos apresentou o flanco creme com várias manchas marrons. Ventralmente, o padrão da cor é creme, com algumas manchas pequenas de cor marrom na superfície anterior da garganta até numerosas manchas que alcançam a superfície anterior do abdome. De acordo com suas características, foram determinados como *Osteocephalus* aff. *oophagus*.

Um outro exemplar previamente determinado como *O. taurinus*, procedente da rodovia AM-010, km 60, Amazonas, Brasil foi identificado como *O. aff. oophagus*, por compartilhar características morfológicas similares com os exemplares determinados como *O. aff. oophagus* do baixo Amazonas.

Osteocephalus planiceps

Espécie afim a *O. taurinus*. Encontrava-se sinonimizada com *O. taurinus* (Trueb & Duellman, 1971), mas recentemente, Duellman & Mendelson (1995) decidiram ressuscitar *O. planiceps*. Assim, 13 exemplares que estavam identificados como *O. taurinus* são na

realidade *O. planiceps*. Dentro dos exemplares estudados 11 fêmeas se registraram para o norte da Amazônia peruana, e um macho e uma fêmea para a Amazônia colombiana. A característica fundamental que diferencia esta espécie de *O. taurinus* é a presença de manchas arredondadas pequenas de cor marrom no flanco (Duellman & Mendelson, 1995). Em 10 dos 13 exemplares identificados como *O. planiceps*, as pequenas arredondadas manchas marrons do flanco possuem uma borda creme ou branca.

Da mesma forma, três fêmeas apresentaram no flanco uma ou duas listas longitudinais marrom escuras com uma borda branca ou creme, além de apresentar as manchas arredondadas. Quando *O. taurinus* apresenta manchas marrons nos flancos, não ocorre a borda creme ou branca, e geralmente se observa uma combinação de manchas marrom de diversos tamanhos.

Dos espécimes pertencentes a *O. planiceps*, apenas um macho e cinco fêmeas foram medidos (tab. 13).

Osteocephalus verruciger

Um exemplar proveniente do Puerto Misahaualli, Napo, Equador, previamente determinado como *O. taurinus*, correspondeu a *O. verruciger*. Uma diferença evidente desta espécie em relação a *O. taurinus* é o tamanho dos tubérculos da superfície dorsal do corpo nos machos: enquanto em *O. verruciger* estes são de tamanho regular, em *O. taurinus* os tubérculos são de tamanho irregular. As proporções deste exemplar podem ser observadas na tabela 13.

Osteocephalus yasuni

Uma outra espécie constituída de formas pequenas e que é afim de *O. taurinus* é *O. yasuni*. Um dos exemplares examinados correspondeu a *O. yasuni*, procedente da região da Boca do Pauini, Amazonas, Brasil. Adicionalmente às características que definem *O.*

yasuni (Ron & Pramuk, 1999), os padrões de coloração em exemplares preservados nas duas espécies foram bem diferentes: *O. taurinus* apresenta um padrão da cor dorsal com manchas marrom-escuras grandes e pequenas, enquanto que *O. yasuni* apresenta ao contrário, pontos e manchas pequenas brancas na superfície dorsal. As proporções deste exemplar estão na tabela 13.

6. DISCUSSÃO

Variação geográfica de *Osteocephalus taurinus*

Com a finalidade de compreender o curso das mudanças evolutivas, os estudos de variação geográfica analisam os vários níveis de diferenciação interpopulacional ou dentro das espécies. Desta forma, esta abordagem tem sido muito aplicada na compreensão dos processos evolutivos que levam à especiação (Heins, 1995).

Um estudo de variação geográfica feito previamente por Trueb & Duellman (1971) para *Osteocephalus taurinus* concluiu diferentemente do presente estudo, ou seja, tratar-se de um complexo de espécies. O fundamento da discussão está na revalidação posterior da espécie *O. planiceps*, feita por Duellman & Mendelson (1995). Já que alguns exemplares correspondentes a *O. planiceps* haviam sido incluídos na análise de variação geográfica de *O. taurinus* realizado por Trueb & Duellman (1971). Contudo estes autores, através de uma análise descritiva, indicavam que se tratava de um conjunto de espécies, não definidas explicitamente.

Outro estudo, embora não considerando a variação geográfica de *O. taurinus*, devido ao fato de não estudar exemplares de toda sua distribuição geográfica, e com base na vocalização, especificamente por causa das diferenças encontradas na nota secundária, também chegou à conclusão de que se trata de um complexo de espécies crípticas (De La Riva *et al.*, 1995). Esta hipótese não está bem fundamentada, devido a que a vocalização pode ser afetada por fatores abióticos, como temperatura (Duellman & Trueb, 1985), características físicas do habitat e pela interferência na sincronia com a vocalização de outras espécies de anuros da área (Duellman & Pyles, 1983). Da mesma forma, a nota secundária do canto pode expressar sinais de estresse (Wells & Greer, 1981). Por outro lado, estudos sobre a variabilidade acústica entre diferentes populações de várias espécies de anuros (Cardoso & Haddad,

1984) e conforme a variação geográfica da vocalização (Hasegawa *et al.*, 1999), confirmam que existem diferenças interespecíficas. Se esta série de fatores afeta a vocalização individual dentro de *O. taurinus*, pode-se esperar diferenças no canto de uma população para outra. Estes indícios colocam em dúvida o valor da vocalização como caráter diagnóstico de diferentes espécies de anfíbios.

Os resultados apresentados por Trueb & Duellman (1971) e De La Riva *et al.* (1995) que concluíram que *O. taurinus* está constituída por um complexo de espécies (não diagnosticadas) são o produto de análises descritivas. O presente estudo é mais conclusivo, pois envolveu análise de vários caracteres taxonômicos e utiliza metodologia estatística mais sensível para diferenciar subgrupos de exemplares afins.

A ocorrência, dentro de algumas das populações estudadas, de exemplares adultos com grande amplitude na forma corporal, indica que *O. taurinus* possivelmente não apresenta isolamento reprodutivo definido pelo tamanho corporal, como acontece em outros grupos de anuros. O fato de não se encontrarem diferenças significativas entre as populações consideradas através dos caracteres analisados, mostra que no contexto biológico e filogenético, não é possível definir espécies diferentes.

Existem evidências de que uma espécie com ampla distribuição geográfica deva apresentar alta variabilidade em suas proporções corporais (Mayr, 1979). As relações matemáticas estabelecidas entre os caracteres quantitativos estudados confirmaram esta premissa, dada à grande variação das proporções definidas para *O. taurinus*. Esta variação pode estar definida por fatores intrínsecos e extrínsecos aos organismos num espaço geográfico.

Por outro lado, a alta frequência de tubérculos na superfície corporal de *O. taurinus* pode ser explicada como sendo um mecanismo para evitar a dessecação corporal (Duellman & Trueb, 1985). Porém as

isolinhas que apresentam o grau de tuberculização em machos e fêmeas indicam que, tanto em áreas geográficas com grande variação climática, como em áreas com períodos anuais mais secos (sistema Araguaia-Tocantins) e até em áreas com distribuição de chuvas mais uniforme ao longo do ano (sudoeste da área de distribuição), houve certa semelhança no padrão de textura da pele. Este achado pode ser atribuído a dos fatos. Em primeiro lugar, pode ser que não exista necessariamente uma relação direta entre o grau de tuberculização na pele de *O. taurinus* e o grau de exposição a períodos extremamente secos ao longo do ano. Um segundo fato, mais simplista, pode ser atribuído a diferenças no número de exemplares observados em cada local de estudo, o que implica diferenças ao nível da variabilidade que possa ocorrer em termos de textura da pele.

Dimorfismo sexual e variação no tamanho corporal

Já tem sido definido um dimorfismo sexual dentro de vários grupos de anuros, onde em geral os machos são menores em tamanho que as fêmeas (Duellman & Trueb, 1985). Este dimorfismo sexual foi evidente para *O. taurinus*, que apresentou, dentro das diferentes populações estabelecidas, machos de menor tamanho corporal em relação às fêmeas. O dimorfismo sexual quanto à textura da superfície dorsal da pele de *O. taurinus* (Trueb & Duellman, 1971) não foi tão evidente neste estudo. Embora a maioria das fêmeas apresentassem a superfície dorsal da pele lisa, a ocorrência de uma parcela das fêmeas com tubérculos (cerca de 30%) não confirma a generalização de pele lisa para fêmeas e tubercular para machos.

O intervalo de tamanho observado em *O. taurinus* no presente estudo indica que podem ser encontradas formas ou menores, ou muito maiores que as registradas por Trueb & Duellman (1971). Uma variação no tamanho corporal individual entre populações tem sido observada em diferentes grupos de vertebrados, tais como aves (James, 1970,

1983), peixes (Vazzoler, 1971), lagartos (Fitch, 1981), serpentes (Madsen & Shine, 1993) e anfíbios (Berven, 1982; Lynch, 1992). Esta diferenciação geográfica pode ser explicada por influências ambientais, relações intraespecíficas e por variação intrínseca de cada organismo. Para o caso específico de *O. taurinus*, as formas maiores ocorreram na planície amazônica, e as menores foram mais freqüentes na periferia da área total de distribuição geográfica.

A tendência espacial observada na distribuição dos tamanhos corporais para *O. taurinus* indica que as formas maiores ocorrem na depressão amazônica, onde a vegetação característica marca uma divisória contrastante com as áreas de cerrado ao norte e ao sul, onde ocorrem com maior intensidade as formas menores. A maior freqüência de ocorrência de exemplares de grande tamanho corporal tem sido registrada, através de estudos de numerosas coleções de referência procedentes das regiões do oeste e sudoeste da Amazônia, particularmente na área de Equador, Colômbia, Peru e Rondônia (Brasil) (Trueb & Duellman 1971). O presente estudo, além de confirmar esses resultados, indica que, em regiões com média intensidade de esforço amostral como o sistema do médio Araguaia-Tocantins e no Orinoco, ocorrem com maior freqüência exemplares pequenos.

Estes resultados evidenciam que na região do sopé e terras baixas do Amazonas, onde se tem uma distribuição de chuvas com períodos extremos de seca mais curtos, se reflete num melhor desenvolvimento da cobertura vegetal provavelmente está relacionado com o tamanho corporal de *O. taurinus*. O contrário ocorre nas regiões da bacia do Orinoco e no Escudo Brasileiro, com períodos secos mais prolongados incidindo numa vegetação de menor porte, onde se registram com maiores freqüências exemplares de menor tamanho corporal.

Resultados semelhantes têm sido registrados em espécies de anuros de outras regiões geográficas, onde os tamanhos corporais menores se associam com áreas secas, e os maiores com áreas úmidas

(Jameson *et al.*, 1966, Vogt & Jameson, 1970). Em contraste, outros estudos, de caráter mais descritivo, registram que as áreas secas apresentam os maiores exemplares (Blair & Littlejohn, 1960; McDiarmid, 1968; Nevo, 1973). Recentemente, através de análises estatísticas comparativas, foram testadas as hipóteses de McDiarmid (1968) e Nevo (1973), rejeitando-se a hipótese em questão afirmando-se que pode existir uma variação de tamanho corporal intrapopulacional numa escala temporal, refletindo o crescimento individual (Lee, 1993).

Mesmo sendo evidentes as diferenças na distribuição espacial dos tamanhos de *O. taurinus* dentro de sua área geográfica total, estas não foram explicadas quando comparadas ao zoneamento ecológico da Amazônia proposto por Fittkau (1969) e da precipitação média na Amazônia (Sombroeck, 1999). De igual forma, as respostas obtidas ao testar a divisão biogeográfica proposta por Wallace (1852), e das áreas de endemismo propostas por Cracraft (1985), não elucidaram padrões de distribuição semelhante para *O. taurinus*.

O alto porcentagem de variabilidade entre os grupos para a divisão da precipitação média na Amazônia (Sombroeck, 1999), pode ser explicado devido a que nos locais onde o índice de precipitação média anual é mais baixo o número de machos de menor tamanho foi alto em relação ao número de fêmeas. Esta afirmação foi testada mudando os valores, assim, foi aumentando o número de fêmeas de menor tamanho onde chove menos e resultou em um alto porcentagem de variabilidade. Embora o alto porcentagem de variabilidade para a divisão das chuvas não foi considerado, já que o valor de F_s (da ANOVA hierárquica não foi significativa).

A não verificação destas hipóteses se explica basicamente pelo mascaramento gerado pela grande variação intrapopulacional a despeito da variação entre as populações selecionadas. Assim esta ampla variabilidade intrapopulacional, de formas pode impedir a percepção do efeito dos possíveis padrões e processos históricos. Por outro lado, estes

resultados mais uma vez corroboram a situação taxonômica de *O. taurinus* como uma espécie de ampla distribuição geográfica.

A comparação dos tamanhos corporais de *O. taurinus* com os de *Leptodactylus knudseni*, *Leptodactylus pentadactylus*, *Leptodactylus rhodomystax* (Heyer, 1979), *Leptodactylus leptodactiloides* e *Leptodactylus petersii* (Heyer, 1994), que apresentam uma distribuição geográfica parecida, não indicam um padrão similar de variação de tamanho. Este fato pode ser explicado por um possível estado conservador dentro das formas de algumas espécies ao longo de sua história de vida, comparadas a outras de maior variabilidade morfológica.

Caracteres anatômicos e polimórficos de *O. taurinus*

As variações apresentadas pelas estruturas ósseas com o frontoparietal em relação a forma e ossificação, não tem relação com o tamanho do exemplar. Assim, ao encontrar exemplares de grande tamanho podem apresentar uma fontanela frontoparietal visível, contrario em alguns exemplares pequenos esta fontanela não está exposta.

A descrição anatômica realizada por Trueb & Duellman (1971) para *Osteocephalus taurinus* apresenta algumas incongruências, se comparado com os resultados do presente estudo. Assim, enquanto aqueles autores observaram que o *pars facialis* do maxilar articula-se com a margem lateral do nasal, e o ramo zigomático do osso esquamosal se articula com a maxila, no presente estudo não foram observadas tais estados de caracteres.

Por outro lado, Trueb (1970) afirma que o comprimento do ramo zigomático é maior que o comprimento do processo ótico do esquamosal. No presente estudo não foram confirmadas tais observações, e sim um maior comprimento do ramo ótico em relação ao ramo zigomático.

A presença de uma justaposição entre as margens mediais dos vômeres, assinalada como caráter diagnóstico para *O. taurinus* por Trueb (1970), sugere que este foi baseado num exemplar de *Osteocephalus planiceps*, já que esta espécie é a única a apresentar esta forma de caráter dentro de *Osteocephalus* (Ron & Pramuk, 1999). Nenhum dos exemplares diafanizados no presente estudo apresentou esta condição, confirmando as observações de Ron & Pramuk (1999). De forma contrária, a caracterização do osso esquamosal de *O. taurinus* feita por Trueb (1970) foi corroborada no presente estudo, diferindo paralelamente da diagnose do esquamosal de *O. planiceps* segundo Ron & Pramuk (1999).

A afirmação de que o aparelho hiolaringeal é característico dentro dos diferentes grupos de anuros (Trewavas 1933), serve como hipótese a ser testada por Da Silva (1998) para a construção da hipótese filogenética da subfamília Hyliinae. Desta forma, neste estudo se apresenta a descrição do aparelho hiolaringeal para *O. taurinus*.

A forma e espessura da cartilagem aritenóide determinam a frequência fundamental do som produzido pelos anuros (Trueb & Duellman, 1985). No presente estudo, as cartilagens aritenóide e cricóide, não apresentaram variação nos espécimes analisados. A ausência de variabilidade nestes caracteres anatômicos não define grandes diferenças na vocalização dos exemplares estudados. A suposta variação de vocalização em *O. taurinus* deve ser atribuída a outros fatores, provavelmente externos.

Com relação à musculatura intermandibular, o fato de não terem sido observadas diferenças no músculo *interhyoideus* entre os exemplares examinados indica que este caráter se apresenta num único estado, havendo uma única forma do saco vocal, afim àquela observada por Trueb & Duellman (1971) para a espécie.

A presença de caracteres polimórficos pode causar ruído nas reconstruções filogenéticas, na definição de espécies e nos estudos de

evolução (Wiens, 1999). Neste estudo as seguintes estruturas ósseas da cabeça podem-se comportar como caracteres polimórficos: o flanco ótico do esfenetmóide, a superfície ventral do processo cultriforme do paraesfenóide, o alongamento entre os ramos anterior e posterior do osso pterigóide, e também da coluna vertebral como: a orientação do processo da vértebra VII, o espaçamento entre os dois côndilos do sacro.

Comparações entre o presente estudo e outros prévios (Trueb, 1970 e Da Silva, 1998) para algumas estruturas como a textura do *pars facialis* do maxilar e do neopalatino, dos processos anterolateral e posterolateral do hióide, a articulação da porção dorsolateral da cabeça proximal do metacarpal I, são indícios de que estes caracteres podem se comportar como caracteres polimórficos.

Biogeografia

A ocorrência de *O. taurinus* no vale interandino das cordilheiras Central e Oriental indica processos simultâneos de dispersão e vicariância, que teriam ocorrido anteriormente ao Plioceno médio (6 m.a.), quando a cordilheira Oriental já constituía uma verdadeira barreira geográfica para a espécie. Esta hipótese sustenta a proposta de Trueb (1970), na qual se afirma que a origem do gênero *Osteocephalus* ocorreu no início do Plioceno, há cerca de 12 milhões de anos.

A hipótese filogenética proposta por Da Silva (1998) confirma ao já estabelecido por Trueb (1970), segundo a qual *Osteocephalus taurinus* faz parte do grupo monofilético dos anuros “cabeça de casco”. O fato de se encontrarem táxons terminais representados por gêneros de outros grupos, indica que *O. taurinus* é uma espécie muito antiga (Fig. 21).

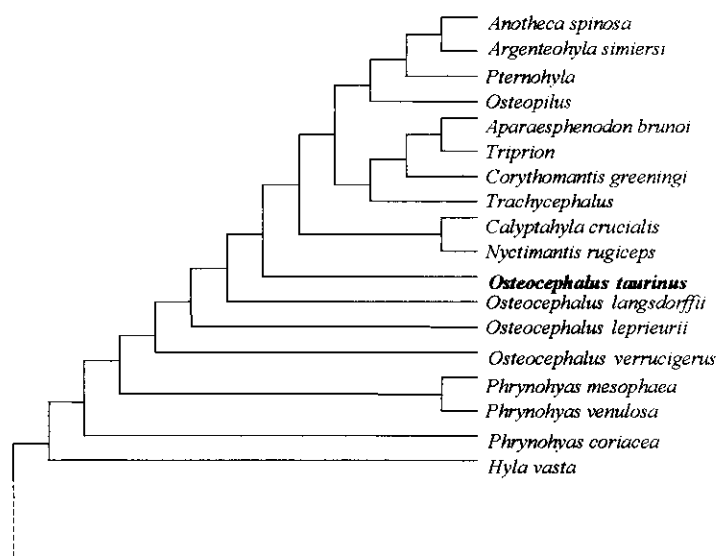


Figura 21. Filogenia proposta por Da Silva (1998) para o grupo monofilético dos sapos “cabeça de casco”

A falta de um padrão de isolamento por distância presente nas populações de *O. taurinus*, em relação ao tamanho corporal individual observado dentro de cada população, sugere uma colonização recente da espécie nominal em diferentes áreas (Slatkin, 1993). Porém a hipótese que *O. taurinus* é muito antiga, ao se comparar com outros táxons, indica que esta teve tempo suficiente para se dispersar dentro de seu atual espaço geográfico.

Espécies afins a *O. taurinus*

A ocorrência de espécies muito afins a *O. taurinus* e o próprio polimorfismo da espécie pode ser inconveniente para o diagnóstico da mesma. Exemplares determinados como *Osteocephalus* sp., e *apud* M. S. Hoogmoed (com. pess) *O. oophagus*, mesmo apresentando morfologia bastante afim à de *O. taurinus*, puderam ser diferenciados com base em seu menor tamanho corporal, presença de vômeres altamente reduzidos e no padrão de coloração do flanco posterior comum de *O. oophagus*.

Outras características apresentadas para definir esta espécie concordam com a diagnose prévia feita por Jungfer & Schiesari (1995) para *O. oophagus*. Existe, porém o caráter do saco vocal duplo,

característico do gênero *Osteocephalus*, que discorda da diagnose feita pelos autores para *O. oophagus*, na qual se observou um saco vocal simples. M. S. Hoogmoed (com. pess.) afirma que os autores de *O. oophagus* erraram na descrição do saco vocal desta espécie; se o saco vocal dessa espécie é mesmo simples, ela não pertenceria ao gênero *Osteocephalus*. Uma outra explicação seria a o saco vocal de *O. oophagus* se apresentar da mesma forma que nas espécies *Osteocephalus langsdorffii* (Heyer *et al.*, 1990) e *O. verruciger* (Tyler, 1971) nas quais o saco vocal, mesmo que duplo, não é evidente externamente.

Ante a possibilidade de ser esclarecido o tipo de saco vocal de *O. oophagus* e pelo grande parecido da morfologia externa do exemplar observado de *Osteocephalus* sp, caberia pensar que pode se tratar de um morfótipo de *O. taurinus* ou pelas diferenças na coloração do flanco e dos vômeres altamente reduzidos, poderia denominar-se como uma espécie críptica dentro de *O. taurinus*.

Por outro lado, os exemplares determinados como *Osteocephalus* aff. *oophagus*, procedentes de diferentes locais do Baixo Amazonas, diferem do exemplar determinado como *Osteocephalus* sp, quanto à forma do *canthus rostralis*: em *O. aff. oophagus* é côncavo, em *Osteocephalus* sp. é reto. Além disso os exemplares da primeira espécie não apresentam saco vocal duplo evidente, como se observou no exemplar da última.

Já o exemplar identificado como sendo *O. buckleyi*, proveniente de Puerto Carreño, Colômbia, amplia a distribuição da espécie da bacia amazônica até as terras baixas da Guiana (Duellman, 1999). Assim, *O. buckleyi* pode ser encontrada também na bacia do rio Orinoco.

O padrão de manchas arredondadas ou faixas marrons com ou sem borda branca ou creme parece ser um bom caráter para diferenciar as espécies *O. planiceps* e *O. taurinus*.

O registro do exemplar de *O. yasuni* no Estado do Amazonas, Brasil amplia a distribuição desta espécie do oeste da Amazônia (Ron & Pramuk, 1999) para as proximidades da Amazônia central.

As análises feitas através das proporções apresentadas pelas diferentes espécies afins a *O. taurinus* indicam que todas poderiam ser incluídas dentro desta espécie nominal, já que apresentou uma grande amplitude de variação. Assim, percebe-se, que em alguns casos, tomam maior importância na diagnose de espécies muito próximas outros caracteres morfológicos qualitativos como o padrão de coloração e a textura da pele.

7. CONCLUSÕES

Os caracteres morfológicos que apresentam maior variação geográfica na espécie *O. taurinus* foram o padrão de coloração dorsal, a textura da pele dorsal e o tamanho corporal. Este último mostra uma variação clinal ao longo de toda a distribuição geográfica em relação os outros caracteres, sendo mais evidente nos machos.

O fato de se observar um contínuo de formas que não apresentam isolamento reprodutivo intrapopulacional e simultaneamente não se encontrarem diferenças significativas interpopulacionais em *O. taurinus*; indica que não se podem definir biológica e filogeneticamente séries de organismos que diagnostiquem espécies diferentes dentro da espécie nominal.

No presente estudo foram observados caracteres que podem-se comportar como polimórficos para *O. taurinus* em algumas estruturas ósseas da cabeça e na coluna vertebral. Estes caracteres podem influir na filogenia do gênero

Mesmo sendo evidentes as diferenças na distribuição espacial dos tamanhos de *O. taurinus* dentro de sua área geográfica total, elas não foram estatisticamente explicadas pelas hipóteses ecológica, ambiental e biogeográfica propostas por outros autores. Este resultado se explica fundamentalmente pelo mascaramento gerado pela grande variação intrapopulacional, se comparada com a variação entre as populações selecionadas.

A tendência espacial observada na distribuição dos tamanhos corporais para *O. taurinus* indica que as formas maiores ocorrem nas terras baixas do Amazonas, onde a vegetação característica marca uma

divisória contrastante com as áreas de cerrado ao norte na região do Orinoco e ao sul no Brasil, onde ocorrem com maior intensidade as formas menores.

A distribuição espacial do tamanho corporal de *O. taurinus* não obedece a um padrão de isolamento por distância geográfica. Assim, pode-se sugerir que a colonização da espécie algumas áreas é recente. Porém a hipótese de que *O. taurinus* é muito antiga, em relação a outros táxons, indica que essa espécie teve tempo suficiente para se dispersar dentro de seu atual espaço geográfico.

8. LITERATURA CITADA

- Alberch, P. Ontogenesis and morphological diversification. *American Zoologist*, 20:653-667, 1980.
- Andersson, L. G. Batrachians from east Ecuador. *Arkiv für Zoologie*, 37A(2):1-88, 1945.
- Barrowclough, G. F. The Description of geographic variation in bird populations. In: *Acta XX Congressus internationalis Ornithologic.* Bell, B. D. (ed). Wellington, New Zealand: New Zealand Ornithology Congress Trust Board, 1991. P. 495-503.
- Berven, K. A. The genetic basis of latitudinal variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. I. Na experimental analysis of life history traits. *Evolution*, 36:962-983, 1982.
- Blair, W. F. Littlejohn, M. J. Stage of speciation of two allopatric populations of chorus frogs (*Pseudacris*). *Evolution*, 14:82-87, 1960.
- Boulenger, G. A. Catalogue of the Batrachia Salientia S. Ecaudata in the collection of the British Museum, ed. 2. London, 1882. 503p.
- Cardoso, A. J. Haddad, C. F. B. Variabilidade acústica em diferentes populações e interações agressivas de *Hyla minuta* (Amphibia, Anura). *Ciência e Cultura*, 36(8):1393-1399, 1984.
- Chernoff, B. Character variation among populations and the analysis of biogeography. *American Zoologist*, 22:425-439, 1982.
- Cochran, D. M. Goin, C. J. Frogs of Colombia. *Bulletin United States National Museum*, 288: xii+655, 1970.
- Cracraft, J. Historical biogeography and patterns of differentiation within the south american avifauna: areas of endemism. In: *Neotropical Ornithology*. P. A. Buckley *et al.*, (Eds.) . *Ornithological Monographs*. 36:49-84, 1985.
- Da Silva, H. R.. Phylogenetic relationships of the Family Hylidae with emphasis on the relationships within the Subfamily Hyliinae (Amphibia: Anura). PhD. diss. University of Kansas, 1998. 175 p.
- De la Riva, I. Marquez, R. Bosch, J. Advertisement calls of eight Bolivian hylids (Amphibia, Anura). *Journal of Herpetology*, 29(1):113-118, 1995.

- Dingerkus, G. Uhler, L. D. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52:229-232, 1978
- Duellman, W. E. Distribution patterns of amphibians in South America. In: *Patterns of distribution of amphibians*. Duellman, E. W. (ed). The Johns Hopkins University Press. USA, 1999. p. 255-327.
- Duellman, W. E. Lescure, J. Life history and ecology of the hylid frog *Osteocephalus taurinus* with observations on larval behaviour. *Occasional Papers Museum Natural History University of Kansas*, 13:1-12, 1973.
- Duellman, W. E. J. R. Mendelson III. 1995. Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreto, Peru: taxonomy and biogeography. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 55(10): 329-376.
- Duellman, W. E. Pyles, R. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*, 3:639-649, 1983.
- Duellman, W. E. Trueb. L. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, Inc. New York. 1985. 670 p.
- Fabrezi, M. El carpo de los anuros. *Alytes*, 10:1-29, 1992.
- Fitch, H. Sexual size differences in reptiles. *Miscelanea Publication of Museum Natural History, University of Kansas*. 701-72, 1981.
- Fittkau, E. J. The fauna of South America. In: *Biogeography and Ecology in South america*. Fittkau, E. J., Illies, J., Klinge, H., Schwabe, G. H., Sioli, H. (eds.). Volume 2. W. Junk N. V. Publishers The Hague. Netherlands. 1969, p. 624-658.
- Frost, D. R. *Amphibian Species of the World: An online reference*. V2.1. The American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org>, 1999.
- Futuyma, D. J. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates. Massachusetts. USA, 1986. 600 p.
- Gabriel, K. R. Sokal, R. R. A new statistical approach to geographic variation analysis. *Systematic Zoology*, 18(3), 1969.
- Gascon, C. Loughheed, S. C. Bogart, J. Genetic and Morphological variation in *Vanzolinius discodactylus*: a test of the river hypothesis of speciation. *Biotropica*, 28(3):376-387, 1996.

- Goin, C. J. Synopsis of the genera of hylid frogs. *Annals Carnegie Museum* 36:5-18, 1961.
- Gould, S. J. *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press. USA, 1977. 501 p.
- Hasegawa, Y. Ueda, H. Sumida, M. Clinal geographic variation in the advertisement call of the wrinkled frog, *Rana rugosa*. *Herpetologica*, 55(3):318-324, 1999.
- Heins, D. C. *Geographic Variation*.
http://www.tulane.edu/~guill/geographic_variation.html, 1995.
- Heyer, W. R. Systematics of the *pentadactylus* species groups of the Genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 301:1-43, 1979.
- Heyer, W. R. Variation within the *Leptodactylus podicipinus-wagneri* complex of frogs (Amphibia: Leptodactylidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 546:1-124, 1994.
- Heyer, W. R. Rand, S. A. da Cruz, C. A. Peixoto, O. L. Nelson, C. E.. *Frogs of Boráceaia*. *Arquivos de Zoologia*, 31(4):231-410, 1990.
- James, F. C. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51:365-390, 1970.
- James, F. C. Environmental component of morphological differentiation in birds. *Science*, 221(4606):184-186, 1983.
- Jameson, D. L. Mackey, J. P. Richmond, R. C. The systematics of the Pacific tree frog, *Hyla regilla*. *Proceedings of California Academy of Science*, 33(19):551-620, 1966.
- Jungfer, K. H. Schiesari, L. C. Description of a central amazonian and guianan tree frog, genus *Osteocephalus* (Anura, Hylidae), with oophagus tadpoles. *Alytes*, 13(1):1-13, 1995.
- Larson, A. Paedomorphosis in relation to rates of morphological and molecular evolution in the salamander *Aneides flavipunctatus* (Amphibia, Plethodontidae). *Evolution*, 34:1-17, 1980.
- Lee, J. C. Geographic variation in size and shape of neotropical frogs: a precipitation gradient analysis. *Occasional Papers Museum Natural History of University of Kansas*, 163:1-20, 1993.

- Lynch, J. D. Distribution and variation in a colombian frog, *Eleutherodactylus erythroleura* (Amphibia: Leptodactylidae. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 27(4):211-226, 1992.
- Madsen, T. Shine, R. Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in european grass snakes. *Evolution*, 47(1):321-325, 1993.
- Mayr, E. Animal species and evolution. The belknap press. USA, 1979. 797p.
- Manly, B. F. J. Multivariate statistical methods. Chapman & Hall, London, UK, 1997. 215 p.
- McDiarmid, R. W. Populational variation in the frog genus *Phrynohyas* Fitzinger in Middle America. Los Angeles Co. Museum Contributions Science, 134:1-25, 1968.
- Nevo, E. Adaptive variation in size of cricket frogs. *Ecology*, 54:1271-1281, 1973.
- Ron, A. Pramuk. J. B. A new species of *Osteocephalus* (Anura: Hylidae) from Amazonian Ecuador and Peru. *Herpetologica*, 55(4):433-446, 1999.
- Schlüter, A. Bio-akustische untersuchungen an hyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Hylidae). *Salamandra*, 15:211-236, 1979.
- Schwartz, A. Variation and history of *Eleutherodactylus ruthae* on Hispaniola. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 132(6):479-508, 1965.
- Schwartz, A. Geographic variation in the Hispaniola frog *Eleutherodactylus wetmorei* Cochran. *Brevoria*, (290):1-13, 1968.
- Slatkin, M. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 47(1):264-279, 1993.
- Sokal, R. R. Testing statistical significance of geographic variation patterns. *Systematic Zoology*, 28(2):227-232.
- Sokal, R. R. Rohlf, F. J. Biometry. Freeman and Company. USA, 1995. 887p.
- Sombroek, W. G. Annual rainfall and strength of dry season in the amazon region. GTZ. Brasil, 1999.

- Steindachner, F. Über zwei noch unbeschriebene Batrachiere. Archiv für Zoologie Anatomie Physiologie, 2(1):77-82, 1862.
- Steindachner, F. Amphibien. Novara expedition. Zoological Theil. I. Viena, 1867. 70p.
- Tarkhnishvili, D. N. Arntzen, J. W. Thorpe, R. S. Morphological variation in brown frogs from the Caucasus and the taxonomy of the *Rana macrocnemis* group. Herpetologica, 55(3):406-417, 1999.
- Thorp, R. S. Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. Biological Review, 51:407-452, 1976.
- Trewavas, E. The hioid and larynx of the Anura. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B., 22:400-527, 1933.
- Trueb, L. Evolutionary relationships of casque-headed tree frogs with co-ossified skulls (Family Hylidae). University of Kansas Publications Museum of Natural History, 18(7):547-716, 1970.
- Trueb, L. Patterns of cranial diversity among the Lissamphibia. In: The skull. Hanken, J., Hall, B. K. (eds). Vol. 2. The University of Chicago Press. 1993. 380p.
- Trueb, L., Duellman, W. E. A synopsis of Neotropical hylid frogs, genus *Osteocephalus*. Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas, 1:1-47, 1971.
- Tyler, M. J. The phylogenetic significance of vocal sac estruture in hylid frogs. University of Kansas Publications Musum of Natural History, 19:319-360, 1971.
- Vazzoler, A. E. A. M. Diversificação fisiológica e morfológica de *Micropogon furniere* (Desmarest, 1822) ao sul de Cabo Frio, Brasil. Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo, 20(2):1-70. 1971.
- Vogt, T. Jameson, D. L. Chronological correlation between change in weather and change in morphology of the pacific tree frog in southern California. Copeia, 1:135-144, 1970.
- Wallace, A. R. On the Monkeys of the Amazon. Proceedings of the Zoological Society of London 20:107-110, 1852.
- Wells, K. D., Greer. B. J. Vocal response to conspecific calls in a Neotropical hylid frog, *Hyla ebraccata*. Copeia, 3:615-624, 1981.

- Wiens, J. J. Polymorphism in systematics and comparative biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 327-362, 1999.
- Wright, S.. Isolation by distance. *Genetics*, 28:114-138, 1943.
- Zimmerman, B. L. Bogart J. P. Vocalizations of primary forest frog species in the Central Amazon. *Acta Amazonica*, 14:473-519, 1984.
- Zink, R. M. Remsen, J. V. Jr. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. In: Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. Vol. 4. Plenum, New York, 1986. P. 1-69

Anexo 1. Material Examinado

Os números dos exemplares em negrito foram esqueletos diafanizados.

Bolivia

LaPaz, 11,4KmS, Caranavi, UK 183433; **Pando**, com fronteira Plácido de Castro, MZUSP 71144; **Santa Cruz**, Provincia Sara, rio Surutu, CM 3814.

Brasil:

Acre, Cruzeiro do Sul, rio Tejo, ZUEC 11016, 11018; rio Muru, MZUSP 95242; Plácido de Castro, MZUSP 6518; Restauração, médio rio Tejo, ZUEC 8465; Porto Walter, JPC 12718, 12726, 13047, 13071-2, 13199, 13142, 13267-813385, 13718-19, 13720; Tarauaca, MZUSP 95245. **Amapá**: Macapa, Serra do Navio 4079, 4081, **4082-3**; rio Tracajatuba MPEG 832. **Amazonas**: Balbina (UHE), MZUSP 95247; Ilha Grande de Tapurucuara, EPA, MZUSP 37531; Manaus, Reserva Florestal Ducke, MPEG 3547-9, 3591, 4927, ZUEC 4062, ZUEC 11137; Porto Urucu, MPEG 5171; Presidente Figueiredo MPEG **3911-3912**; rio Ituxi, JPC 11639-40, 11741, 11872, 11979-80, 12168-9, 12171-2, 12227, 13199, 13891, 14078, 14115-6, 14146, 14200, 14246, 14269, 14493, 14567, 14668; Am-010, Km12, MZUSP 60312; Puruzinho, rio Madeira, MZUSP 55758. **Maranhão**: Nova Vida, MPEG 1510, 1576, 1596, 1666, 1571, 2493. **Mato Grosso**, Aripuanã, 87661, 87689-92, 87695; Claudia (Fazenda Iracema); Barra do Tapirapés, MZUSP 33426, 33429, 33435, 33444, 33447, 33449, 33466, 33511, 33513-4, 33516, 33518, 33521-3, 33525, 33527-8, 33533, 33535, 33537, 33539, 33541, 33543-4, 33546-7, 33549, 33551, **33554-8**, 33564, 33574, 33575-9, 33582, 33586, **33587-8**, 33593, 33596, 33599; Juruena, MZUSP 86094; Prahinha, Aripuanã, MZUSP 36884; Rio Tapirape, Aldeia dos Tapirapés CAS-SU 12351, **12353**; São José do Rio Claro, MZUSP 86350-1; Vila Bela da Santíssima Trindade, MZUSP 91736, Vila Rica (Fazenda Ipê), MZUSP 91916, 91918, 91920-1; MZUSP 83101, 83103, 83221; Utiariti MZUSP 33697-8. **Pará**: Altamira, MZUSP 66207, ZUEC 7229; Belém, Reserva Aura, CAS-SU 12412; Cachimbo, MZUSP 95243; Cachoeira do Espelho, rio Xingu, MZUSP 63397; Estação Científica Ferreira Penna, um exemplar sem numero, JARB 1522, 1580, MPEG 5922, 6722, 5745; Oriximina, MPEG 4434-7, 4457-59, 4421, 9777, 9756-7, 9999, 10007, 10018, 10025-6, 10027-9, 10030-1; Reserva Biológica de Trombetas, 54677; Santarém, MCZ 354; São Felix do Xingu, MPEG **9288**, 9300; CEMEX JPC 11641-4, 11742, 12170, 12173, 12226, **12229**, 12335, 12151; Icoaraci, Parque do Satélite, 9628, Serra dos Carajás, MPEG 8525, 8522, 8524, **8552**; Parque Nacional da Amazônia, rio Tapajós, MZUSP 54662-4, 54665-7, 58193-6; Meu Sossego, rio Xingu, MZUSP 66214 ZUEC 7392, 7394; Serra de Kukoinhokren, MZUSP 69981; Tucuruí, MZUSP 95158. **Rondonia**: Abunã, rio Madeira CAS-SU 49773; Alto Paraíso, MZUSP 60389; Alvorada 'Oeste, 3609; Igarapé Marmelo, MZUSP 95813-5, 95816-24; Pimenta Bueno, rio Comemoração, MPEG, 8887-**8889**; 8851, 8862, 8869, 8903; **8904**; Reserva Biológica de Rio Ouro Preto, MPEG 9500-4, 9506-9, 9511-13, 9515-17; Ouro Preto d'Oeste, MPEG 3351, **3352-3**; Príncipe da Beira, MZUSP 95451; Rio Ouro Preto afluente Paacas Novos, INPA 6403; Serra Tres Irmãos, rio São Lourenço, INPA 6603, 6643. **Roraima**, Apiau MZUSP 71145; Cachoeira do Cujubim, rio Catrimani, MZUSP 54795; Foz rio Branco MZUSP 67233-4; Paracanatuba, MZUSP 67236.

Colômbia

Amazonas, Araracuara, ICN 10824-6; Corregimiento de Calderón ICN 35626-7, 35629-31, 36628, rio Cotue, ICN 31552; La Chorrera ICN 2030, OMD 100; Leticia, ICN 42703, IAvH 4517, 4797, 853-54, 856, 858-63, 865-70, 872-3; Parque Nacional Natural Amacayacu, IAvH 2299, 5670; Puerto Rastrojo, Paraná, rio Miriti IAvH 2536. **Boyacá**, Puerto Boyacá ICN **38753**. **Caqueta**, rio Cotué, Tarapaca-Santa Lucia ICN 31551; rio Cuemani IAvH 2745; ; rio Igara-Parana ICN 2042, 42029-31; Parque Nacional Natural Chiribiquete, IAvH 6546; Puerto Abeja, rio Mesai, ICN 38752; Qebrada da Yavilla, cerca bocas, rio Mesai, IAvH 438, 0381, 4464-7, 4468-9. **Cundinamarca**, Montes de Medina, MCZ 16269-70. **Guainia**, Puerto Inirida ICN

41035. **Meta**, Puerto Gaitán, ICN 38072; Villavicencio, ICN 5750,. **Vaupés**, Caño Negro, afluente rio Cubiyú, ICN 00312-R26-27,R29-30, Estación .Ecológica Caparú, Lago Taraira, IAvH HAL A 043, ICN 36500; SanMartin, via Matupa, MLS 962; um exemplar sem numero; **Vichada**, El Tuparro, IAvH 109, 5669, 5671.

Ecuador

Morona-Santiago, Sucúa, QCAZ 316; Pastaza, Cabeceras Bobonaza, 95240-1; Santiago-Zamora, Corrientes, MZUSP MZUSP 95159-60; Napo, Loreto, MZUSP 95447; **Sucumbios**, Reserva Cuyabeno, QACZ 3393, 2019-2020.

Guiana Francesa

River Sinnamary, MPEG 5022-3, 5012, 5023.

Guiana

Demerara, rio Dunoon MCZ 4834

Peru

Loreto, Campamento Explorama, rio Yanamono - rio Amazonas, UK 222336-7, 220891; Estirón, rio Ampiacu, CAS 93265, 93268-72, 93276, San Pedro, rio Tapiche, MCZ A-100057, rio Samiria, Estación Biológica de Pithecia, UK 192022-3; **Madre de Deus**, Puerto Maldonado, Albergue Cuzco Amazônico, rio Madre de Dios, CAS 162130; UK 205405-8, 205410-3.

Suriname

Saramacca, MCZ A-97283, Tafelberg,CM, 84650; **Suriname**, MCZ 2036, Zanderij 50568, Powakka 44226.

Venezuela

Amazonas, La Culebra, arriba de Cunucunuba, MCZ 28572.