

**OS CROMOSSOMOS DOS ANFÍBIOS ANUROS DO GÊNERO
Eleutherodactylus (Anura: Leptodactylidae: Eleutherodactylinae)**

**THE CHROMOSOMES OF THE AMPHIBIAN ANURANS OF THE GENUS
Eleutherodactylus (Anura: Leptodactylidae: Eleutherodactylinae)**

João Reinaldo da Cruz de Campos^{1*}, Sanae Kasahara¹

^{1*} Autor para contato: Universidade Estadual Paulista - UNESP, Departamento de Biologia Celular e Molecular, Instituto de Biociências, Rio Claro, SP, Brasil; (19) 3526 4150 e (19) 3526 4156; e-mail: jrcc@rc.unesp.br

Recebido para a publicação em 17/04/2006

Aceito para a publicação em 08/05/2006

RESUMO

O gênero *Eleutherodactylus* é o mais abundante entre os vertebrados, com mais de 700 espécies que se distribuem em todo continente americano, desde o sul dos Estados Unidos, México, América Central e, na América do Sul, até o norte da Argentina. Até a presente data, relativamente poucas espécies foram cariotipadas e a maioria delas apenas com coloração convencional. Contrariando a sugestão de que os anuros possuem cariótipos bastante conservados, os *Eleutherodactylus* têm mostrado uma grande variação nos números diplóides que vão de $2n=18$ até 36 e, também, diferenças no número fundamental de braços cromossômicos, de $NF=32$ a 58, observadas mesmo entre espécies com $2n$ coincidentes. Foram descritas variações intra-específicas no número de cromossomos e, além disso, cromossomos sexuais diferenciados citologicamente em quatro espécies, fato esse raro entre os anuros. No presente trabalho, é apresentada a relação das espécies de *Eleutherodactylus* já cariotipadas, com seus respectivos números diplóides, bem como com os números fundamentais quando disponíveis. Tais informações citogenéticas são de grande relevância, na medida que poderão contribuir para a resolução das questões de taxonomia e sistemática que cercam o referido gênero.

Palavras-chave: citogenética, bandamento cromossômico, cariótipo

ABSTRACT

The genus *Eleutherodactylus* is the most abundant among vertebrates, with its more than 700 species, which are distributed over the American continent, from the South of the United States, through Mexico, Central and South America, to the North of Argentina. To date, a relatively small number of species has been karyotyped, the great majority of them only conventionally. Contrary to the conservative karyotypic pattern characteristic of most anurans, the *Eleutherodactylus* species show a great variation in diploid numbers, from $2n=18$ to 36, and also a distinct fundamental number of chromosome arms, from $FN=32$ to 58, even among species sharing the same $2n$. Intraspecific variations in the number of chromosomes were described and, in addition to that, cytologically differentiated sex chromosomes in four species, an uncommon occurrence among anurans. In this paper, a survey of karyotyped species of *Eleutherodactylus* along with their diploid numbers, as well as the available fundamental numbers, is presented. These cytogenetic data are of relevance, as they may contribute to clarify taxonomic and systematic issues within the genus.

Key words: cytogenetics, chromosome banding, karyotype

Introdução

Entre os anuros, a família Leptodactylidae é uma das mais diversificadas, com 1243 espécies, sendo que a grande maioria delas pertence à subfamília Eleutherodactylinae (Frost, 2004). Segundo esses autores, dos 13 gêneros nela incluídos, *Eleutherodactylus*, com mais de 700 espécies descritas, corresponde ao gênero mais abundante entre todos os vertebrados. Os herpetólogos, contudo, estimam que esse número possa ser bem maior, acima de 1000, devido ao fato de muitas espécies novas não terem sido sequer coletadas e outras permanecerem depositadas em coleções científicas ainda sem uma descrição formal ou com erros de identificação (Castanho e Haddad, 2000, Padial e De La Riva, 2005).

As espécies de *Eleutherodactylus* são terrestres e, como todos os Eleutherodactylinae, apresentam desenvolvimento direto do ovo. Pelo menos duas das espécies, *E. jasperi* e *E. coqui*, têm fertilização interna, apesar de apenas a primeira delas apresentar viviparidade (Duellman e Trueb, 1994, Frost, 2004). Tal modo de reprodução, sem passar pelo estágio larval, deve ter contribuído para a ocupação de uma variedade de habitats, que vai do semiaquático ao arbóreo, bem

como para uma ampla distribuição geográfica das espécies.

Representantes do gênero *Eleutherodactylus* são encontrados no sul dos Estados Unidos, onde foram introduzidos, México, América Central e, na América do Sul, até o norte da Argentina. Embora ocorram em quase todo o continente americano, houve uma especiação muito acentuada nas Antilhas, sendo que em algumas ilhas oceânicas *Eleutherodactylus* é o único gênero de Anura encontrado ou o gênero predominante em outras (Lynch, 1976, Duellman e Trueb, 1994). É importante ressaltar também a notável radiação de representantes do gênero nas ilhas do Caribe, com mais de 125 espécies conhecidas, enquanto no Norte da América do Sul e na América Central estão ainda em estágio de grande radiação e especiação (Schmid *et al.*, 2002a).

Devido ao grande número de espécies e à variabilidade morfológica dos animais, incluindo variação no padrão de coloração, uma extensa confusão taxonômica e sistemática envolve as espécies de *Eleutherodactylus*. Diversas tentativas de agrupamentos foram realizadas (Lynch, 1976, Heyer, 1984, Lynch e Duellman, 1997), porém, não são conclusivas. Particularmente, em relação aos *Eleutherodactylus* que

ocorrem no Sul e Sudeste do Brasil, Lynch (1976) estabeleceu os grupos de *E. binotatus*, *E. parvus* e *E. lacteus*, com base nos caracteres morfológicos das espécies. Posteriormente, Heyer (1984) descartou a monofilia do grupo de *E. binotatus*, com a criação do *cluster* de *E. guentheri*, no qual incluiu, entre outras, as espécies anteriormente alocadas naquele grupo morfológico. Mais tarde, Lynch e Duellman (1997), analisando a sistemática, ecologia e biogeografia de algumas espécies de *Eleutherodactylus* da América do Sul, desconsideraram a proposta de Heyer (1984) de monofilia do grupo de *E. guentheri*, de modo que as espécies que antes pertenciam ao grupo de *E. binotatus* nele permanecem até hoje. Os autores propuseram quatro outros agrupamentos para os representantes brasileiros descritos até aquela data, além dos três já descritos em Lynch (1976), mas pelo menos dez espécies, também de ocorrência no Sul e Sudeste do Brasil, não foram incluídas em nenhum dos grupos morfológicos (Heyer, 1985, Garcia, 1996, Langone e Segalla, 1996, Castanho e Haddad, 2000, Frost, 2004).

Uma característica marcante do gênero *Eleutherodactylus* é uma grande variabilidade cariotípica interespecífica (Bogart, 1981 e 1991, Bogart e Hedges, 1995), diferentemente do que tem sido observado entre os anuros, cujas espécies são, em geral, muito conservadas sob o ponto de vista citogenético. Desse modo, as informações obtidas a partir das análises cromossômicas poderiam contribuir, em certa extensão, para esclarecer as questões relacionadas à taxonomia e sistemática do gênero. Levando-se em consideração que o número de espécies cariotipadas de *Eleutherodactylus* têm aumentado nos últimos anos, sendo que as mais recentes revisões foram da década de 90 (King, 1990, Kuramoto, 1990), o presente trabalho teve como objetivo realizar uma atualização desses dados com consultas a artigos publicados, resumos de congressos e, mesmo, obtidos por comunicação pessoal.

Dados Citogenéticos

Até a presente data, o número de representantes cariotipados pertencentes ao gênero *Eleutherodactylus* é relativamente pequeno diante da abundância das

espécies descritas, ainda que tenha aumentado nos últimos anos. As revisões de King (1990) e Kuramoto (1990) relatam os números diplóides de cerca de 60 e 70 espécies, respectivamente. De acordo com os dados por nós levantados e apresentados na Tabela 1, mais de 110 espécies foram cariotipadas desde então, algumas delas com descrição de mais de um número diplóide.

A grande maioria das espécies analisadas é proveniente da América Central e do Norte da América do Sul. Em contraste com um padrão cariotípico relativamente conservado característico da maioria dos anuros, o gênero *Eleutherodactylus* apresenta uma extensa variação no número diplóide, que vai de $2n=18$ a $2n=36$. A Tabela 1 mostra o número diplóide de espécies de *Eleutherodactylus* acompanhado do respectivo número fundamental de braços cromossômicos (NF), quando disponível, procedência e tipos de coloração diferencial, quando aplicada nos estudos citogenéticos. Com base nas informações levantadas na Tabela 1, construímos o gráfico da Figura 1, no qual pode-se observar a distribuição dos números diplóides em um total de 120 cariótipos encontrados em espécies de *Eleutherodactylus*.

Para a maioria das espécies, os autores não relatam o NF ou sequer apresentam o correspondente cariograma. Devido a esse fato e à dificuldade de se determinar a morfologia cromossômica pela observação de uma única figura, foram colocados na tabela somente os NF indicados pelos próprios autores (Bogart, 1970a, 1973a, Green *et al.*, 1980, Savage e DeWeese, 1980, Miyamoto, 1983, Schmid *et al.*, 1992, Schmid *et al.*, 2003, Siqueira Jr *et al.*, 2005, Campos, 2006) e os levantados por DeWeese (1975). Observa-se uma extensa variação que vai de 32 a 58, tendo sido encontrados NF=32, 34, 35, 36, 38, 40, 44, 46, 50, 52 e 58.

De um modo geral, os cariótipos com números cromossômicos altos têm predominância de elementos de um só braço, dos tipos telocêntricos e subtelocêntricos, enquanto aqueles com números baixos são constituídos, majoritariamente, de elementos de dois braços, dos tipos metacêntricos e submetacêntricos. Tal fato é sugestivo de que a variação do número diplóide e, portanto, a evolução cariotípica no gênero *Eleutherodactylus* se deve basicamente a rearranjos do tipo fusão ou fissão cêntrica. Uma observação mais detalhada dos carió-

tipos, porém, mostra, muitas vezes, NF distintos correspondendo ao mesmo número de cromossomos, ou mesmo que não são incomuns os casos de diferenças marcantes na quantidade de heterocromatina. Desse modo, outros tipos de eventos, como translocação recíproca, inversão, ganho ou perda de heterocromatina, devem ter, certamente, contribuído para produzir a excepcional diferenciação cariotípica observada em espécies de *Eleutherodactylus* (Bogart, 1981, 1991, King, 1990, Schmid *et al.*, 1992, Schmid *et al.*, 2002a, Schmid *et al.*, 2002c, Schmid *et al.*, 2003, Bogart e Hedges, 1995).

As extensas mudanças cromossômicas observadas em *Eleutherodactylus* poderiam, segundo Schmid *et al.* (2003), ter se iniciado por processos de fissão em um cariótipo ancestral hipotético com $2n=26$ e $NF=52$, composto de cromossomos metacêntricos e submetacêntricos, tal como observado em muitas famílias da subordem Neobatrachia (King, 1990); a partir daí, em um cariótipo com numerosos telocêntricos, reordenamentos estruturais subseqüentes teriam produzido a grande variedade de cariótipos observada atualmente nas espécies desse gênero.

DeWeese (1975), baseando-se nos dados citogenéticos obtidos até então, preconizou dois conjuntos de espécies de *Eleutherodactylus*. O Caribenho corresponderia ao das espécies que apresentam valores altos de NF e número diplóide modal de 26, tendo as inversões como os principais mecanismos de reordenamento dos cariótipos. O conjunto Mesoamericano corresponderia ao das espécies cujos cariótipos, derivados basicamente de translocações robertsonianas, têm número diplóide modal de 22.

Além de grande variação interespecífica observada nos cariótipos dos *Eleutherodactylus* são relatados nesse gênero casos de variação intraespecífica e até mesmo intra-individual. Os números cromossômicos ímpares encontrados nas espécies *E. bakeri* ($2n=27$ e 28), *E. cundalli* ($2n=29$ e 30), *E. glaucoreius* ($2n=29$ e 30), *E. glandulifer* ($2n=31$) e *E. heminota* ($2n=27$ e 28) são, de acordo com Bogart (1991), resultantes muito provavelmente de fusão cêntrica, com redução do número cromossômico. Tal rearranjo foi sugerido também por Siqueira Jr *et al.* (2005) para explicar a variação encontrada intra-individualmente em *E. fenestratus* ($2n=34$, 33 e 32).

Os números diplóides distintos mencionados

para *E. biporcatus* (*E. maussi*) com $2n=20$ e $2n=35$ e 36 (DeWeese, 1975, Schmid *et al.*, 1992, Schmid *et al.*, 2002c, Savage e Myers, 2002), *E. brandisfordii* com $2n=20$ e $2n=18$ (Bogart, 1970a, 1970b, DeWeese, 1975), *E. diastemata* com $2n=18$ e $2n=20$ (Bogart, 1970a, 1970b, León, 1970) e *E. rugulosus* com $2n=20$ e $2n=22$ (Brum-Zorrilla e Saez, 1968, DeWeese, 1975, Miyamoto, 1983) poderiam indicar espécies distintas, porém, identificadas de forma incorreta, ou, então, variação cromossômica interpopulacional.

Um achado inusitado no gênero *Eleutherodactylus* refere-se à presença de cromossomos sexuais diferenciados do ponto de vista citológico em quatro espécies, isto é, em *E. biporcatus* (*E. maussi*) (Schmid *et al.*, 1992, Schmid *et al.*, 2002c), *E. euphronides* e *E. shrevei* (Schmid *et al.*, 2002a) e *E. riveroi* (Schmid *et al.*, 2003), principalmente se levarmos em conta que os anuros mostram de um modo geral o par XY ou o ZW indistinguíveis citologicamente por coloração convencional e diferencial (Schmid *et al.*, 1991). *E. biporcatus* (*E. maussi*) e *E. riveroi* constituem os primeiros casos de anfíbios com descrição de cromossomos sexuais múltiplos do tipo $X_1X_1X_2X_2$ (ou $XXAA$): X_1X_2Y (ou XAA^Y), resultante de fusão de Y com um autossomo, tendo sido observado que machos com cromossomos sexuais X_1X_2Y coexistem com machos XY na mesma população de ambas as espécies. *Eleutherodactylus euphronides* e *E. shrevei* mostram sistema ZZ:ZW, no qual o cromossomo W tem a peculiaridade de ser de tamanho gigante, devido preponderantemente ao acúmulo de várias categorias de seqüências repetitivas de DNA.

Poucas espécies brasileiras foram estudadas citogeneticamente, sendo elas *Eleutherodactylus binotatus*, *E. guentheri*, *E. holti*, *E. juipoca*, *E. lacteus*, *E. parvus* e *Eleutherodactylus* sp., todas da região Sul e Sudeste (Beçak, 1968, Brum-Zorrilla e Saez, 1968, Beçak e Beçak, 1974, Lucca e Jim, 1974, Lucca *et al.*, 1974, Siqueira Jr *et al.*, 2004, Campos, 2006). Há, contudo, um breve relato para *E. fenestratus* (Siqueira Jr *et al.*, 2005) e *E. ramagii* (F. Ananias, comunicação pessoal) de localidades do Norte e Nordeste, respectivamente. As espécies *E. altamazonicus*, *E. conspicillatus*, *E. lacrimosus* e *E. sulcatus* (Bogart, 1970a, Bogart, 1973, DeWeese, 1975), embora não tenham sido cariotipadas por

pesquisadores brasileiros, sabe-se hoje que são também de ocorrência no Norte do Brasil, conforme levantamento realizado por Souza (2003) no estado do Acre. Embora o número de espécies brasileiras cariotipadas seja relativamente pequeno, parece que podem ser agrupadas segundo os dois conjuntos sugeridos por DeWeese (1975). De fato, todas as espécies da região Sul e Sudeste têm mostrado números diplóides mais baixos, ou seja, $2n=20$ ou $2n=22$, enquanto os da região Norte e Nordeste, $2n=30$ e $2n=34$, com exceção de *E. sulcatus*, que possui 22 cromossomos, (Beçak, 1968, Brum-Zorrilla e Saez, 1968, Beçak e Beçak, 1974, Lucca e Jim, 1974, Lucca *et al.*, 1974, Bogart, 1970a, 1973, DeWeese, 1975, Siqueira Jr *et al.* 2004, Siqueira Jr *et al.* 2005, Campos, 2006).

Ainda no gênero *Eleutherodactylus*, é importante mencionar os dados relativos à quantidade de DNA obtidos em *E. binotatus*, *E. guentheri* e *E. shrevei*. Beçak e Beçak (1974) encontraram em *E. binotatus* uma quantidade de DNA nuclear cerca de quatro vezes maior do que em *E. guentheri*, embora ambas tenham o mesmo número cromossômico. Por outro lado, Schmid *et al.* (2002a) observaram em *E. shrevei* uma quantidade de DNA extremamente pequena, indicando um dos menores genomas entre os anfíbios e, talvez, entre os vertebrados. Isso é ainda mais surpreendente se se levar em conta que no cariótipo da referida espécie os autores estimam que só a heterocromatina C-positiva totaliza 34,7% e 41,2% do genoma haplóide de macho e fêmea, respectivamente, o que significa uma redução bem maior das seqüências de DNA de cópia única e moderadamente repetitiva.

Considerações Finais

Dos diversos relatos citogenéticos existentes para espécies de *Eleutherodactylus*, pode-se dizer que a

grande maioria foi baseada quase que exclusivamente em análises com coloração convencional. O emprego de algum tipo de coloração diferencial é bastante raro e, em alguns trabalhos, se restringem ao uso do bandamento C, da marcação de Ag-RON ou de ambos (Bogart, 1981, 1991, Bogart e Hedges, 1995, Kaiser *et al.*, 1994, Kaiser *et al.*, 1995). É importante enfatizar, porém, que existem dados obtidos com técnicas mais resolutivas, como por exemplo, as de coloração com fluorocromos base-específicos, FISH com sondas teloméricas e de DNAr 18S e 5S (Schmid *et al.*, 1992, Schmid *et al.* 2002a, Schmid *et al.* 2002b, Schmid *et al.*, 2003, Siqueira Jr *et al.*, 2004, Siqueira Jr *et al.*, 2005, Campos, 2006). O uso de coloração diferencial tem mostrado casos de variação cromossômica em *Eleutherodactylus*, principalmente no que se refere à quantidade e distribuição de heterocromatina, a nível interespecífico e mesmo interpopulacional, além de informações sobre a composição molecular dessas regiões repetitivas.

Tais fatos reforçam a importância de se estender as análises cariológicas a um maior número de espécies de *Eleutherodactylus* com o uso de diferentes técnicas citogenéticas. Os dados assim obtidos poderão explicar a marcante diversificação cariotípica e, conseqüentemente, os possíveis mecanismos de evolução cromossômica no gênero, assim como auxiliar na resolução de questões de taxonomia e sistemática no referido grupo.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Programa de Capacitação de Pessoal (CAPES), ao Programa de Caracterização, Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade do Estado de São Paulo (BIOTA-FAPESP) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Tabela 1 - Relação das espécies de *Eleutherodactylus* cariotipadas até o momento, com número diplóide (2n), número fundamental (NF), procedência, tipo de coloração diferencial e referência

Espécie	2n	NF	Procedência	Coloração diferencial	Referência
<i>E. abbotti</i>	18				Bogart (não publicado)*
<i>E. altae</i>	26	46			DeWeese, 1975
<i>E. altamazonicus</i>	34	36	Peru		Bogart, 1970a, 1970c, DeWeese, 1975
<i>E. alticola</i>	32		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. amplinympha</i>	28		Caribe		Kaiser <i>et al.</i> , 1994
<i>E. andi</i>	22	38			DeWeese, 1975
<i>E. andrewsi</i>	32		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. angelicus</i>	20	36	Costa Rica		Miyamoto, 1983
<i>E. antillensis</i>	26	50	Porto Rico	C	DeWeese, 1975, Bogart, 1981
<i>E. atkinsi</i>	28		Cuba	C	Bogart, 1981
<i>E. augusti</i>	22				Duellman, 1967
<i>E. auriculatus</i>	18		Cuba	C	Bogart, 1981
<i>E. bakeri</i>	27, 28		Haiti		Bogart, 1991
<i>E. berkenbuschii</i>	22	36	México		Savage e DeWeese, 1979, Miyamoto, 1983
<i>E. binotatus</i>	22	38	Brasil	C, Ag- RON, F, FISH	Beçak e Beçak, 1974, Siqueira Jr <i>et al.</i> , 2004, Campos, 2006
<i>E. biporcatus</i> (<i>E. maussi</i>)	20	38			DeWeese, 1975
	35, 36	42	Venezuela	C, Ag- RON, F	Schmid <i>et al.</i> , 1992, Schmid <i>et al.</i> , 2002c, Savage e Myers, 2002
<i>E. bogotensis</i>	34	36			DeWeese, 1975, Bogart e Drewery (não publicado)*
<i>E. bransfordii</i>	20	40			Bogart, 1970a, 1970b
	18	36			DeWeese, 1975
<i>E. brittoni</i>	26	52	Porto Rico	C	DeWeese, 1975, Bogart, 1981
<i>E. bufoniformis</i>	22				Bogart, 1973b**
<i>E. caryophyllaceus</i>	32	32	Costa Rica		DeWeese, 1975, Miyamoto, 1984
<i>E. cavernicola</i>	30		Jamaica		Bogart e Hedges, 1995
<i>E. charlottevillensis</i>	36	36	Tobago	C, Ag- RON	Kaiser <i>et al.</i> , 1995

<i>E. conspicillatus</i>	34	36	Peru		Bogart, 1970 ^a , 1973 ^a , DeWeese, 1975
<i>E. cooki</i>	26		Porto Rico	C	Bogart, 1981
<i>E. coqui</i>	26		Porto Rico	C	DeWeese, 1975, Bogart, 1981
<i>E. crassidigitus</i>	22	40			DeWeese, 1975
<i>E. cruentus</i>	32	32	Costa Rica		DeWeese, 1975, Miyamoto, 1984
<i>E. cundalli</i>	29, 30		Jamaica	C	Bogart, 1991, Bogart e Hedges, 1995
<i>E. cuneatus</i>	32		Cuba	C	Bogart, 1981
<i>E. decoratus</i>	22		Costa Rica		Savage e DeWeese, 1979, 1980
<i>E. diastema</i>	18	36	Costa Rica		Bogart, 1970a, 1970c
	20	36	Costa Rica		Léon, 1970
<i>E. dimidiatus</i>	30		Porto Rico	C	Bogart, 1981
<i>E. discoidalis</i>	22		Argentina		Brum-Zorrilla e Saez, 1968
<i>E. eneidae</i>	26		Porto Rico	C	Bogart, 1981
<i>E. escoces</i>	20	36	Costa Rica		Miyamoto, 1983
<i>E. euphronides</i>	32		Antilhas	C, F, FISH	Schmid <i>et al.</i> , 2002a
<i>E. fenestratus</i>	34 (33, 32)	34,35	Brasil	C, Ag- RON, FISH	Siqueira Jr <i>et al.</i> , 2005
<i>E. fitzingeri</i>	22	38	Costa Rica		Leon, 1970, DeWeese, 1975
<i>E. fleischmanni</i>	20	36	Costa Rica		Bogart, 1970 ^a , 1973 ^a , DeWeese, 1975, Miyamoto, 1983
<i>E. fuscus</i>	28		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. gaigeae</i>	34				Bogart, 1973b**
<i>E. glandulifer</i>	31		Haiti		Bogart, 1991
<i>E. glaucoreius</i>	29, 30		Jamaica	C	Bogart, 1991, Bogart e Hedges, 1995
<i>E. goini</i>	32		Cuba	C	Bogart, 1981
<i>E. gossei</i>	26		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. grabhami</i>	30		Jamaica		Bogart e Hedges, 1995
<i>E. greggi</i>	22	40			DeWeese, 1975
<i>E. griphus</i>	32		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. gryllus</i>	26	50	Porto Rico		DeWeese, 1975, Bogart, 1981
<i>E. guentheri</i>	22	44	Brasil	C, Ag- RON, F, FISH	Beçak, 1968, Brum-Zorrilla e Saez, 1968, Beçak e Beçak, 1974, Siqueira Jr <i>et al.</i> , 2004, Campos, 2006

<i>E. gulosus</i>	20		Costa Rica Panamá		Savage e Myers, 2002
<i>E. hedricki</i>	26	52	Porto Rico		DeWeese, 1975, Bogart, 1981
<i>E. heminota</i>	27, 28		Haiti		Bogart, 1991
<i>E. holti</i>	20		Brasil		Lucca <i>et al.</i> , 1974
<i>E. hylaedactylus</i>	26		Peru		Bogart, 1970a
<i>E. jamaicensis</i>	30		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. jasperii</i>	26		Porto Rico		Drewry e Jones, 1976
<i>E. johnstonei</i>	28		Caribe		Kaiser <i>et al.</i> , 1994,
			Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. juipoca</i>	22	40	Brasil	C, Ag- RON, F, FISH	Campos, 2006
<i>E. junori</i>	24		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. karlschmidti</i>	30	40	Porto Rico		DeWeese, 1975, Bogart, 1981
<i>E. klinikowskii</i>	32	38	Cuba	C	Green <i>et al.</i> , 1980, Bogart, 1981
<i>E. lacrimosus</i>	34	36			DeWeese, 1975
<i>E. lacteus</i>	20	40	Brasil		Lucca e Jim, 1974
<i>E. lanthanites</i>	36				Bogart, 1973b**
<i>E. leprus</i>	26		México		Bogart, 1973a
<i>E. limbatus</i>	32		Cuba	C	Bogart, 1981
<i>E. locustus</i>	26		Porto Rico		Bogart, 1981
<i>E. longirostris</i>	22	38			DeWeese, 1975
<i>E. luteolus</i>	28		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. marnockii</i>	30		Estados Unidos		Bogart, 1970a, 1970c, 1973a
<i>E. martinicensis</i>	28		Caribe		Kaiser <i>et al.</i> , 1994
<i>E. megacephalus</i>	20		Costa Rica		Savage e Myers, 2002
<i>E. melanostictus</i>	22	38	Costa Rica		Bogart, 1970a, 1970b, 1973a
		36	Costa Rica		Savage e DeWeese, 1980
<i>E. milesi</i>	22	44			DeWeese, 1975
<i>E. mimus</i>	20	36			DeWeese, 1975
<i>E. nitidus</i>	22				Duellman, 1967
<i>E. nortoni</i>	30		Haiti	C	Bogart, 1991

<i>E. orcutti</i>	32		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. opimus</i>	20		Colômbia Panamá		Savage e Myers, 2002
<i>E. pantoni</i>	26		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. parvus</i>	22		Brasil	C, Ag- RON, F, FISH	Beçak e Beçak, 1974, Siqueira Jr <i>et al.</i> , 2004, Campos, 2006
<i>E. patriciae</i>	22				Bogart (não publicado)*
<i>E. pentasyringos</i>	28		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. p. planirostris</i> (<i>E. ricordii</i>)	32		Estados Unidos		Bogart, 1973a, 1981
<i>E. p. goinii</i>	32		Cuba	C	Bogart, 1981
<i>E. podiciferus</i>	18		Costa Rica		Bogart, 1970a, 1970c, 1973a, León, 1970
<i>E. portoricencis</i>	26	52	Porto Rico		Bogart, 1973a
<i>E. punctariolus</i>	20	36	Costa Rica		DeWeese, 1975, Miyamoto, 1983
<i>E. ramagii</i>	30	30	Brasil		F. Ananias (com. pessoal)
<i>E. ranoides</i>	22		Costa Rica		Brum-Zorrilla e Saez, 1968
<i>E. rayo</i>	22	36	Costa Rica		Savage e DeWeese, 1979
<i>E. rhodopis</i>	18	36			DeWeese, 1975
<i>E. richmondi</i>	30	58	Porto Rico	C	DeWeese, 1975, Bogart, 1981
<i>E. ridens</i>	34	36	Costa Rica		DeWeese, 1975, Miyamoto, 1984
<i>E. riveroi</i>	35, 36	36	Venezuela	C, Ag- RON, F, FISH	Schmid <i>et al.</i> , 2003
<i>E. rugosus</i>	20		Costa Rica Panamá		Savage e Myers, 2002
<i>E. rugulosus</i>	20	36	Costa Rica		DeWeese, 1975, Miyamoto, 1983
	22	36			Brum-Zorrilla e Saez, 1968, DeWeese, 1975
<i>E. shrevei</i>	32		Antilhas	C, F, FISH	Schmid <i>et al.</i> , 2002a
<i>E. sisyphodemus</i>	32		Jamaica	C	Bogart e Hedges, 1995
<i>E. sulcatus</i>	22	38			DeWeese, 1975
<i>E. talamancae</i>	22	36	Costa Rica		DeWeese, 1975, Savage e DeWeese, 1979
<i>E. taurus</i>	20	36	Costa Rica		DeWeese, 1975, Miyamoto, 1983

<i>E. terraeboliviaris</i>	36		Tobago	C, Ag-RON	Kaiser <i>et al.</i> , 1995
<i>E. unicolor</i>	30	36	Porto Rico		DeWeese, 1975, Bogart, 1981
<i>E. urichi</i>	30				Schmid, 2002a
<i>E. variabilis</i>	34	36	Peru		Bogart, 1970a
<i>E. varians</i>	18, 34		Cuba	C	Bogart, 1970a, 1981
<i>E. ventrimarmoratus</i>	36	36	Peru		Bogart, 1970a, 1970c, 1973a
<i>E. vocalis</i>	22		Costa Rica		Savage e DeWeese, 1979
<i>E. wightmanae</i>	26		Porto Rico	C	Bogart, 1981
<i>E. zugi</i>	32		Cuba	C	Bogart, 1981
<i>Eleutherodactylus</i> sp. 1	26		Peru		Bogart, 1970a
<i>Eleutherodactylus</i> sp. 2	22	40	Brasil	C, Ag, F	Campos, 2006

C= banda C, Ag-RON= marcação pelo nitrato de prata, F= coloração por fluorocromos base-específicos, FISH= hibridação *in situ* com sondas fluorescentes de DNAr ou telomérica

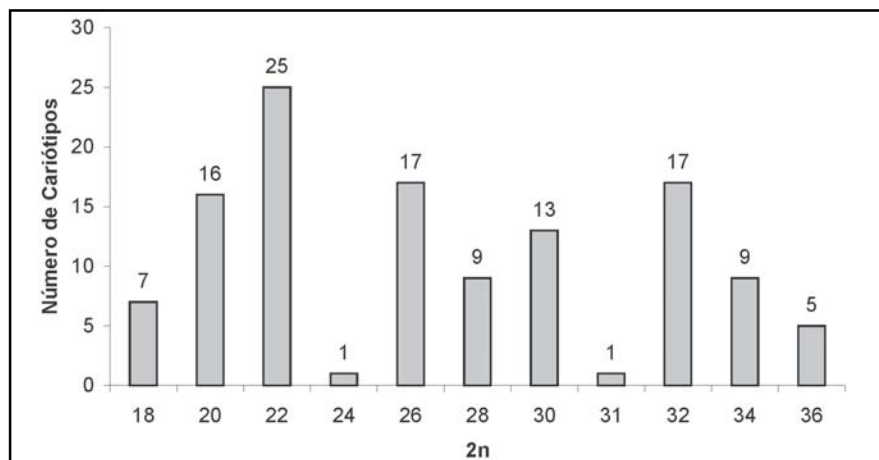


Figura 1 - Gráfico com indicação dos números diplóides observados em 120 cariótipos de espécies de *Eleutherodactylus*, levantados na Tabela 1

REFERÊNCIAS

1. BEÇAK, M.L. Chromosomal analysis of eighteen species of Anura. *Caryologia*, v.21, p.191-208, 1968.
2. BEÇAK, M.L., BEÇAK, W. Diploidization in *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae-Amphibia). *Experientia*, v.30, p.624-625, 1974.
3. BOGART, J.P. Los cromosomas de anfibios anuros del género *Eleutherodactylus*. *Act. IV Congr. Latin. Zool.*, v.1, p.65-78, 1970a.
4. BOGART, J.P. Cromosomas em algunos generos de anuros. *Act. IV Congr. Latin. Zool.*, v.1, p.79-85, 1970b.
5. BOGART, J.P. Systematic problems in the amphibian family Leptodactylidae (Anura) as indicated by karyotypic analysis. *Cytogenetics*, v.9, p.369-383, 1970c.
6. BOGART, J.P. Evolution of anuran karyotypes. In: VIAL, J.L. (Ed.) *Evolutionary Biology of Anurans*. Columbia:

University Missouri Press, p.337-349, 1973a.

7. BOGART, J.P. 1973b *apud* KURAMOTO, M. A list of chromosome numbers of anuran Amphibians. **Bull. Fukuoka Univ. Educ.**, v.39, p.83-127, 1990.
8. BOGART, J.P. Chromosomes studies in *Sminthillus* from Cuba and *Eleutherodactylus* from Cuba and Puerto Rico (Amphibia: Leptodactylidae). **Life Sci. Contr. R. Ontario Mus.**, v.129, p.1-22, 1981.
9. BOGART, J.P. The influence of life history on karyotypic evolution in frogs. In: GREEN, D.M., SESSIONS, S.K. (Eds.) Amphibian Cytogenetics and Evolution. New York: **Academic Press**, p.233-258, 1991.
10. BOGART, J.P., HEDGES, S.B. Rapid chromosome evolution in Jamaican frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). **J. Zool.**, v.235, p.9-31, 1995.
11. BRUM-ZORRILLA, N., SAEZ, F.A. Chromosomes of Leptodactylidae (Amphibia, Anura). **Experientia**, v.24, p.969, 1968.
12. CAMPOS, J.R.C. Similaridade cariotípica entre *Barycholos ternetzi* e cinco espécies do gênero *Eleutherodactylus* do sudeste do Brasil (Anura, Leptodactylidae, Eleutherodactylinae). **Dissertação de Mestrado**, Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro, SP, 2003.
13. CASTANHO, L.M., HADDAD, C.F.B. New species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) from Guaraqueçaba, Atlantic Forest of Brazil. **Copeia**, v.3, p.777-781, 2000.
14. DeWEESE, J.E. Chromosomes in *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae). **Mamm. Chrom. Newsl.**, v.16, p.121-123, 1975.
15. DREWRY, G.E. JONES, K.L. A new ovoviviparous frog, *Eleutherodactylus jasperii* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), from Puerto Rico. **J. Herpetol.**, v.10, p.161-165, 1976.
16. DUELLMAN, W.E. Additional studies of chromosomes of anuran amphibians. **Syst. Zool.**, v.16, p.38-43, 1967.
17. DUELLMAN, W.E., TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. New York: McGraw-Hill, 670p, 1994.
18. FROST, D.R. Amphibians Species of the World: an on Line Reference. **V2.21 Eletronic database available at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>**, (Acesso em abril de 2006) 2004.
19. GARCIA, P.C.A. Nova espécie de *Eleutherodactylus* Duméril & Bibron, 1891, do estado de Santa Catarina, Brasil (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Biociências**, v.2, p.57-68, 1996.
20. GREEN, D.M., BOGART, J.P., ANTHONY, E.H., GENNER, D.L. An interactive, microcomputer-based karyotype analysis System for phylogenetic cytotaxonomy. **Comput. Biol. Med.**, v.10, p.219-227, 1980.
21. HEYER, W.R. Variation, systematics, and zoogeography of *Eleutherodactylus guentheri* and closely related species (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). **Smith. Contrib. Zool.**, v.402, p.1-42, 1984.
22. HEYER, W.R. New species of frogs from Boracéia, São Paulo, Brazil. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v.98, p.657-671, 1985.
23. KAISER, H., GREEN, D.M., SCHMID, M. Systematics and biogeography of Eastern Caribbean frogs (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*), with the description of a new species from Dominica. **Canadian Journal of Zoology**, v.72, p.2217-2237, 1994.
24. KAISER, H., DWYER, C.M., FEITCHINGER, W., SCHMID, M. A new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from Tobago, West Indies and its morphometric and cytogenetic characterization. **Herpetological Natural History**, v.3, p.151-163, 1995.
25. KING, M. Amphibia. In: JOHN, B. (Ed.) **Animal Cytogenetics**. Amphibia, 4. Chordata 2. Berlin: Gebruder Borntraeger, 241p, 1990.
26. KURAMOTO, M. A list of chromosome numbers of anuran Amphibians. **Bull. Fukuoka Univ. Educ.**, v.39, p.83-127, 1990.
27. LANGONE, J.A., SEGALLA, M.V. Una nueva especie de *Eleutherodactylus* del estado de Parana, Brasil. **Com. Zool. Mus. Hist. Nat.** v.12, p.1-8, 1996.
28. LEÓN, P.E. Report of the chromosome numbers of some Costa Rica anurans. **Ver. Biol. Trop.**, v.17, p.119-124, 1970.
29. LYNCH, J.D. The species groups of the South American frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). **Ocas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kan.**, v.61, p.1-24, 1976.
30. LYNCH, J.D., DUELLMAN, W.E. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in Western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. **Mus. Nat. Hist. Univ. Kans. Spec. Publ.**, v.23, p.1-236, 1997.
31. LUCCA, E.J., JIM, J. Os cromossomos de alguns Leptodactylidae (Amphibia-Anura). **Rev. Brasil. Biol.**, v.34, p.407-410, 1974.
32. LUCCA, E.J., JIM, J., FORESTI, F. Chromosomal studies in twelve species of Leptodactylidae and one Brachycephalidae. **Caryologia**, v.27, p.183-192, 1974.
33. MIYAMOTO, M.M. Frogs of the *Eleutherodactylus rugulosus* group: a cladistic study of allozyme, morphological and karyological data. **Syst. Zool.**, v.32, p.109-124, 1983.
34. MIYAMOTO, M.M. Central American frogs allied to *Eleutherodactylus cruentus*: allozyme and morphological data. **J. Herpetol.**, v.18, p.256-263, 1984.
35. PADIAL, J.M., De La RIVA, I. Rediscovery, redescription,

- and advertisement call of *Eleutherodactylus heterodactylus* (Miranda-Ribeiro, 1937) (Anura: Leptodactylidae), and notes on other *Eleutherodactylus*. **J. Herpetol.**, v.39, p.372-379, 2005.
36. SAVAGE, J.M., MYERS, C.W. Frogs of the *Eleutherodactylus biporcatus* group (Leptodactylidae) of Central America and Northern South America, including rediscovered, resuscitated and new taxa. **Am. Mus. Novit.** v.3357, p.1-48, 2002.
37. SAVAGE, J.M., De WEESE, J.E. A new species of Leptodactylidae frog, genus *Eleutherodactylus*, from the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. **Bull. Southern California Acad. Sci.**, v.78, p.107-115, 1979.
38. SAVAGE, J.M., De WEESE, J.E. The status of the Central American leptodactylid frogs *Eleutherodactylus melanostictus* (Cope) and *Eleutherodactylus platyrhyncus* (Günther). **Proc. Biol. Soc. Wash.**, v.93, p.928-942, 1980.
39. SCHMID, M., STEINLEIN, C., KAUSCH, K., HAAF, T. Sex-determinating mechanisms and sex chromosomes in Amphibia. In: GREEN, D.M., SESSIONS, S.K. (Eds.) **Amphibian Cytogenetics and Evolution**. San Diego: Academic Press, p. 393-430, 1991.
40. SCHMID, M., STEINLEIN, C., FEICHTINGER, W. Chromosome banding in Amphibia XVII. First demonstration of multiple sex chromosome in amphibian: *Eleutherodactylus maussi* (Anura, Leptodactylidae). **Chromosoma**, v.1001, p.284-292, 1992.
41. SCHMID, M., FEICHTINGER, W., STEINLEIN, C., RUPPRECHT, A., HAAF, T., KAISER, H. Chromosome banding in Amphibia XXIII. Giant W sex chromosomes and extremely small genomes in *Eleutherodactylus euphronides* and *Eleutherodactylus shrevei* (Anura, Leptodactylidae). **Cytogenet. Genome Res.**, v.97, p.81-94, 2002a.
42. SCHMID, M., HAAF, T., STEINLEIN, C., NANDA, I., MAHONY, M. Chromosome banding in Amphibia XXV. Karyotype evolution and heterochromatin characterization in Australian *Mixophyes* (Anura, Myobatrachidae). **Cytogenet. Genome Res.**, v.97, p.239-253, 2002b.
43. SCHMID, M., FEICHTINGER, W., STEINLEIN, C., HAAF, T., SCHARTL, M., VISBAL GARCÍA, R., MANZANILLA PUPO, J., FERNÁNDEZ BADILLO, A. Chromosome banding in Amphibia XXVI. Coexistence of homomorphic XY sex chromosomes and a derived Y-autosome translocation in *Eleutherodactylus maussi* (Anura, Leptodactylidae). **Cytogenet. Genome Res.**, v.99, p.330-343, 2002c.
44. SCHMID, M., FEICHTINGER, W., STEINLEIN, C., VISBAL GARCIA, R., FERNÁNDEZ BADILLO, A. Chromosome banding in Amphibia XXVIII. Homomorphic XY sex chromosomes and a derived Y autosome translocation in *Eleutherodactylus riveroi* (Anura, Leptodactylidae). **Cytogenet. Genome Res.**, v.101, p.62-73, 2003.
45. SIQUEIRA Jr, S., ANANIAS, F., RECCO-PIMENTEL, S.M. Cytogenetics of three Brazilian species of *Eleutherodactylus* (Anura, Leptodactylidae) with 22 chromosomes and re-analysis of multiple translocations in *E. binotatus*. **Genetics and Molecular Biology**, v.27, p.363-372, 2004.
46. SIQUEIRA Jr, S., AGUIAR Jr, O. SOUZA, M.B., RECCO-PIMENTEL, S.M. Variação cromossômica intra-individual em *Eleutherodactylus fenestratus* (Leptodactylidae, Eleutherodactylinae). **CD Resumos do 51º Congresso Brasileiro de Genética**, Águas de Lindóia, SP, p. 399, 2005.
47. SOUZA, M.B. Diversidade de anfíbios nas unidades de conservação ambiental: Reserva Extrativista do Alto Juruá (REAJ) e Parque Nacional da Serra do Divisor (PNSD), Acre – Brasil. **Tese de Doutorado**, Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro, SP, 2003.