Isabela Rodrigues de Souza Cavalcanti

Estudo morfológico comparativo do inchaço do quarto dedo das rãs-de-veneno e seus parentes (Amphibia: Anura: Dendrobatoidea)

Comparative morphological study of the swollen fourth finger of poison frogs and their relatives (Amphibia: Anura: Dendrobatoidea)

> São Paulo 2018

Isabela Rodrigues de Souza Cavalcanti

Estudo morfológico comparativo do inchaço do quarto dedo das rãs-de-veneno e seus parentes (Amphibia: Anura: Dendrobatoidea)

Comparative morphological study of the swollen fourth finger of poison frogs and their relatives (Amphibia: Anura: Dendrobatoidea)

> Versão corrigida da dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências Biológicas, na Área de Zoologia. O documento original encontra-se disponível no Instituto.

Orientador: Taran Grant

São Paulo 2018 Ficha catalográfica elaborada pelo Serviço de Biblioteca do Instituto de Biociências da USP, com os dados fornecidos pelo autor no formulário: http://www.ib.usp.br/biblioteca/ficha-catalografica/ficha.php

Cavalcanti, Isabela Rodrigues de Souza

Estudo morfológico comparativo do inchaço do quarto dedo das rãs-de-veneno e seus parentes (Amphibia: Anura: Dendrobatoidea) / Isabela Rodrigues de Souza Cavalcanti; orientador Taran Grant. -- São Paulo, 2018.

viii + 136 f. + anexo

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia.

1. Inchaço do dedo IV. 2. Dendrobatoidea. 3. Histologia. 4. Glândulas cutâneas. I. Grant, Taran, orient. II. Título.

Bibliotecária responsável pela estrutura da catalogação da publicação:

Elisabete da Cruz Neves - CRB - 8/6228

COMISSÃO JULGADORA

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Taran Grant Orientador

Dedico essa dissertação aos meus pais, Inês e Jorge, meus maiores exemplos, e à minha irmã, Natália, por todo apoio, incentivo e carinho. Sem vocês eu não seria nada e com toda certeza não teria chegado aqui. Obrigada!

AGRADECIMENTOS

Este é o momento em que eu abro o meu coração para falar sobre toda a ajuda que recebi ao longo desses dois anos de mestrado. Muito provavelmente não farei metade dos agradecimentos que gostaria na defesa porque sei que todo o tempo do mundo não seria suficiente para agradecer a todos os que foram importantes em algum momento dessa jornada (e também porque sei que não vou aguentar 1 minuto sem começar a chorar). O meu mais sincero obrigada a todos e todas que me ajudaram, seja com algumas palavras, um abraço, um ombro amigo para desabafar ou um momento de luz em que toda a teoria que eu não estava entendendo passou a fazer sentido após uma explicação simplificada. Todos vocês são incríveis e me ajudaram a sobreviver a esses dois anos!

Agradeço imensamente à CAPES, ao CNPq e à FAPESP pelo apoio financeiro que possibilitou a realização desse projeto sem que faltasse qualquer material que eu necessitasse. Às coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e da University of Kansas e aos pesquisadores Marco Rada, Taran Grant e Wilmar Bolivar por permitirem o uso dos espécimes selecionados para este estudo. Ao Instituto de Biociências e ao Programa de Pós-graduação em Zoologia da Universidade de São Paulo por oferecerem laboratórios adequados, apoio financeiro, disciplinas e condições essenciais para o meu aprendizado. Tenho certeza de que absorvi muito ao longo desses dois anos e tive a oportunidade de participar de projetos extracurriculares e cursar disciplinas que contribuíram para o meu crescimento pessoal e permitiram que eu finalizasse este projeto com bastante segurança tanto em relação ao seu conteúdo como em relação à sua redação.

Agradeço também a toda ajuda que recebi dos professores José Eduardo Marian e André Morandini. Sem o apoio de vocês eu não teria conseguido fazer boa parte das minhas histologias e nem fotografá-las. Muito obrigada Ênio Mattos e Phillip Lenktaltis por me aguentarem na Histologia ao longo desses dois anos, me ajudando sempre que necessário e me fazendo rir durante as longas horas passadas em frente ao micrótomo e às cubas de coloração de lâminas.

Sou muito grata por esse trabalho ter me apresentado à Celeste, uma mulher incrível que me ensinou muito em tão pouco tempo. A análise de dados deste trabalho não teria sido possível se eu não tivesse recebido a sua ajuda. Sei que nessas semanas em que você ficou no Brasil para me ajudar a identificar e descrever todos os tipos glandulares eu ganhei uma co-autora e, acima de tudo, uma amiga. Muito obrigada por todo apoio e carinho nessa reta final.

Esses dois anos teriam sido muito mais difíceis sem o apoio dos amigos dos departamentos de Zoologia, Ecologia e Fisiologia: Gui (avatar), Yu, Jon, Isa (isão), Ste (perdida), Raquel, Camila, Rony, Giu, Kleber (fantinha), e todos os membros da comissão organizadora das edições V e VI do CVZoo, vocês são maravilhosos! Sou muito grata por ter

conhecido nas disciplinas cursadas duas mulheres maravilhosas de outra universidade que me apoiaram muito neste último ano: Jade e Camila, vocês definitivamente foram presentinhos maravilhosos que eu ganhei no fim do mestrado. Não posso deixar de agradecer ao João (cesto) por todos os momentos de piadas, desabafos mútuos, desespero e descontração e a todos os amigos da graduação que me apoiaram muito ao longo desses dois anos.

Agradeço também à Ní, à Ra (dec), à Lissa (doce) e à Ju (bolzinha) pelo apoio constante, vocês nunca estiveram tão longe fisicamente e tão perto emocionalmente, amo muito vocês! Além disso, sou muito grata por ser a louca dos esportes e ter dois times que eu amo tanto com mulheres maravilhosas que estão sempre la para me apoiar e animar quando necessário: Handebol Barango e Folei ICBIÓ, muito obrigada por fazerem parte da minha vida nesses últimos 7 anos, minha saúde mental foi definitivamente muito melhor por causa de vocês. Agradeço também os amigos me aturam desde a época do colégio e continuam presentes mesmo que a vida adulta torne as coisas mais difíceis: Natasha, Bia, Jeh, Bruno e Vitor (cabelo), muito obrigada por todo apoio e momentos compartilhados.

Minha iniciação científica e meu mestrado não teriam sido tão gratificantes e divertidos sem a presença dos melhores companheiros de laboratório que alguém poderia querer: Adri, Ana (pu), André, Boris, Carol, Carola, Dani, Denis, Gabriel, Jéssica (rubis), Jhon, João, Ju, Julia, Mai, Maju, Marco, Mari, Marvin, Pedro, Rachel, Rafa e é claro que não posso me esquecer do Lucas, nosso mascotinho. Vocês fazem (e fizeram) o Laboratório de Anfíbios ser um ambiente de trabalho incrível. Tenho certeza de que o caminho que cada um seguir será cheio de sucesso, afinal de conta todos são grandes profissionais! Um MUITO obrigada à Rachel, ao Pedro e ao Gui (que entra como agregado do lab obviamente!) que tiveram paciência o suficiente para revisar o meu manuscrito e me ajudar principalmente com o meu trauma de sistemática. Agradeço, enfim, à pessoa que faz o laboratório ser o que é, meu orientador Taran Grant. Obrigada por ter me apresentado os dendrobatídeos, por ter me ensinado muito em relação à ciência, aos anfíbios e à vida e por ter confiado em mim ao longo desses anos. Sem a sua orientação eu não seria a cientista que sou hoje.

Por último, mas definitivamente não menos importante, agradeço aos meus pais Inês e Jorge e à minha irmã Natália por estarem sempre ao meu lado em todos os momentos. Vocês são meus pilares e eu sou muito grata por tê-los em minha vida. Seus ensinamentos sobre honestidade, competência e esforço me fizeram a pessoa que sou hoje e eu os carregarei pelo resto da minha vida pessoal e profissional. Muito obrigada por apoiarem as minhas decisões, comemorarem as minhas vitórias e me consolarem nas derrotas, amo muito vocês!



ÍNDICE

I.	Resumo	1
II.	Abstract	2
III.	Introdução	3
IV.	Materiais e Métodos	5
	2.1. Espécimes utilizados	5
	2.2. Análise morfológica dos dedos	6
	2.3. Análise morfológica da pele do dorso	6
	2.4. Procedimentos histológicos	7
	2.5. Estudos histoquímicos	7
	2.6. Análise de dados	7
	2.7. Terminologia	8
	2.8. Reconstrução do estado ancestral	8
V.	Resultados	9
	3.1. Morfologia externa dos dedos	9
	3.2. Morfologia interna dos dedos	10
	3.3. Morfologia externa e interna dos dedos de acordo com a espécie	13
	3.4. Morfologia interna da pele do dorso	38
	3.5. Caracteres fenotípicos estabelecidos	39
	3.6. Reconstrução dos estados ancestrais	40
VI.	Discussão	41
	4.1. Morfologia externa e interna	41
	4.2. Tipos glandulares em Dendrobatoidea e outros anuros	
	4.3. Macroglândulas e estruturas semelhantes ao inchaço	45
	4.4. Desenvolvimento glandular	
	4.5. Tipos glandulares e suas funções	48
	4.6. Análise taxonômica	50
	4.7. Considerações finais	
VII.	Figuras	53
VIII.	Tabelas	
IX.	Referências bibliográficas	119
X.	Apêndices	137

RESUMO

A pele dos anfíbios possui uma grande diversidade de glândulas responsáveis por diversas funções. Glândulas cutâneas sexualmente dimórficas (GCSDs) são geralmente encontradas em machos e podem formar macroglândulas conhecidas como regiões "inchadas". Dendrobatoidea é o único clado de anfíbios em que machos adultos possuem um inchaço no dedo IV, supostamente associado ao amplexo cefálico que também é exclusivo da superfamília. No entanto, poucos estudos referentes a este caráter foram realizados e sua histologia nunca foi examinada. Buscamos caracterizar as morfologias do inchaço, avaliar a distribuição anatômica de suas glândulas e realizar sua análise taxonômica. Observamos as morfologias externa e interna das mãos de machos e fêmeas adultos e juvenis de 27 espécies da superfamília e fizemos a histologia das mãos de todos os indivíduos para comparar os dedos e os tipos glandulares presentes neles. Realizamos análises histoquímicas para diferenciar e descrever os tipos glandulares encontrados e para determinar se encontramos GCSDs na região do inchaço; analisamos também a pele do dorso e do ventre de alguns dendrobatóideos. Encontramos glândulas granulosas e mucosas comuns no dorso e nos dedos de todos os indivíduos. Exclusivamente nos machos adultos com o inchaço, encontramos glândulas mucosas especializadas de tipos I, II e III no dedo IV. Glândulas de tipo I estão presentes em todos os machos que apresentam o inchaço do dedo IV, de tipo II estão restritas aos Dendrobatidae e de tipo III ocorrem apenas em Anomaloglossus stepheni. Observamos ainda que machos de espécies anteriormente codificadas sem o inchaço possuem o inchaço no dedo IV e corroboramos a existência do caráter pela presença dos tipos glandulares descritos. Segundo nossa amostragem, a presença do inchaço e de glândulas de tipo I no inchaço é uma sinapomorfia de Dendrobatoidea, com ausência secundária nas espécies que não possuem o caráter. A presença de glândulas de tipo II é uma sinapomorfia de Dendrobatidae, com perdas independentes em duas espécies e a presença de glândulas de tipo III é uma autapomorfia de An. stepheni. Trazemos, portanto, informações que poderão guiar estudos em diversos campos como: comportamento reprodutivo, bioquímica das secreções glandulares e taxonomia dos dendrobatóideos.

PALAVRAS-CHAVE: Anura, Dendrobatoidea, glândulas cutâneas, histologia, inchaço do dedo IV, rãs-de-veneno, taxonomia.

ABSTRACT

Amphibians possess a great diversity of skin glands, among which sexually dimorphic skin glands (SDSGs) are present in males and can form macroglands usually referred to as "swollen" regions. Dendrobatoidea is the only clade in which adult males present a swollen in finger IV supposedly associated with the cephalic amplexus, also exclusive to the superfamily. However, few studies of this character have been carried out and the histology of the structure has never been examined. We characterized the different morphologies of the swelling, assessed the anatomical distribution of its glands and tested its homology by taxonomic analysis. We studied the external and internal morphologies and the histology of the hands of adult males and females and juveniles of 27 species to compare all fingers and its gland types. To compare and describe the gland types found at the fingers we ran histochemical studies. We also analyzed ventral and dorsal skin of dendobatoid frogs to determine if the gland types found at the swollen region were in fact SDSGs. Our findings showed typical serous and mucous glands at the dorsum and fingers of all individuals and we discovered specialized mucous glands of types I, II and III only at males with the swollen fourth finger. Type I glands are present in all males with the swelling, type II are restricted to Dendrobatidae and type III occur only in Anomaloglossus stepheni. We have also observed that males whose fourth finger was previously coded as "without the swelling" had in fact the swelling present, a fact corroborated by the presence of the specialized gland types. According to our samplings, the presence of the swelling in finger IV and of type I glands is a synapomorphy of Dendrobatoidea, with secondary absence at species without the swelling. The presence of type II glands is a synapomorphy of Dendrobatidae and the presence of type III glands is an autapomorphy of An. stepheni. Our findings will guide studies in the most diverse fields such as dendrobatoid's reproductive behavior, biochemistry of glandular secretion and taxonomy.

KEY-WORDS: Anura, Dendrobatoidea, histology, poison dart frogs, skin glands, swelling in finger IV, taxonomy.

INTRODUÇÃO

A pele dos anfíbios é um órgão complexo que secreta moléculas bioquímicas e está associada a diversas funções fisiológicas (Fox, 1986; BRIZZI *et al.*, 2003; BRUNETTI *et al.*, 2012). Por permitir a troca de informações entre o indivíduo e o meio externo, a pele exerce um papel fundamental na manutenção da homeostase dos animais, regulando as trocas de água, sais e gases respiratórios (NOBLE, 1931; FOX, 1986; BRIZZI *et al.*, 2001; 2002; 2003). Além disso, as moléculas secretadas através da pele são muito utilizadas na defesa contra predadores e patógenos e na comunicação entre coespecíficos (NOBLE, 1931; BRIZZI *et al.*, 2003; BRUNETTI *et al.*, 2012). Tais moléculas são produzidas principalmente por glândulas exócrinas multicelulares que estão inseridas na derme (BRUNETTI *et al.*, 2012) e apresentam morfologia e função diversificadas (BRIZZI *et al.*, 2001; 2002). Segundo critérios bioquímicos e morfológicos, essas glândulas exócrinas são classificadas em quatro tipos principais: lipídicas, mistas, granulosas/serosas e mucosas (TOLEDO & JARED, 1995; BRIZZI *et al.*, 2002; BRUNETTI *et al.*, 2012).

Dentre os principais tipos glandulares, glândulas mucosas e glândulas granulosas/serosas são predominantes na pele dos anuros (NOBLE, 1931; TOLEDO & JARED, 1995). Glândulas mucosas são menores, mais numerosas e possuem um epitélio secretor colunar ou cubóide disposto de maneira a formar um lúmen; já as glândulas granulosas são sinciciais e estão cheias de grânulos em seu interior (MILLS & PRUM, 1984; TOLEDO & JARED, 1995). Outros tipos glandulares podem ser encontrados em diversas espécies e suas funções variam de acordo com as secreções que produzem (NOBLE, 1931; TOLEDO & JARED, 1995; BRIZZI *et al.*, 2001; 2002; 2003). Glândulas mucosas e granulosas podem ser classificadas em comuns e especializadas segundo características bioquímicas, morfológicas, topográficas e funcionais (BRIZZI *et al.*, 2002). Glândulas comuns são homogeneamente distribuídas ao longo de todo o corpo e têm um papel mais geral em relação às funções que exercem (BRIZZI *et al.*, 2002; BRUNETTI *et al.*, 2015). Já as glândulas especializadas têm localização limitada, possíveis papéis na defesa, na comunicação e/ou na reprodução (BRIZZI *et al.*, 2003; BRUNETTI *et al.*, 2012) e sua presença é, também, um caráter sexual secundário muito comum nos anuros (DUELLMAN & TRUEB, 1986).

Glândulas sexualmente dimórficas são geralmente encontradas em diversas regiões do corpo dos machos (DUELLMAN & TRUEB, 1986; BRIZZI *et al.*, 2001) e podem estar presentes apenas no período reprodutivo devido à ação de hormônios gonadotrópicos (FUJIKURA *et al.*, 1988; THOMAS *et al.*, 1993; BRIZZI *et al.*, 2003; LUNA *et al.*, 2012) ou ao longo de toda a vida adulta do indivíduo. THOMAS *et al.* (1993) descreveram as glândulas reprodutivas dos anuros como glândulas multicelulares com epitélio secretor alveolar ou cuboide repleto de grânulos de

mucoproteínas em seu interior e disposto de maneira a formar um lúmen. A partir dessa descrição, esses tipos glandulares passaram a ser classificados como "glândulas cutâneas sexualmente dimórficas" (GCSDs; THOMAS *et al.*, 1993). Estudos morfológicos e bioquímicos indicam que a natureza das GCSDs pode ser tanto mucosa (glândulas mucosas especializadas – GMEs; Thomas *et al.*, 1993; BRIZZI *et al.*, 2003; BRUNETTI *et al.*, 2012) como granulosa/serosa (glândulas granulosas especializadas – GGEs; BRUNETTI *et al.*, 2012). Ambos os tipos glandulares podem ser hipertrofiados e condensados em uma única região do corpo, formando macroglândulas externamente visualizadas como protrusões da pele geralmente chamadas de "regiões inchadas" (THOMAS *et al.*, 1993; BRIZZI *et al.*, 2001; 2003).

Machos de muitas espécies de Dendrobatoidea (*sensu* GRANT *et al.*, 2006) apresentam um inchaço no quarto dedo de suas mãos. Essa superfamília compreende as espécies popularmente conhecidas como dendrobatídeos ou rãs-de-veneno. Descrito pela primeira vez por DUNN (1924) para *Silverstoneia nubicola* (*= Colostethus nubicola*), o inchaço do quarto dedo consiste em uma região conspícua de tecido glandular que se estende ao longo do dedo IV (*sensu* FABREZI & ALBERCH, 1996) e encontra-se presente em machos ao longo de suas vidas adultas (MYERS *et al.*, 1991; GRANT *et al.*, 2006; 2017). O inchaço do quarto dedo ocorre apenas em machos reprodutivamente ativos e sua associação ao amplexo cefálico é presumível uma vez que o dorso do dedo do macho fica diretamente em contato com as laterais da região gular da fêmea (MYERS *et al.*, 1991; GRANT *et al.*, 2017). Entretanto, nenhum estudo testou a função do inchaço nem avaliou sua histologia e a composição das suas secreções glandulares. A ocorrência do inchaço do quarto dedo em machos adultos dos Dendrobatoidea é uma sinapomorfia que evoluiu independentemente em diversos clados e tem um papel importante na discussão da sistemática desse grupo (MYERS *et al.*, 1991; GRANT *et al.*, 2006; 2017).

GRANT *et al.* (2017) reportaram a condição do inchaço no dedo IV em pelo menos algumas espécies de nove gêneros: *Silverstoneia, Epipedobates, Colostethus, Ameerega* (Colostethinae), *Hyloxalus* (Hyloxalinae) e no grupo "*Colostethus" ruthveni* (a ser descrito como gênero novo; Dendrobatinae) em Dendrobatidae e *Anomaloglossus* (Anomaloglossinae), *Allobates* (Allobatinae) e *Aromobates* (Aromobatinae) em Aromobatidae (Fig. 1). A otimização desse estado de caráter na superfamília mostrou uma história complexa de ganhos independentes, o que sugere que o inchaço não é homólogo em várias linhagens (GRANT *et al.*, 2017). Sugere-se, também, que mais de um caráter possa estar associado a este fenótipo (GRANT *et al.*, 2006; 2017). Tal cenário evolutivo é suportado pela diversidade da morfologia externa da estrutura nas diversas linhagens de Dendrobatoidea (GRANT *et al.*, 2006; 2017).

GRANT *et al.* (2006; 2017) reconheceram quatro condições morfológicas externas diferentes para o inchaço do quarto dedo dos dendrobatídeos (Fig. 2): (1) inchaço pré- e pósaxial, (2) inchaço pré-axial fraco, (3) inchaço pré-axial forte e (4) inchaço se estendendo até o punho, sendo principalmente pré-axial no dígito. A extensão e localização do inchaço pode variar tanto entre espécies de um mesmo gênero como entre gêneros (GRANT *et al.*, 2006; 2017). Adicionalmente, GRANT & RODRÍGUEZ (2001) identificaram tecido glandular similar ao observado no dedo IV estendendo-se ao longo da superfície pré-axial do dedo III dos *Allobates trilineatus* do Peru, o que pode indicar a presença dos mesmos tipos glandulares em outros dedos da mão que não o IV. A identificação do inchaço pode, ainda, ser extremamente difícil em algumas espécies, sendo possível realizá-la apenas por meio da comparação lado-a-lado entre machos e fêmeas que estejam muito bem fixados e preservados (MYERS & DONNELLY, 1997; GRANT & RODRÍGUEZ, 2001).

O inchaço do quarto dedo evoluiu exclusivamente em Dendrobatoidea estando presente em ambas as famílias Aromobatidae e Dendrobatidae (GRANT *et al.*, 2006; 2017). Dissecções da estrutura e exames externos anteriores revelaram que o inchaço é composto por um tecido glandular distribuído ao longo do dedo (GRANT *et al.*, 2006), mas estudos histológicos são necessários para caracterizar adequadamente sua morfologia e refinar e testar as hipóteses de homologia do caráter em todos os Dendrobatoidea. O presente estudo visa, portanto, utilizar dados histológicos para: (1) caracterizar as diferentes morfologias do inchaço do quarto dedo, (2) realizar uma análise estrutural e histoquímica das glândulas presentes no inchaço e avaliar a distribuição anatômica delas, (3) comparar os tipos glandulares presentes no dedo IV com os tipos glandulares dos demais dedos em machos e fêmeas, (4) comparar os tipos glandulares presentes em adultos e juvenis e (5) delimitar caracteres e estados de caráter e otimizá-los na hipótese filogenética mais recente (GRANT *et al.*, 2017) para explicar a diversidade morfológica do quarto dedo e testar sua homologia.

MATERIAL & MÉTODOS

2.1. Espécimes utilizados

Realizamos o levantamento bibliográfico de todas as espécies dos gêneros de Dendrobatoidea em que a presença do inchaço do quarto dedo foi reportada em sua descrição (Tabela 1). A partir disso, selecionamos as espécies para o estudo de acordo com as diferentes morfologias descritas para o inchaço, com sua posição filogenética (veja GRANT *et al.*, 2006; 2017) e com a disponibilidade na Coleção de Herpetologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo, Brasil, e na Divisão de Herpetologia do Museu de História Natural da University of Kansas (KU), EUA. Registramos os espécimes utilizados que ainda não se encontram depositados em coleções permanentes de acordo com seus números de campo, como os números de Marco Rada (MR), Taran Grant (TG) e Wilmar Bolivar (WB); para informações completas sobre os números de coleção/coleta veja a Tabela 1. Dos 22 gêneros de Dendrobatoidea (GRANT *et al.*, 2017), analisamos 11 (*Anomaloglossus, Aromobates, Mannophryne, Allobates, Colostethus, Ameerega, Epipedobates, Silverstoneia, Hyloxalus, Phyllobates* e Andinobates) Sempre que possível, estudamos a mão direita dos indivíduos de 27 espécies (Tabelas 1 e 2) e processamos pelo menos um macho e uma fêmea de cada. A análise total incluiu 67 indivíduos (Tabelas 1 e 2). Para avaliar os níveis de variação intraespecífica, analisamos mais de um macho e de uma fêmea em algumas espécies e buscamos comparar machos que possuíssem variação em relação à conspicuidade do inchaço. Analisamos também juvenis de algumas espécies para investigar se esses diferem dos adultos em relação às glândulas presentes nos dedos (Tabelas 1 e 2).

2.2. Análise morfológica dos dedos

Para a análise da morfologia externa da mão e dos dedos, fotografamos as regiões dorsal e palmar da mão de cada espécime por meio de um Estereomicroscópio Zeiss Discovery V12 e câmera digital acoplada AxioCam ICc 5. Fotografamos também a região pré-axial do quarto dedo de cada indivíduo para que o inchaço ou a ausência dele fossem visualizados de todos os ângulos possíveis.

Para a análise da morfologia interna e dos tipos glandulares presentes no inchaço, alinhamos inicialmente os dedos da mão fotografada de cada indivíduo, amarrando-os com um fio de cabelo. Dessa forma, padronizamos o ângulo de corte dos dedos e evitamos danos à navalha do micrótomo durante a realização dos cortes (fios sintéticos aumentariam o risco da navalha criar dentes que danificam as secções). Em seguida, removemos as mãos dos indivíduos com os respectivos dedos amarrados e realizamos todos os procedimentos histológicos necessários para a análise (ver 2.4 e 2.5). Fotografamos as lâminas finalizadas com o microscópio de luz Nikon Eclipse 80i equipado com câmera digital Nikon DS_Ri 1 e comparamos histologica- e histoquimicamente todos os dedos da mão de cada indivíduo por meio da análise das lâminas fotografadas.

2.3. Análise morfológica da pele do dorso e do ventre

Comparamos os tipos glandulares encontrados nos dedos dos dendrobatóideos que analisamos com os tipos glandulares presentes na pele do dorso e/ou do ventre de indivíduos de

diversos gêneros por meio de informações encontradas na literatura, da análise de imagens da literatura e de procedimentos histológicos realizados em laboratório. Obtivemos informações da literatura sobre glândulas granulosas comuns dos gêneros *Mannophryne*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Dendrobates* e *Oophaga* (NEUWIRTH *et al.*, 1979) e glândulas granulosas e mucosas comuns dos gêneros *Phyllobates* (DELFINO *et al.*, 2010; MORENO-GÓMEZ *et al.*, 2014), *Ameerega* (PRATES *et al.*, 2012), *Ectopoglossus* e *Hyloxalus* (GRANT *et al.*, 2017). Em laboratório, realizamos a preparação histológica da pele do dorso de um macho e uma fêmea adultos de *Anomaloglossus stepheni* seguindo os mesmos protocolos utilizados para a inclusão das mãos (ver 2.4).

2.4. Procedimentos histológicos

Realizamos o processamento das amostras fixadas em solução de formol 10% e 70% etanol três preservadas em em etapas: (1)descalcificação em ácido etilenodiaminotetracético (EDTA) segundo protocolo pré-estabelecido (Apêndice 1), (2) imersão em etanol 70% e (3) desidratação e inclusão em historresina em protocolo modificado do fabricante (Apêndice 2). Realizamos secções transversais de 4.5µm de espessura de toda a extensão dos dedos e montamos os cortes em lâminas de vidro para análise em microscopia óptica. Coramos o material segundo protocolos histoquímicos selecionados de acordo com a literatura (ver seção 2.5). Para a pele do dorso do An. stepheni não foi necessário realizar a descalcificação, porém realizamos a etapa de desidratação e inclusão em historresina com o mesmo protocolo utilizado para as mãos.

2.5. Estudos histoquímicos

Para observação da morfologia geral das estruturas internas dos dígitos e da pele do dorso, utilizamos dois tipos de hitoquímicas: Azul de Toluidina - Fucsina básica (TF; JUNQUEIRA, 1995) e Hematoxilina - Eosina (HE; BEHMER *et al.*, 1976). Para a análise dos conteúdos glandulares, utilizamos Ácido Periódico em reativo de Schiff (PAS; BANCROFT & STEVENS, 1982) para a identificação de mucopolissacarídeos neutros, Azul de Alcian (AA; PEARSE, 1985) para a identificação de mucopolissacarídeos ácidos e Amarelo Naftol (AN; HUMASON, 1962) e Azul de Bromofenol (AB; PEARSE, 1985) para a identificação de proteínas. Veja o apêndice 3 para informações completas sobre os protocolos histoquímicos utilizados.

2.6. Análise de dados

Utilizamos as imagens da morfologia externa para estudos comparativos entre machos e fêmeas da mesma espécie, entre espécies dentro de um gênero e entre gêneros. Para a determinação da presença ou ausência das glândulas utilizamos análises ao vivo dos dedos em estereomicroscópio, onde foi possível observar a presença do tecido glandular. Determinamos a distribuição das glândulas ao longo dos dedos por meio da análise das imagens das secções histológicas e realizamos o mesmo tipo de análise comparativa da morfologia externa na morfologia interna: machos e fêmeas da mesma espécie, entre espécies dentro de um gênero e entre gêneros. Estabelecemos diferenças e semelhanças morfológicas entre os tipos glandulares observados e os tipos glandulares conhecidos na literatura.

Como a fixação e a preservação dos materiais nas três coleções foi a mesma, utilizamos a intensidade das colorações e a positividade de determinadas estruturas para cada corante na análise histoquímica. Classificamos as propriedades histoquímicas como fortemente positivas (+++), positivas (++), levemente positivas (+) e negativas (-) para possibilitar a comparação entre as glândulas de um mesmo indivíduo e a comparação do mesmo tipo glandular entre espécies diferentes (BRUNETTI *et al.*, 2015). Classificamos a propriedade histoquímica como variável (±) quando a afinidade para certo corante não foi observada em todas as glândulas de um mesmo tipo glandular. Comparamos sempre machos e fêmeas para levantar informações sexuais e, quando disponíveis, utilizamos juvenis para informações ontogenéticas.

2.7. Terminologia

Para a numeração dos dedos seguimos a proposta de FABREZI & ALBERCH (1996) em que a contagem se inicia no dedo II e segue até o dedo V do espécime. Utilizamos a terminologia de TOLEDO & JARED (1995) para as glândulas mucosas e granulosas/serosas juntamente com a terminologia de BRIZZI *et al.* (2001) para determinar glândulas comuns e especializadas. Consideramos como glândulas granulosas ou mucosas comuns (GGC e GMC, respectivamente) os tipos glandulares tipicamente encontrados ao longo da pele dos Anuros. Para as glândulas cutâneas sexualmente dimórficas (GCSDs), utilizamos a terminologia de BRUNETTI *et al.* (2012), que se baseou na descrição de THOMAS *et al.* (1993) e englobou tanto as glândulas granulosas como as glândulas mucosas no escopo das glândulas especializadas (GGEs e GMEs, respectivamente).

2.8. Reconstrução do estado ancestral

Por testarmos a homologia do inchaço do quarto dedo e dos tipos glandulares encontrados no inchaço nos Dendrobatoidea, nossa amostragem de caracteres reflete a variação

encontrada nos dendrobatóideos (GRANT *et al.*, 2006) e não inclui informações sobre os grupos externos, uma vez que o inchaço do dedo IV não é conhecido em nenhum outro anuro (GRANT *et al.*, 2006). Estabelecemos novos caracteres e estados de caráter (ver 3.5) de acordo com o conceito de caráter de GRANT & KLUGE (2004) para explicar a variação morfológica observada e testamos a homologia dos caracteres a posteriori de acordo com a otimização dos estados na topologia (GRANT & KLUGE, 2009). Por meio do programa Mesquite v.3.5. (MADDISON & MADDISON, 2018), otimizamos as séries de transformação na hipótese filogenética mais recente de Dendrobatoidea (GRANT *et al.*, 2017) reduzida para incluir apenas as espécies analisadas neste estudo e reconstruímos o estado ancestral de acordo com o princípio da parcimônia considerando apenas as otimizações não ambíguas. Para os caracteres em que houve ambiguidade em relação à determinação do estado ancestral, consideramos tanto a otimização Acctran como a Deltran (FARRIS, 1970; SWOFFORD & MADDISON, 1987) para observar as duas possíveis hipóteses de evolução do caráter, uma com reversões e outra com ganhos independentes.

RESULTADOS

3.1. Morfologia externa dos dedos

Comparando externamente o dedo IV de machos e fêmeas adultos, encontramos morfologias equivalentes às estabelecidas por GRANT *et al.* (2006) (Fig. 2) nas espécies cuja descrição indica presença do inchaço (Tabela 1). Acrescentamos em nossas observações que algumas espécies possuem um inchaço falangeal, distal em relação ao tubérculo subarticular proximal do dedo IV (Fig. 3A), enquanto outras possuem um inchaço metacarpal limitado à região proximal em relação ao mesmo tubérculo (Fig. 3B). Encontramos ainda variação intraespecífica para o inchaço nas espécies em que analisamos mais de um exemplar, havendo indivíduos com o inchaço mais ou menos conspícuo (Figs. 4–10), porém a presença do inchaço se estende para o dorso do dedo IV em todos os espécimes, podendo ou não haver uma expansão lateral para as regiões pré- e pós-axial do dedo (Figs. 4–20).

Com exceção dos exemplares de *Mannophryne*, *Hyloxalus pulchellus*, *Phyllobates*, e *Andinobates* em que o inchaço está ausente (Figs. 3C, 21–24), encontramos que algumas espécies cuja descrição afirma ausência do caráter (Tabela 1) na realidade possuem machos com o inchaço do dedo IV (Tabela 2). O inchaço detectado nesses casos foi conspícuo em alguns machos (Figs. 25–27) e sutil em outros (Figs. 28–30). Nos casos em que o inchaço é mais sutil, é necessário colocar macho e fêmea lado a lado para observar a diferença. Em contraste ao que observamos na maioria das espécies, machos adultos de *H. anthracinus* e *H. nexipus* possuem

um inchaço metacarpal limitado à região proximal em relação ao tubérculo subarticular proximal do dedo IV (Figs. 29 e 30). A extensão do inchaço para o dorso do dedo é também perceptível nos indivíduos cuja literatura não indica presença do caráter em questão (Figs. 25–30).

Ao comparar todos os dedos das mãos dos machos adultos, percebemos que o dedo III dos machos de *Allobates* sp. Caxiuanã, *Colostethus mertensi* e *H. jacobuspetersi* é inchado assim como o dedo IV (Figs. 5, 13 e 26). O inchaço do dedo III de todos os indivíduos não é fraco e, portanto, sua detecção não é difícil. Não encontramos inchaço nos dedos II e V dos machos dessas e das outras espécies analisadas, com exceção do macho de *H. jacobuspetersi* que possui todos os dedos inchados (Fig. 26).

Todos os dedos dos juvenis parecem possuir algum grau de inchaço quando comparados com os dedos de machos e fêmeas adultos (Figs. 8, 11, 12 e 19). No entanto, ao observarmos as proporções das mãos e comparar ambos os sexos, percebemos que os dedos dos juvenis são menores que o dos adultos e o que parece ser inchado é apenas equivalente ao formato do dígito nesse estágio de vida. Dessa forma, nenhum dos juvenis analisados possui inchaço externamente visível em quaisquer uns dos dedos.

3.2. Morfologia interna dos dedos

Ao analisar o dedo IV de machos e fêmeas adultos e juvenis, encontramos que a pele de todos os espécimes analisados consiste em uma epiderme composta por 3-5 camadas celulares e uma derme que aloja alguns tipos glandulares. A espessura da epiderme varia de acordo com a disposição das glândulas presentes, sendo qualitativamente menor em algumas espécies nas áreas onde observamos uma condensação das porções secretoras das glândulas. A derme possui melanóforos próximos à epiderme que, em cortes transversais, podemos encontrar de duas formas: concentrados em regiões específicas ou distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e, às vezes, abaixo dos tipos glandulares. Reconhecemos no estrato esponjoso da derme glândulas granulosas e mucosas imersas em fibras de colágeno e próximas a vasos sanguíneos. A vascularização é alta nas regiões pré- e pós-axial dos dedos e é possível haver maior concentração de vasos sanguíneos em regiões mais próximas aos tipos glandulares. Para a observação das estruturas descritas anteriormente em cada espécie, veja as figuras indicadas em 3.3. No geral, reconhecemos glândulas granulosas e mucosas comuns (GGCs e GMCs, respectivamente) em machos e fêmeas adultos e juvenis e três tipos diferentes de glândulas mucosas especializadas (GMEs) nos machos adultos que possuem o inchaço do dedo IV (Figs. 31 e 32). Diferenciamos as GMEs de acordo com suas características morfológicas e histoquímicas e totalizamos cinco glândulas distintas encontrados nos Dendrobatoidea.

Todos as glândulas encontradas, assim como as demais glândulas já descritas na literatura, têm função secretora e possuem três partes que podemos reconhecer: ducto intraepidérmico, região intercalar ou pescoço e porção secretora ou adenômero. O ducto intraepidérmico consiste no canal que conecta a porção secretora ao exterior, por onde a secreção produzida pela glândula é eliminada (Figs. 31 e 32). Este canal é formado por uma bicamada de células planas que, na parte mais próxima à porção secretora, se invaginam em direção a ele e a porção que o conecta com o exterior é, geralmente, queratinizada. A região intercalar conecta o ducto à porção secretora e consiste em uma bicamada de células cúbicas cujo conteúdo citoplasmático não apresenta grânulos, sendo mais semelhante às células encontradas na epiderme do que às células encontradas no adenômero (Figs. 31 e 32). Observamos a mesma morfologia do ducto intraepidérmico e do pescoço em todas glândulas encontradas, já a morfologia da porção secretora varia de acordo com o tipo glandular.

A porção secretora das GGCs tem formato alveolar, é sincicial e cheia de grânulos e possui um revestimento contrátil de camada mioepitelial contínua (Fig. 31A). Seu sincício possui núcleos majoritariamente arredondados e grânulos preenchem todo o interior da glândula. É possível encontrar o conteúdo das GGCs numa mesma espécie ou em espécies diferentes com um aspecto variável, tendo seus grânulos mais ou menos perceptíveis (ver figuras indicadas em 3.3). No entanto, a histoquímica geral desses tipos glandulares é sempre a mesma independente da forma como seus grânulos se apresentam. A histoquímica geral desse tipo glandular indica a presença de mucopolissacarídeos neutros, a ausência de mucopolissacarídeos ácidos e a presença ou ausência de proteínas na sua secreção, variando de acordo com a espécie (Tabela 3). Observamos que esses tipos glandulares são apócrinos, eliminando parte do seu citoplasma junto com as secreções que produzem. No geral, reconhecemos a presença das GGCs nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV dos machos adultos de acordo com o tipo de inchaço que possuem e na região dorsal, pré- e pós-axial dos demais dedos do macho adulto e de todos os dedos das fêmeas adultas e dos juvenis. Em machos adultos, esse tipo glandular é encontrado próximo às GMEs características do inchaço, porém sua quantidade é menor quando comparada com a quantidade dos outros tipos glandulares.

A porção secretora das GMCs tem formato alveolar, possui lúmen amplo e vazio e é composta por uma monocamada de células cúbicas e um revestimento contrátil de camada mioepitelial descontínua (Fig. 31B). Suas células cúbicas têm núcleos arredondados em posição majoritariamente basal e grânulos cuja histoquímica geral indica a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas e a presença ou ausência de mucopolissacarídeos ácidos na secreção desses tipos glandulares, variando de acordo com a espécie (Tabela 3).

Encontramos exemplares de GMCs com epitélios mais baixos e exemplares com epitélios mais altos, o que indica que o epitélio da porção secretora desses tipos glandulares pode variar em espessura tanto na pele dos dedos como na pele dorsal e ventral dos indivíduos. Observamos também que GMCs de epitélio mais baixo não mostram afinidade histoquímica para nenhuma das colorações realizadas neste estudo. Além disso, observamos que esses tipos glandulares aparentam ser merócrinos, eliminando apenas as secreções que produzem nas células das porções secretoras. Nos machos adultos que possuem o inchaço do dedo IV, reconhecemos uma predominância das GMCs na região ventral do mesmo dedo e uma diferença na quantidade desses tipos glandulares quando comparada com a quantidade dos demais tipos presentes, havendo menos GMCs na região do inchaço. Nos demais dedos do macho adulto, encontramos GMCs tanto na região ventral como nas regiões dorsal, pré- e pós- axial. Fêmeas adultas e juvenis apresentam mais GMCs quando sua presença é comparada com a de GGCs, todas encontradas nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial de todos os dedos.

Reconhecemos três tipos diferentes de GMEs nos machos adultos que apresentam inchaço do dedo IV, de acordo com a morfologia e histoquímica de suas porções secretoras (Fig. 32). Esses tipos glandulares também aparentam ser merócrinos e eliminam apenas as secreções que produzem nas células do adenômero. A porção secretora das GMEs de tipo I tem formato predominantemente alveolar, que pode ser mais ou menos alongado de acordo com a variação intraespecífica, lúmen reduzido e vazio e é composta por uma monocamada de células colunares e um revestimento contrátil de camada mioepitelial descontínua (Fig. 32A). Suas células colunares têm núcleos arredondados em posição majoritariamente basal e grânulos cuja histoquímica geral indica a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas e ausência de mucopolissacarídeos ácidos em sua secreção, variando de acordo com a espécie (Tabela 3). Análises histoquímicas indicam que há diferença na intensidade da coloração das células do epitélio secretor de uma mesma GME de tipo I (Fig. 33), havendo uma composição celular mista na glândula. Da mesma forma, uma única célula do epitélio secretor pode possuir afinidade para mais de um tipo de corante, um indicativo de que as células das GMEs de tipo I têm a capacidade produzir secreções compostas. Encontramos as GMEs de tipo I em todos os machos que possuem inchaço no dedo IV distribuídas nas regiões dorsal, pré- ou pós-axial de acordo com o tipo de morfologia externa do caráter. Quando mais de um tipo de GME está presente no inchaço, as de tipo I encontram-se dispostas em uma camada mais próxima à epiderme (Fig. 34).

A porção secretora das GMEs de tipo II tem geralmente um formato tubular-alveolar ou de gota, possui lúmen reduzido e vazio e é composta por uma monocamada de células colunares e um revestimento contrátil de camada mioepitelial descontínua (Fig. 32B). Suas células

colunares têm núcleos arredondados em posição basal e grânulos mais evidentes cuja histoquímica geral indica a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas e a ausência de mucopolissacarídeos ácidos em sua secreção, com algumas exceções (Tabela 3). Análises histoquímicas indicam as células do epitélio secretor das GME de tipo II apresentam uma coloração uniforme e intensa (Fig. 32B), diferente do que observamos nas GMEs de tipo I. Encontramos as GMEs de tipo II em alguns machos de Dendrobatidae que possuem inchaço no dedo IV também distribuídas nas regiões dorsal, pré- ou pós-axial de acordo com a morfologia externa do caráter. Esse tipo glandular está virtualmente posicionado de duas formas: em uma segunda fileira de adenômeros em relação à epiderme e às GMEs de tipo I ou intercalado com as GMEs de tipo I ao longo da fileira de adenômeros (Fig. 34A–B).

A porção secretora das GMEs de tipo III tem formato tubular-alveolar, possui lúmen reduzido e vazio e é composta por uma monocamada de células colunares e um revestimento contrátil de camada mioepitelial descontínua (Fig. 32C). Suas células cúbicas têm núcleos arredondados em posição basal e grânulos evidentes cuja histoquímica geral indica a ausência de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e a presença de proteínas em sua secreção (Tabela 3). Encontramos as GMEs de tipo III nos dedos II e IV dos machos adultos de *Anomaloglossus stepheni* também distribuídas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial. Esse tipo glandular está virtualmente posicionado mais internamente em relação à epiderme nos machos que possuem o inchaço do dedo IV de forma semelhante ao posicionamento das GMEs de tipo II (Fig. 34C).

Encontramos as GGCs e GMCs em todos os dedos de todos os espécimes analisados com raras exceções. Observamos também que há variação na presença e na ausência das GMEs de tipos I, II e III nos dedos II, III e V de machos adultos que possuem o inchaço, sempre nas regiões dorsal, pré-e pós-axial dos dedos. No geral, GMEs de tipo I são mais comumente encontradas em todos os dedos de todos os indivíduos que possuem o inchaço, enquanto o tipo II é exclusivo dos Dendrobatidaedo e está presente no dedo IV e o tipo III está presente apenas nos dedos III e IV do macho adulto de *Anomaloglossus stepheni*. Embora não sejam necessariamente exclusivas do inchaço, percebemos que as GMEs são qualitativamente maiores no dedo IV quando comparadas com as GMEs observadas nos demais dedos. Variações intra- e interespecíficas em respeito à morfologia externa, presença dos diferentes tipos glandulares e suas histoquímicas serão descritas a seguir, de acordo com o observado para cada espécie (ver 3.3).

3.3. Morfologia externa e interna dos dedos de acordo com a espécie

a. AROMOBATIDAE GRANT et al., 2006

Allobates ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, 1988

Allobates insperatus (MORALES, 2002)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos machos adultos desta espécie com um inchaço pré-axial fraco falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Figs. 4D– E e 4G–H; Tabela 2). Percebemos variação intraespecífica nos indivíduos analisados, havendo um macho com o inchaço mais conspícuo (Fig. 4E) e outro macho com o inchaço menos conspícuo (Fig. 4H). Histologicamente, a epiderme dos dedos dos machos e da fêmea adultos tem espessura uniforme e se afila em duas regiões: onde observamos os ductos glandulares e onde observamos aglomeração de porções secretoras (Fig. 35). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 35). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é pré- e pós-axial e maior nas regiões próximas às glândulas e que as fibras de colágeno são visíveis em sua matriz (Fig. 35).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo predominância das glândulas na região pré-axial do dedo IV (Fig. 35A–B). Além disso, visualizamos uma quantidade pequena de porções secretoras nessa região, o que condiz com o inchaço fraco que identificamos (Fig. 35A–B). Observamos GGCs nos dedos II, III e IV dos machos e identificamos a presença de proteínas na sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos dos machos e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos na secreção desse tipo glandular (Tabela 3). Por fim, observamos GMEs de tipo I nos dedos II, III e IV dos machos e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros em sua secreção (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões dorsal, pré- e pósaxial de todos os dedos (Fig. 35C). Observamos GGCs nos dedos II, IV e V da fêmea e não pudemos identificar a composição histoquímica da sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos da fêmea e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Allobates sp. Caxiuanã

Sem a identificação da espécie coletada, não sabemos se sua descrição menciona ou não a presença do inchaço. No entanto, encontramos machos adultos desta espécie com um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Figs. 5D–E e 5G–H; Tabela 2). Percebemos variação intraespecífica nos indivíduos analisados, havendo um macho com o inchaço mais conspícuo (Fig. 5D) e outro macho com o inchaço menos conspícuo (Fig. 5G). Em ambos os indivíduos, acreditamos que há também um inchaço no dedo III e sua

conspicuidade varia da mesma forma que a conspicuidade do dedo IV varia (Figs. 5D e 5G). Histologicamente, a epiderme dos dedos dos machos e da fêmea adultos tem espessura maior na região ventral e se afila em duas regiões: onde observamos os ductos glandulares e, algumas vezes, onde observamos aglomeração de porções secretoras (Fig. 36). A derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 36). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é dorsal, pré- e pós-axial e maior nas regiões mais próximas às glândulas e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 36).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo algumas glândulas na região dorsal e predominância delas nas regiões prée pós-axial do dedo IV (Fig. 36A–B). Além disso, visualizamos uma quantidade grande de porções secretoras nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. No macho em que o inchaço é mais conspícuo identificamos tipos glandulares maiores (Fig. 36A). Observamos também que a disposição dos tipos glandulares nos dedos II e III dos machos adultos é a mesma que encontramos no dedo IV (Fig. 37). Ao analisarmos o tamanho das glândulas em todos os dedos do macho, percebemos que os tipos glandulares presentes nos dedos II e III têm tamanho semelhante aos do dedo IV (Fig. 37). O inchaço encontrado no dedo III condiz, portanto, com a morfologia interna do dedo e é possível que o dedo II tenha algum grau de inchaço que não detectamos nas imagens.

Em relação à morfologia interna da mão, observamos GGCs, GMCs e GMEs de tipo I em todos os dedos dos machos. Identificamos a presença ou ausência de mucopolissacarídeos neutros e uma variação na presença de proteínas na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos (Tabela 3). Em relação à afinidade histoquímica das GMEs de tipo I, identificamos uma forte presença de mucopolissacarídeos neutros e a presença ou ausência de proteínas em sua secreção (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial os dedos (Fig. 36C). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea. Identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e uma variação na presença de mucopolissacarídeos ácidos (Tabela 3). Ou seja, algumas GMCs produzem uma secreção composta e outras produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos neutros.

Allobates talamancae (COPE, 1875)

Descritos sem a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos machos adultos desta espécie com um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 25D–E; Tabela 2). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e se afila em duas regiões: onde observamos os ductos glandulares e, algumas vezes, onde observamos aglomeração de porções secretoras (Fig. 38). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima e abaixo das glândulas (Fig. 38). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 38).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo algumas glândulas na região dorsal e predominância delas nas regiões prée pós-axial do dedo IV (Fig. 38A). Além disso, visualizamos uma quantidade grande de porções secretoras nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Observamos GMCs e GGCs em todos os dedos do macho e identificamos a presença ou ausência de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos (Tabela 3). Observamos também GMEs de tipo I nos dedos II, III e IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros em sua secreção (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 38B). Observamos GMCs e GGCs em todos os dedos da fêmea e não pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos (Tabela 3).

Allobates trilineatus (BOULENGER, 1884)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos machos adultos desta espécie com um inchaço pré-axial forte e falangeal (Figs. 6D–E e 6G–H; Tabela 2). Percebemos variação intraespecífica nos indivíduos analisados, havendo um macho com o inchaço mais conspícuo (Fig. 6D) e outro macho com o inchaço menos conspícuo (Fig. 6G). Histologicamente, a epiderme dos dedos dos machos e da fêmea adultos tem espessura uniforme e se afila em duas regiões: onde observamos os ductos glandulares e onde observamos aglomeração de porções secretoras (Fig. 39). A derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 39). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as

fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 39).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo algumas glândulas na região dorsal e predominância delas na região préaxial do dedo IV (Fig. 39A–B). Além disso, visualizamos uma quantidade grande de porções secretoras próximas umas das outras nessa região, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. No macho em que o inchaço é mais conspícuo identificamos tipos glandulares maiores em maior quantidade (Fig. 39A). Observamos GMCs e GGCs em todos os dedos dos machos e identificamos a presença de proteínas na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros, uma variação na presença de mucopolissacarídeos ácidos e a presença ou ausência de proteínas (Tabela 3). Ou seja, algumas GMCs produzem uma secreção composta e outras produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos neutros e proteínas. Observamos também GMEs de tipo I apenas no dedo IV dos machos e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros em sua secreção (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 39C). Observamos GGCs nos dedos II, III e IV da fêmea e identificamos uma variação na produção de mucopolissacarídeos neutros na sua secreção (Tabela 3). Ou seja, apenas algumas GGCs produzem uma secreção com mucopolissacarídeos neutros. Observamos também GMCs em todos os dedos das fêmeas e identificamos a presença ou ausência de mucopolissacarídeos neutros e uma variação na presença de mucopolissacarídeos ácidos na secreção desse tipo glandular (Tabela 3). Ou seja, algumas GMCs produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos neutros.

Anomaloglossus GRANT et al., 2006

Anomaloglossus stepheni (MARTINS, 1989)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré- e pós- axial forte se estendendo dorsalmente ao dedo e até o punho, sendo principalmente pré-axial (Fig. 11D–E; Tabela 2). Ao comparar macho e fêmea adultos com macho juvenil percebemos que o inchaço é exclusivo dos machos adultos (Fig. 11). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura maior na região ventral dos dedos e se afila em duas regiões: onde observamos os ductos glandulares e onde observamos aglomeração de porções secretoras (Fig. 40). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima e abaixo das glândulas (Fig. 40). É

possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é pouco visível no macho, sendo vista apenas em algumas regiões próximas às glândulas (Fig. 40). As fibras de colágeno são mais visíveis na matriz das fêmeas e pouco visível na matriz dos machos já que seus tipos glandulares encontram-se bastante aglomerados (Fig. 40). A epiderme dos dedos do macho juvenil tem espessura uniforme e se afila nas regiões onde observamos os ductos glandulares e a derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 40). Diferente dos machos adultos, há muita vascularização na derme dos juvenis e suas fibras de colágeno são mais visíveis na matriz (Fig. 40).

A disposição dos tipos glandulares no macho adulto condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo muitas glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV (Fig. 40A). Além disso, visualizamos uma grande quantidade de porções secretoras maiores e próximas umas das outras nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho adulto e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de proteínas (Tabela 3). Observamos também GMEs de tipos I e III nos dedos III e IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GMEs de tipo I (Tabela 3) e de proteínas na secreção das GMEs de tipo III (Tabela 3).

Ao observar os cortes histológicos num eixo distal-proximal em relação à palma da mão, percebemos que a composição glandular no dedo IV de machos adultos de *An. stepheni* varia e estabelecemos um padrão de distribuição dos tipos glandulares exclusivo da espécie (Fig. 41). Na região mais próxima da falange distal vemos dois tipos glandulares: GMEs de tipos I e III (Fig. 41A). Na região entre as falanges intermediária e proximal vemos os quatro tipos glandulares: GMEs de tipos I e III em abundância, GGCs que começam a aparecer em maior quantidade conforme ficam mais próximas da falange proximal e GMCs em quantidade ínfima (Fig. 41B). Entre a falange proximal e o metacarpo as GMEs de tipo III passam a ficar mais escassas até não estarem mais presentes (Fig. 41C). A partir da região do metacarpo vemos apenas dois tipos glandulares: GMEs de tipo I que começam a diminuir em quantidade quanto mais proximais da palma da mão e GGCs que ficam cada vez mais abundantes (Fig. 41D). Este padrão é observado tanto no dedo IV que possui o inchaço como no dedo III, que não possui o inchaço, porém possui os mesmos tipos glandulares, todos menores do que os observados no dedo IV (Fig. 42).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 40B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e não

pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros (Tabela 3).

Machos juvenis possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos assim como as fêmeas adultas (Fig. 40C). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do juvenil. Assim como nas fêmeas, não pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3) e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GMCs (Tabela 3).

Aromobates MYERS, PAOLILLO-O. & DALY, 1991

Aromobates haydeeae (RIVERO, 1978)

Descritos sem a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré- e pós-axial fraco e falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 27D–E; Tabela 2). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e se afila em duas regiões: onde observamos os ductos glandulares e, algumas vezes, onde observamos aglomeração de porções secretoras (Fig. 43). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua nos machos e concentrados em regiões específicas nas fêmeas, ambos abaixo da epiderme e acima e abaixo das glândulas (Fig. 43). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 43).

A disposição dos tipos glandulares no macho adulto condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo uma distribuição uniforme dos tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pósaxial do dedo IV (Fig. 43A). Além disso, visualizamos porções secretoras de tamanho menor nessa região, o que condiz com o inchaço fraco que identificamos. Observamos GGCs, GMCs e GMEs de tipo I em todos os dedos do macho e identificamos a presença de proteínas na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas (Tabela 3). Para as GMEs de tipo I, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas em sua secreção (Tabela 3). Observamos ainda que, nas GMEs de tipo I, células diferentes produzem secreções positivas para o PAS e para o AN/AB, ou seja, os diferentes tipos de secreção são produzidos por células independentes numa mesma glândula.

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 43B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção das GGCs

(Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e uma variação na presença de proteínas (Tabela 3). Ou seja, algumas GMCs produzem uma secreção composta e outras produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos neutros.

Aromobates mayorgai (RIVERO, 1980)

Descritos sem a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré- e pós-axial fraco e falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 28D–E; Tabela 2). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e se afila nas regiões onde observamos os ductos glandulares (Fig. 44). A derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 44). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são visíveis em sua matriz (Fig. 44).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV (Fig. 44A). Além disso, visualizamos uma menor quantidade de porções secretoras nessas regiões, o que condiz com o inchaço fraco que identificamos. Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas (Tabela 3). Observamos também GMEs de tipo I nos dedos III e IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas em sua secreção (Tabela 3). Observamos ainda que, nas GMEs de tipo I, uma mesma célula produz secreções positivas para o PAS e para o AN/AB, sendo responsável pela produção dos dois tipos de secreção.

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 44B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e não pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas (Tabela 3).

Mannophryne LA MARCA, 1992

Mannophryne olmonae (HARDY, 1983)

Descritos sem a presença do inchaço (Tabela 1), não encontramos inchaço no dedo IV do macho da espécie analisada (Fig. 21; Tabela 2). Embora não tenhamos observado uma fêmea

para realizar a comparação, é possível perceber que não há diferença na espessura dos dedos do indivíduo, o que contribui para corroborar o fato de não haver inchaço na espécie. Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho adulto tem espessura uniforme e se afila levemente nas regiões onde observamos os ductos glandulares (Fig. 45). A derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas abaixo da epiderme e acima e abaixo das glândulas (Fig. 45). É possível, ainda, perceber que as fibras de colágeno são visíveis em sua matriz (Fig. 45).

Machos adultos possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 45). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e identificamos a presença de proteínas na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros (Tabela 3). Não observamos nenhum tipo de GME neste espécime.

b. DENDROBATIDAE COPE, 1865

Colostethus COPE, 1866

Colostethus brachistriatus (RIVERO & SERNA, 1986)

Sem informações sobre a presença do inchaço em sua descrição (Tabela 1), encontramos os machos adultos desta espécie com um inchaço pré e pós-axial forte e falangeal se estendendo dorsalmente ao dedo (Figs. 12D–E; Tabela 2). Ao comparar macho e fêmea adultos com juvenil percebemos que o inchaço é exclusivo dos machos adultos (Fig. 12). Histologicamente, a epiderme dos dedos dos machos e das fêmeas adultos e do juvenil tem espessura uniforme e não se afila (Fig. 46). A derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 46). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial nos três indivíduos (Fig. 46). Já as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz nas fêmeas e nos juvenis e menos visíveis nos machos já que os tipos glandulares encontram-se bastante aglomerados (Fig. 46).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo muitas glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV e predominância da concentração glandular na região pré-axial (Fig. 46A). Além disso, visualizamos porções secretoras bastante condensadas e de tamanho grande nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Observamos GGCs nos dedos II, IV e V do macho e identificamos uma leve presença de mucopolissacarídeos neutros na sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3). Observamos ainda GMEs de tipo I nos dedos IV e V do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos em sua secreção (Tabela 3). Por fim, observamos GMEs de tipo II apenas no dedo IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 46B). Observamos GGCs nos dedos III, IV e V da fêmea e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos da fêmea e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Juvenis possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pósaxial dos dedos assim como as fêmeas adultas (Fig. 46C). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do juvenil e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros (Tabela 3).

Colostethus fraterdanieli (SILVERSTONE, 1971)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos os machos adultos desta espécie com um inchaço pré-axial forte e falangeal se estendendo dorsalmente ao dedo (Fig. 7; Tabela 2). Percebemos variação intraespecífica nos indivíduos analisados, havendo machos com o inchaço mais conspícuo (Fig. 7M) e machos com o inchaço menos conspícuo (Figs. 7G e 7J). Histologicamente, a epiderme dos dedos dos machos e das fêmeas adultos tem espessura uniforme e não se afila (Fig. 47). A derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 47). É possível, ainda, que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial de todos os indivíduos (Fig. 47). Já as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz nas fêmeas e menos visíveis nos machos já que os tipos glandulares encontram-se bastante aglomerados (Fig. 47).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo muitas glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV e predominância da concentração glandular na região pré-axial (Figs. 47A–C). Além disso, visualizamos porções secretoras bastante condensadas e de tamanho grande nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Nos machos em que o inchaço é mais conspícuo identificamos um maior número de glândulas condensadas nas regiões. Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos dos machos e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de

mucopolissacarídeos neutros e a presença ou ausência de mucopolissacarídeos ácidos e de proteínas (Tabela 3). Em um dos machos, há uma variação na presença de proteínas, ou seja, algumas GMCs do indivíduo produzem uma secreção composta e outras produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos. Observamos ainda variação intraespecífica na presença de GMEs de tipo I nos machos: todos possuem esse tipo glandular no dedo IV, porém ele é exclusivo para este dedo em um dos machos, está também no dedo III do segundo macho e está também no dedo V do terceiro macho. Independente do dedo em que a glândula se encontra, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e a presença ou ausência ou uma variação na presença de proteínas em sua secreção (Tabela 3). Ou seja, em um dos machos, algumas GMEs de tipo I produzem uma secreção composta e outras produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos neutros. Por fim, observamos GMEs de tipo II exclusivamente no dedo IV de todos os machos e identificamos uma forte presença de mucopolissacarídeos neutros em sua secreção (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Figs. 47D–E). Observamos GGCs nos dedos III, IV e V das fêmeas e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e a presença ou ausência de proteínas na sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos das fêmeas e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e a presença ou ausência de mucopolissacarídeos neutros e a presença o

Colostethus mertensi (COCHRAN & GOIN, 1964)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal se estendendo dorsalmente ao dedo (Fig. 13D–E; Tabela 2). No indivíduo analisado o inchaço é bastante conspícuo e parece que há também um leve inchaço no dedo III (Fig. 13D–E). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e não se afila (Fig. 48). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima e abaixo das glândulas (Fig. 48). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 48).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo muitas glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV e predominância da concentração glandular na região pré-axial (Fig. 48A). Além disso, visualizamos porções secretoras bastante condensadas e de tamanho grande nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Observamos também que a disposição dos tipos glandulares nos dedos II, III e V do macho adulto é a mesma que encontramos no dedo IV (Fig. 49). Ao analisarmos o tamanho das glândulas em todos os dedos do macho, percebemos que os tipos glandulares presentes no dedo IV têm tamanho maior do que os tipos glandulares presentes nos demais dedos (Fig. 46). O inchaço leve encontrado no dedo III não é causado por hipertrofia glandular, no entanto percebemos que há uma quantidade maior de fibras de colágeno na matriz na derme desse dígito que o torna levemente maior do que os dedos II e V.

Em relação à morfologia interna da mão, observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e não pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros (Tabela 3). Observamos também GMEs de tipo I nos dedos III, IV e V do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas em sua secreção (Tabela 3). Por fim, observamos GMEs de tipo II apenas no dedo IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 48B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos das fêmeas e identificamos a presença de proteínas na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Colostethus panamansis (DUNN, 1933)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos os machos adultos desta espécie com um inchaço pré e pós-axial forte e falangeal se estendendo dorsalmente ao dedo (Figs. 8D–E e 8G–H; Tabela 2). Percebemos variação intraespecífica nos indivíduos analisados, havendo um macho com o inchaço mais conspícuo (Fig. 8G) e outro macho com o inchaço menos conspícuo (Fig. 8D). Ao comparar machos e fêmea adultos com o macho juvenil percebemos que o inchaço é exclusivo dos machos adultos (Fig. 8). Histologicamente, a epiderme dos dedos dos machos e fêmea adultos e do macho juvenil tem espessura uniforme e não se afila (Fig. 50). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima e abaixo dos tipos glandulares encontrados (Fig. 50). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 50).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo muitas glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV e predominância da concentração glandular na região pré-axial (Figs. 50A-B). Além disso, visualizamos porções secretoras bastante condensadas e de tamanho grande nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Nos machos em que o inchaço é mais conspícuo identificamos um maior tamanho das glândulas condensadas nas regiões do dedo (Fig. 50B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos dos machos e identificamos a presença ou ausência de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas e uma variação na presença de mucopolissacarídeos ácidos (Tabela 3). Ou seja, algumas GMCs produzem uma secreção composta com e outras produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos neutros e proteínas. Observamos ainda variação intraespecífica na presença de GMEs de tipo I nos machos: todos possuem esse tipo glandular no dedo IV, porém ele é exclusivo desse dedo para um indivíduo e também está presente nos dedos III e V do outro indivíduo. Identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas em sua secreção (Tabela 3). Por fim, observamos GMEs de tipo II apenas no dedo IV do macho e identificamos a presença ou ausência de mucopolissacarídeos neutros e a presença de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 50C). Observamos GGCs nos dedos IV e V da fêmea e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos da fêmea e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Machos juvenis possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos assim como as fêmeas adultas (Fig. 50D). Observamos GGCs nos dedos III e IV do juvenil e não pudemos identificar a composição histoquímica da sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos do juvenil e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Colostethus pratti (BOULENGER, 1899a)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré-axial fraco e falangeal se estendendo dorsalmente ao dedo (Fig. 14D–E; Tabela 2). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e se afila nas regiões onde observamos os ductos glandulares (Fig. 51). A

derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas e também distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 51). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são visíveis em sua matriz (Fig. 51). O macho possui uma matriz com mais fibras de colágeno e células que é mais volumosa do que a matriz da fêmea (Fig. 51A).

Embora o inchaço seja visualizado externamente, não encontramos tipos glandulares em posição e tamanho que condiz com o identificado no macho adulto (Fig. 51A). Apenas a matriz de sua derme parece ser volumosa e responsável pela formação do inchaço. Encontramos seus tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos. Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e identificamos uma variação na produção de mucopolissacarídeos neutros (Tabela 3), ou seja, apenas algumas GGCs produzem uma secreção com mucopolissacarídeos neutros. Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas (Tabela 3). Não observamos nenhum tipo de GME neste espécime.

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 51B). Observamos GGCs nos dedos II e IV da fêmea e não pudemos identificar os componentes da sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos da fêmea e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Ameerega BAUER, 1986

Ameerega hahneli (BOULENGER, 1884)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos os machos adultos desta espécie com um inchaço pré-axial fraco e falangeal se estendendo dorsalmente ao dedo (Fig. 9D–E e 9J–K; Tabela 2). Percebemos variação intraespecífica nos indivíduos analisados, havendo um macho com o inchaço mais conspícuo (Fig. 9J) e outro macho com o inchaço menos conspícuo (Fig. 9D).O inchaço é quase imperceptível, sendo necessário colocar macho e fêmea lado a lado para que seja possível identificá-lo (Fig. 9). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e não se afila (Fig. 52). A derme possui melanóforos dispostos de duas maneiras: distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima das glândulas e concentrados em regiões específicas abaixo das glândulas (Fig. 52). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 52).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV e predominância da concentração glandular na região pré-axial (Figs. 52A–B). Além disso, visualizamos uma quantidade pequena de porções secretoras nessas regiões do dedo, o que condiz com o inchaço fraco que identificamos. Nos machos em que o inchaço é mais conspícuo identificamos um maior tamanho e concentração das glândulas condensadas nas regiões do dedo (Fig. 52B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos dos machos e identificamos a presença ou ausência de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e a presença ou ausência de proteínas (Tabela 3). Observamos ainda variação intraespecífica na presença de GMEs de tipo I nos machos: todos possuem esse tipo glandular no dedo IV, porém ele é exclusivo desse dedo em um indivíduo e também está presente nos dedos II e V do outro. Identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção desse tipo glandular (Tabela 3). Por fim, observamos GMEs de tipo II apenas no dedo IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas em sua secreção (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Figs. 52C–D). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e identificamos a presença ou ausência de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e a presença ou ausência de mucopolissacarídeos ácidos e de proteínas (Tabela 3).

Ameerega parvula (BOULENGER, 1882)

Reportada a presença do inchaço por GRANT *et al* (2006; 2017; Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 15D–E; Tabela 2). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e se afila em duas regiões: onde observamos os ductos glandulares e, as vezes, onde observamos aglomeração de porções secretoras (Fig. 53). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 53). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 53).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV e predominância da concentração glandular na região pré-axial (Fig. 53A). Além disso, visualizamos uma quantidade grande de porções secretoras nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção dos dois tipos glandulares (Tabela 3). Observamos também GMEs de tipo I nos dedos II e IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e uma variação na presença de proteínas em sua secreção (Tabela 3). Ou seja, algumas GMEs de tipo I produzem uma secreção composta e outras produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos neutros. Por fim, observamos GMEs de tipo II apenas no dedo IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 53B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e identificamos uma variação na presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3), ou seja, algumas GGCs produzem uma secreção com mucopolissacarídeos neutros e outras não. Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros (Tabela 3).

Ameerega petersi (SILVERSTONE, 1976)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré-axial fraco e falangeal se estendendo dorsalmente ao dedo (Fig. 16D–E; Tabela 2). Histologicamente, a epiderme dos dedos de machos e fêmea adultos tem espessura uniforme e se afila em duas regiões: onde observamos os ductos glandulares e, algumas vezes, onde observamos aglomeração de porções secretoras (Fig. 54). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 54). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 54).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV e predominância da concentração glandular na região pré-axial (Fig. 54A). Além disso, visualizamos uma quantidade pequena de porções secretoras nessas regiões, o que condiz com o inchaço fraco que identificamos. Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos (Tabela 3). Observamos também GMEs de tipo I nos dedos IV e V do macho e identificamos a presença de
mucopolissacarídeos neutros e uma variação na presença de proteínas em sua secreção (Tabela 3), ou seja, algumas GMEs de tipo I produzem uma secreção composta e outras produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos neutros. Por fim, observamos GMEs de tipo II apenas no dedo IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 54B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos (Tabela 3).

Epipedobates MYERS, 198

Epipedobates boulengeri (BARBOUR, 1905)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos os machos adultos desta espécie com um inchaço pré-axial forte e falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 17D-E; Tabela 2). Histologicamente, a epiderme dos dedos de machos e fêmea adultos tem espessura maior na região ventral dos dedos (Fig. 55). A derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 55). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 55).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas principalmente nas regiões dorsal e pré-axial do dedo IV (Fig. 55A). Além disso, visualizamos porções secretoras de tamanhos maiores nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas (Tabela 3). Observamos também GMEs de tipo I exclusivas do dedo IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas em sua secreção (Tabela 3). Por fim, observamos GMEs de tipo II exclusivas do dedo IV e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 55B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e

identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros (Tabela 3).

Epipedobates machalilla (COLOMA, 1995)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré-axial forte e falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 18D–E; Tabela 2). No indivíduo analisado o inchaço é bastante conspícuo. Histologicamente, a epiderme dos dedos de machos e fêmea adultos tem espessura uniforme e não se afila (Fig. 56). A derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 56). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 56).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas principalmente nas regiões dorsal e pré-axial do dedo IV (Fig. 56A). Além disso, visualizamos porções secretoras de tamanhos maiores nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e não pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas (Tabela 3). Observamos também GMEs do tipo I nos dedos II, III e IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e uma variação na presença de proteínas em sua secreção (Tabela 3). Ou seja, algumas GMEs de tipo I produzem uma secreção composta e outras produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos neutros. Por fim, observamos GMEs de tipo II exclusivas do dedo IV e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 56B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas (Tabela 3).

Epipedobates tricolor (BOULENGER, 1899b)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos os machos adultos desta espécie com um inchaço pré-axial forte e falangeal se estendendo dorsalmente ao dedo (Figs. 10D–E e 10J–K; Tabela 2). Percebemos variação intraespecífica nos indivíduos analisados,

havendo um macho com o inchaço mais conspícuo (Fig. 10D) e outro macho com o inchaço menos conspícuo (Fig. 10J). Histologicamente, a epiderme dos dedos de machos e fêmea adultos tem espessura uniforme e não se afila em nenhuma região (Fig. 57). A derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 57). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 57).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas nas regiões dorsal, pré e pós-axial do dedo IV e predominância da concentração glandular na região pré-axial (Figs. 57A-B). Além disso, visualizamos porções secretoras de tamanhos maiores nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. No macho em que o inchaço é mais conspícuo identificamos um maior número de glândulas condensadas nessas regiões do dedo (Fig. 57A). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos dos machos e identificamos a presença ou ausência de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e a presença ou ausência de proteínas (Tabela 3). Observamos ainda variação intraespecífica na presença de GMEs de tipo I nos machos: todos possuem esse tipo glandular no dedo IV, porém ele é exclusivo desse dedo para um indivíduo e também está presente em todos os dedos do outro indivíduo. Identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e a presença ou ausência de mucopolissacarídeos ácidos e de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3). Por fim, observamos também GMEs de tipo II exclusivamente no dedo IV dos machos e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros em sua secreção (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Figs. 57C–D). Observamos variação intraespecífica na presença de GGCs nas fêmeas: uma possui o tipo glandular em todos os seus dedos e outra nos dedos II, III e IV. Não pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos das fêmeas e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas e a presença ou ausência de mucopolissacarídeos ácidos em sua secreção (Tabela 3).

Silverstoneia GRANT et al., 2006

Silverstoneia erasmios (RIVERO & SERNA, 2000)

Reportada a presença do inchaço por GRANT *et al* (2017; Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré-axial forte e falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 19D–E; Tabela 2). Ao comparar macho e fêmea adultos com a fêmea juvenil percebemos que o inchaço é exclusivo dos machos adultos (Fig. 19). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos e da fêmea juvenil tem espessura uniforme e não se afila em nenhuma região (Fig. 58). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua e concentrados em regiões específicas nos adultos e concentrados em regiões específicas no juvenil, ambos abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 58). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 58).

A disposição dos tipos glandulares no macho adulto condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV e predominância da concentração glandular na região pré-axial (Fig. 58A). Além disso, visualizamos porções secretoras de tamanhos maiores nessas regiões, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Observamos GGCs nos dedos II e V do macho e não pudemos identificar a composição histoquímica da sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs e GMEs de tipo I em todos os dedos do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas na secreção das GMCs (Tabela 3). Já na secreção das GMEs de tipo I, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem seus tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 58B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e, assim como no macho, não pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros (Tabela 3).

Fêmeas juvenis, assim como os demais juvenis observados em outras espécies, possuem poucos tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 58C). Observamos GGCs nos dedos II, III e IV da juvenil e, assim como nos adultos, não pudemos identificar a composição histoquímica da sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos da juvenil identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Silverstoneia flotator (DUNN, 1931)

Descritos com a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré-axial forte e falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 20D–E; Tabela 2). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e não se afila em nenhuma região (Fig. 59). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua no macho e concentrados em regiões específicas na fêmea, ambos abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 59). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 59).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas principalmente nas regiões dorsal e pré- e pós-axial do dedo IV e predominância da concentração glandular na região pré-axial (Fig. 59A). Além disso, visualizamos porções secretoras de tamanhos maiores nessas regiões e visualizamos uma concentração maior dos tipos glandulares na porção mais distal em relação à palma da mão, o que condiz com o inchaço forte que identificamos. Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e não pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas (Tabela 3). Observamos também GMEs de tipo I e II exclusivas do dedo IV do macho. Identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GMEs de tipo I e na secreção das GMEs de tipo II (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem poucos tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 59B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e não pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas (Tabela 3).

Hyloxalus JIMÉNEZ DE LA ESPADA, 1870

Hyloxalus anthracinus (EDWARDS, 1971)

Descritos sem a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré- e pós-axial fraco e metacarpal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 29D–E; Tabela 2). O inchaço é quase imperceptível, sendo necessário colocar macho e fêmea lado a lado para que seja possível identificá-lo (Fig. 29). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e não se afila em nenhuma região (Fig. 60). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da

epiderme e acima das glândulas (Fig. 60). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 60).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV (Fig. 60A–B). Além disso, visualizamos porções secretoras de tamanho menor e uma menor concentração dos tipos glandulares nessas regiões do dedo, o que condiz com o inchaço fraco e metacarpal que identificamos. Observamos GGCs, GMCs e GMEs de tipo I em todos os dedos do macho e identificamos a presença de proteínas na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas (Tabela 3). Identificamos ainda a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção das GMEs de tipo II. Por fim, observamos GMEs de tipo II exclusivas do dedo IV do macho que variam em relação ao conteúdo produzido nos adenômeros: e identificamos GMEs de tipo II com a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas de tipo II com a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas de tipo II com a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas GMEs de tipo II com su secreção (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 60B). Observamos a presença de GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e a afinidade histoquímica das GGCs foi levemente positiva para o PAS e para o AN/AB e negativa para o AA (Tabela 3). Identificamos, portanto, a presença de mucopolissacarídeos neutros de proteínas na secreção das GGCs. Já a afinidade histoquímica das GMCs foi levemente positiva para todas as colorações realizadas (Tabela 3), ou seja, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas na secreção desse tipo glandular.

Hyloxalus jacobuspetersi (RIVERO, 1991b)

Descritos recentemente com a presença do inchaço por GRANT *et al.* (2017; Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 26D–E; Tabela 2). No indivíduo analisado o inchaço é bastante conspícuo e parece que há também um inchaço forte nos demais dedos (Fig. 26). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e não se afila em nenhuma região (Fig. 61). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 61). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são mais visíveis em sua matriz quando os tipos glandulares não estão muito aglomerados (Fig. 61). A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV (Fig. 61A). Além disso, visualizamos porções secretoras em maior concentração nessas regiões mais proximais em relação à palma da mão, o que condiz com o inchaço fraco que identificamos. Observamos também que a disposição dos tipos glandulares nos dedos II, III e V do macho adulto é a mesma que encontramos no dedo IV (Fig. 62). Ao analisarmos qualitativamente o tamanho das glândulas em todos os dedos do macho, percebemos que os tipos glandulares presentes no dedo IV têm tamanho semelhante ao tamanho dos tipos glandulares presentes nos demais dedos (Fig. 62). O inchaço encontrado nos dedos II, III e V tem, portanto, glândulas hipertrofiadas assim como o inchaço do dedo IV.

Em relação à morfologia interna da mão, observamos GGCs, GMCs e GMEs de tipo I em todos os dedos do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas (Tabela 3). Identificamos ainda a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GMEs de tipo I (Tabela 3). Por fim, observamos também GMEs de tipo II exclusivas do dedo IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas e uma variação na presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas e uma variação na presença de mucopolissacarídeos composta e outras produzem uma secreção apenas com mucopolissacarídeos neutros e proteínas.

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 61B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea e não pudemos identificar a composição histoquímica da secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas (Tabela 3).

Hyloxalus nexipus (FROST, 1986)

Descritos sem a presença do inchaço (Tabela 1), encontramos o macho adulto desta espécie com um inchaço pré- e pós-axial fraco e metacarpal que se estende dorsalmente ao dedo (Fig. 30D–E; Tabela 2). O inchaço é quase imperceptível, sendo necessário colocar macho e fêmea lado a lado para que seja possível identificá-lo (Fig. 30). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e não se afila em nenhuma região (Fig. 63). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua nas fêmeas e concentrados em regiões específicas no macho, ambos abaixo da epiderme e acima das glândulas

(Fig. 63). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são visíveis em sua matriz (Fig. 63).

A disposição dos tipos glandulares nos machos adultos condiz com a morfologia externa do inchaço, havendo glândulas nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo IV (Fig. 63A). Além disso, visualizamos porções secretoras em menor concentração nessas regiões do dedo, o que condiz com o inchaço fraco e metacarpal que identificamos. Observamos GGCs, GMCs e GMEs de tipo I em todos os dedos do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas (Tabela 3). Identificamos ainda a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas na secreção das GMEs de tipo I (Tabela 3). Por fim, observamos GMEs de tipo II exclusivas do dedo IV do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e de proteínas em sua secreção (Tabela 3).

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 63B). Observamos GGCs nos dedos IV e V da fêmea identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos das fêmeas e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Hyloxalus pulchellus (JIMÉNEZ DE LA ESPADA, 1875)

Descritos sem a presença do inchaço (Tabela 1), não encontramos inchaço no dedo IV do macho da espécie analisada mesmo comparando os dois sexos (Fig. 22D; Tabela 2). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos é grossa, tem espessura uniforme e não se afila em nenhuma região (Fig. 64). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 64). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são visíveis em sua matriz (Fig. 64).

Machos adultos possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 64A). Observamos GGCs nos dedos III, IV e V do macho e não pudemos identificar a composição histoquímica da sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos do macho e identificamos a presença ou ausência de mucopolissacarídeos neutros e a presença de proteínas na secreção desse tipo glandular (Tabela 3). Não observamos nenhum tipo de GME neste espécime.

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões ventral, dorsal, pré- e pós-axial dos dedos (Fig. 64B). Observamos GGCs nos dedos II e IV da fêmea e não pudemos

identificar a composição histoquímica da sua secreção (Tabela 3). Observamos também GMCs em todos os dedos da fêmea e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção desse tipo glandular (Tabela 3).

Phyllobates BIBRON, 1840

Phyllobates vittatus (COPE, 1893)

Descritos sem a presença do inchaço (Tabela 1), não encontramos inchaço no dedo IV do macho da espécie analisada mesmo comparando os dois sexos (Fig. 23D; Tabela 2). Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho e da fêmea adultos tem espessura uniforme e se afila nas regiões onde observamos os ductos glandulares (Fig. 65). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 65). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são visíveis em sua matriz (Fig. 65).

Machos adultos possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões dorsal, pré- e pósaxial dos dedos (Fig. 65A). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na sua secreção (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas (Tabela 3). Não observamos nenhum tipo de GME neste espécime.

Fêmeas adultas possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões dorsal, pré- e pósaxial dos dedos (Fig. 65B). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos da fêmea. Assim como nos machos, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs e a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos e de proteínas na secreção das GMCs (Tabela 3).

Andinobates TWOMEY, BROWN, AMÉZQUITA & MEJÍA-VARGAS, 2011

Andinobates opisthomelas (BOULENGER, 1899a)

Descritos sem a presença do inchaço (Tabela 1), não encontramos inchaço no dedo IV do macho da espécie analisada (Fig. 24; Tabela 2). Embora não tenhamos observado uma fêmea para realizar a comparação, é possível perceber que não há diferença na espessura dos dedos do indivíduo, o que contribui para corroborar o fato de não haver inchaço na espécie. Histologicamente, a epiderme dos dedos do macho adulto tem espessura uniforme que não se afila (Fig. 66). A derme possui melanóforos distribuídos de maneira contínua abaixo da epiderme e acima das glândulas (Fig. 66). É possível, ainda, perceber que a vascularização do estrato

esponjoso é maior nas regiões pré- e pós-axial e que as fibras de colágeno são visíveis em sua matriz (Fig. 66).

Machos adultos possuem tipos glandulares distribuídos nas regiões dorsal, pré- e pósaxial dos dedos (Fig. 66). Observamos GGCs e GMCs em todos os dedos do macho e identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros na secreção das GGCs (Tabela 3). Já na secreção das GMCs, identificamos a presença de mucopolissacarídeos neutros e ácidos (Tabela 3). Não observamos nenhum tipo de GME neste espécime.

3.4. Morfologia da pele do dorso e do ventre

Ao analisar a pele do dorso do macho e da fêmea adultos de *Anomaloglossus stepheni*, encontramos uma epiderme composta por 2 a 3 camadas celulares e uma derme que aloja dois tipos glandulares (Fig. 67). A espessura da epiderme parece variar de acordo com a presença dos tipos glandulares, sendo mais fina nas regiões em que encontramos a presença de ductos ou de porções secretoras (Fig. 67). A derme possui melanóforos concentrados em regiões específicas podendo estar localizados mais próximos à epiderme logo acima dos tipos glandulares ou mais afastados da epiderme logo abaixo dos tipos glandulares (Fig. 67). Reconhecemos no estrato esponjoso da derme glândulas granulosas e mucosas comuns imersas em fibras de colágeno e próximas a vasos sanguíneos num estrato esponjoso mais fino do que o estrato compacto, que aloja fibras de colágeno mais densas (Fig. 67). Abaixo do estrato compacto, reconhecemos células adiposas de tamanho semelhante ou maior que o das glândulas próximas a fibras um pouco mais frouxas e a vasos sanguíneos (Fig. 67). De acordo com dados obtidos da literatura, a pele do dorso e do ventre dos demais gêneros possui o mesmo padrão que descrevemos para *Anomaloglossus*.

No geral, reconhecemos apenas GGCs e GMCs na pele dos *Anomaloglossus* e dos demais gêneros analisados na literatura muito semelhantes às encontradas nos dedos dos indivíduos tanto no macho como na fêmea. Encontramos diferenças entre as glândulas do dorso e as glândulas do dedo apenas em relação aos seus tamanhos, que são menores nos tipos glandulares dorsais (Fig. 67). Em ambos os sexos, a porção secretora das GGCs tem formato oval/alveolar e é maior do que a porção secretora das GMCs (Figs. 67C-D). A porção secretora das GMCs também tem formato oval/alveolar e, da mesma forma que nos dedos, pode ser formada por um epitélio mais baixo ou por um epitélio mais alto (Fig. 67). Segundo as afinidades histoquímicas das glândulas dos *Anomaloglossus* (Tabela 4), caracterizamos a secreção das GGCs com a presença de mucopolissacarídeos neutros e a secreção das GMCs com a presença de mucopolissacarídeos na variação na presença de mucopolissacarídeos formados na literatura para esses tipos glandulares

sejam escassos, observamos que a secreção das GGCs é positiva para mucopolissacarídeos neutros e ácidos e negativa para proteínas em *Ameerega* e é positiva para proteínas e esteróides em *Mannophryne*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Dendrobates* e *Oophaga*. Com exceção de uma breve descrição sobre a secreção das GMCs dos Phyllobates ser positiva para mucopolissacarídeos neutros, não obtivemos informações histoquímicas sobre a secreção das GMCs de nenhum outro gênero a partir da literatura.

3.5. Caracteres fenotípicos estabelecidos

Estabelecemos sete caracteres e seus respectivos estados de caráter referentes à morfologia externa e interna do dedo IV e os listamos a seguir.

0-3. INCHAÇO DO DEDO IV

Presente em machos reprodutivamente ativos, o inchaço do dedo IV é uma condição desconhecida para não-dendrobatóideos (GRANT *et al.*, 2006). O inchaço ocorre devido à presença de tipos glandulares na região e sua presença ou ausência é bastante discutida na sistemática do grupo (GRANT *et al.*, 2006; 2017). Detalhes sobre o histórico da estrutura são tratados na introdução e informações adicionais sobre sua morfologia interna serão tratadas nos resultados e na discussão deste trabalho.

0. OCORRÊNCIA EM MACHOS ADULTOS (Fig. 3): ausente = 0; presente = 1

1. EXPANSÃO LATERAL NOS MACHOS (Fig. 2A–C): apenas pré-axial = 0; pré- e pós-axial = 1.

Denominação de pré- e/ou pós-axial baseada na posição dos tipos glandulares em relação à grossura comum dos dedos (que pode geralmente ser observada nos demais dedos da mão), sendo possível visualizar que o inchaço se estende para essas regiões quando o dedo encontra-se em vista ventral.

2. EXTENSÃO DISTAL NOS MACHOS (Figs. 2D e 3B–C): metacarpal = 0; falangeal = 1; se estendendo do punho para todo o dedo = 2.

Por não haver evidências sobre a ordem de transformação dos estados, os consideramos como não aditivos. Denominação de metacarpal ou falangeal baseada na posição dos tipos glandulares encontrados em relação ao tubérculo subarticular proximal do dedo IV. Quando a concentração glandular encontra-se proximal ao tubérculo o inchaço é denominado metacarpal e quando a concentração glandular encontra-se distal ao tubérculo o inchaço é denominado falangeal.

3. VARIAÇÃO DA DILATAÇÃO NOS MACHOS (Fig. 68): inchaço fraco = 0; inchaço forte = 1.

Assumimos que o grau do inchaço é determinado pela presença, quantidade e tamanho dos tipos glandulares na região. A variação da dilatação independe do tipo de expansão e de extensão do inchaço e depende apenas da morfologia glandular da região. Mesmo havendo variação intraespecífica, um inchaço considerado forte com conspicuidade menor sempre foi mais evidente do que um inchaço considerado fraco com conspicuidade maior.

4-6. GLÂNDULA MUCOSA ESPECIALIZADA

De acordo com nossos dados histológicos, classificamos três tipos de glândulas mucosas especializadas encontradas no inchaço do dedo IV dos dendrobatídeos. Por não haver informações ontogenéticas sobre os tipos glandulares, consideramos que cada um deles é equivalente a um caráter. Detalhes sobre a morfologia dos tipos glandulares foram explorados nos resultados e suas possíveis funções serão explorados na discussão a seguir.

4. TIPO I (Fig. 32A): ausente = 0; presente = 1

5. TIPO II (Fig. 32B): ausente = 0; presente = 1

6. TIPO III (Fig. 32C): ausente = 0; presente = 1

3.6. Reconstrução dos estados ancestrais

Para os caracteres referentes ao inchaço do dedo IV, reconhecemos que sua presença é o estado ancestral e consiste em uma sinapomorfia para os Dendrobatoidea (Fig. 69A). Ao longo da filogenia, há a perda do inchaço nas espécies já descritas sem ele (*M. olmonae, H. pulchellus P. vittatus* e *A. opisthomelas*). O estado ancestral para a expansão lateral do inchaço é o pré- e pós-axial, compondo mais uma sinapomorfia para o clado composto por *Al. trilineatus* e *Al. insperatus* e para o clado composto pelos *Epipedobates* e *Silverstoneia* dos Colostethinae analisados. Dentre os demais Colostethinae analisados, observamos que o estado pré-axial é uma autapomorfia para *C. pratti* e uma sinapomorfia para o clado composto por *Am.hahneli* e *Am. petersi* (Fig. 69B). Em relação à extensão distal do inchaço, encontramos que o inchaço falangeal consiste no estado ancestral e pode ser considerado como mais uma sinapomorfia dos dendrobatóideos (Fig. 69C). A determinação do estado ancestral para o inchaço metacarpal dos *Hyloxalus* é ambígua e, portanto, não é possível determinar se este caráter é sinapomorfia do gênero havendo reversão em *H. jacobuspetersi* ou se surgiu independentemente em *H. anthracinus* e *H. nexipus* (ambos totalizando 2 passos na árvore filogenética). O inchaço se

estendendo do punho para todo o dedo é uma autapomorfia de *An. stepheni*. Por fim, o estado ancestral que compõe mais uma sinapomorfia para os Dendrobatoidea referente à variação da dilatação do caráter é o inchaço forte (Fig. 69D). Observamos que o inchaço fraco é uma sinapomorfia de *Aromobates* e surgiu independentemente em *Al. insperatus*, *C. pratti* e no clado composto por *Am. petersi* e *Am. hahneli*. Nos *Hyloxalus* há novamente ambiguidade do caráter e, portanto, não podemos afirmar se o inchaço fraco é uma sinapomorfia do gênero, havendo reversão em *H. jacobuspetersi* ou se o caráter surgiu independentemente em *H.anthracinus* e *H. nexipus* (ambos totalizando 2 passos na árvore filogenética).

Em relação às glândulas mucosas especializadas que encontramos na região do inchaço, nossa hipótese filogenética nos permitiu concluir que a presença das GMEs de tipo I constitui o caráter ancestral e é uma sinapomorfia para Dendrobatoidea (Fig. 70A). Observamos a perda desse tipo glandular apenas em *C. pratti*, em que há presença do inchaço sem nenhuma glândula especializada na região. Já a determinação do estado ancestral para as GMEs de tipo II é ambígua e, portanto, não é possível determinar se sua ausência ou presença pode ser considerada uma sinapomorfia para a superfamília (Fig. 70B). Segundo a filogenia, a presença de GMEs de tipo II é uma sinapomorfia para os Dendrobatidae, havendo reversão do caráter em *S. erasmios* e em *C. pratti*. Por fim, a ausência das GMEs de tipo III é o caráter ancestral e pode ser considerada uma sinapomorfia para os dendrobatóideos (Fig. 70C). Por estarem presentes apenas em *An. stepheni* as consideramos como uma autapomorfia da espécie.

DISCUSSÃO

4.1. Morfologia externa e interna

Dentre os cinco tipos glandulares que descrevemos, encontramos a presença de glândulas granulosas comuns (GGCs) e de glândulas mucosas comuns (GMCs) em todos os machos e fêmeas adultos e juvenis analisados. Já as glândulas mucosas especializadas (GMEs) de tipos I, II e III estão presentes apenas nos machos adultos que possuem o inchaço do dedo IV, podendo estar restritas à região do inchaço ou presentes nos dedos II, III e/ou V de acordo com a variação intra- e interespecífica observada. Na pele do dorso e do ventre dos Dendrobatoidea observamos as mesmas GGCs e GMCs dos dedos de machos e fêmeas adultos e juvenis. BRIZZI *et al.* (2001; 2003) definem glândulas comuns como aquelas que se distribuem ampla- e aleatoriamente ao longo de todo o corpo do animal e glândulas especializadas como aquelas que ocorrem em regiões limitadas da pele e possuem porções secretoras grandes e alongados muito próximos uns dos outros. Nossas observações em relação à presença dos tipos glandulares descritos justifica a classificação desses em "comuns" e "especializados" uma vez que o primeiro grupo está

amplamente distribuído em todos os indivíduos que compõe nossa análise e o segundo grupo está restrito aos dedos dos machos adultos que possuem o inchaço.

Observamos nos machos adultos que possuem o inchaço a presença obrigatória de GGCs, GMCs e GMEs de tipo I enquanto a presença de GMEs de tipos II ou III varia de acordo com o gênero ou a espécie. Todos os tipos glandulares presentes no dedo IV e, em alguns casos, nos demais dedos, estão hipertrofiados e justificam a denominação do caráter como "inchado" (THOMAS *et al.*, 1993; BRIZZI *et al.*, 2001, 2003; DUELLMAN & TRUEB, 1986; GRANT *et al.*, 2006, 2017). Por estarem mais condensados em certas regiões do dedo, podemos afirmar que a presença, o tamanho e o posicionamento desses tipos glandulares compõem a morfologia externa referente à expansão lateral, extensão distal e variação da dilatação que observamos em cada espécie. Embora o padrão descrito se adeque à maioria dos indivíduos de nossa análise, encontramos um resultado histológico contraditório no macho adulto de *Colostethus pratti*. Documentamos o inchaço do dedo IV externamente nesta espécie, mas sua análise histológica mostrou apenas a presença de GGCs e GMCs da mesma forma que observamos nas demais fêmeas adultas, machos sem o inchaço e juvenis. Não encontramos nenhum tipo de GME em qualquer um dos dedos desse indivíduo e observamos apenas uma matriz volumosa em sua derme, que deve ser a responsável pelo inchaço.

4.2. Tipos glandulares em Dendrobatoidea e outros anuros

Nos anuros, GGCs e GMCs podem estar intercaladas entre si nas regiões ventral e dorsal e sua distribuição ao longo do epitélio é uniforme (NEUWIRTH *et al.*, 1979; DELFINO *et al.*, 2010; PRATES *et al.*, 2012; MORENO-GÓMEZ *et al.*, 2014; GRANT *et al.*, 2017). Observamos que a distribuição desses tipos glandulares na pele do dorso e do ventre dos dendrobatóideos é muito semelhante ao que consta na literatura, no entanto observamos também que a presença de GMEs influencia sua distribuição nos dedos. Em adultos que não possuem o inchaço e juvenis, GGCs e GMCs encontram-se nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo, havendo uma predominância de GMCs. Já nos machos adultos que possuem o inchaço, observamos também que, na presença de GMEs havendo uma predominância de GGCs. Observamos também que, na presença de GMEs, as GMCs encontram-se principalmente na região ventral do dedo (ver 3.2). As GGCs dos Dendrobatoidea se diferenciam das dos demais anuros tanto em relação à histoquímica da sua secreção como em relação à morfologia dos seus grânulos (FELSEMBURGH *et al.*, 2007; JARED *et al.*, 2009; FERRARO *et al.*, 2011; PRATES *et al.*, 2012; MAILHO-FONTANA *et al.*, 2017). Encontramos grânulos largos e de tamanhos variados preenchendo o lúmen das glândulas granulosas dos espécimes analisados da mesma forma que NEUWIRTH *et al.* (1979),

DELFINO *et al.* (2010), PRATES *et al.* (2012) e GRANT *et al.* (2017) observaram. Além disso, algumas espécies possuem secreção exclusivamente composta por mucosubstâncias ou por proteínas e outras possuem secreção com conteúdo mucoproteico, o que as torna diferentes da maioria das GGCs já conhecidas cuja secreção é geralmente composta apenas por conteúdo proteico (NEUWIRTH *et al.*, 1979; THOMAS *et al.*, 1993; TOLEDO & JARED, 1995; BRIZZI *et al.*, 2001; 2002; 2003; PRATES *et al.*, 2012).

As GMCs dos dendrobatóideos também se diferenciam das dos demais anuros uma vez que observamos variação na altura de seu epitélio secretor e na histoquímica de sua secreção. Em Dendrobatoidea, GMCs podem ter células cúbicas ou achatadas em sua porção secretora, sendo o arranjo cúbico o mais observado. GMCs que possuem epitélio secretor mais alto são maiores em tamanho e estão em maior quantidade se comparadas com as de epitélio mais baixo. Observamos ainda que as GMCs com epitélio baixo não têm afinidade para nenhum corante e que as GMCs com epitélio alto têm afinidade para o Ácido Periódico em reativo de Schiff (PAS) e para o Azul de Alcian (AA) e, em alguns casos, para o Amarelo Naftol e para o Azul de Bromofenol (AN/AB). MILLS & PRUM (1984) encontraram variação nos grânulos de secreção armazenados no epitélio dos adenômeros de GMCs e as distinguiram em glândulas mucosas e seromucosas, reconhecendo que seria possível que ambas fossem GMCs em diferentes fases de desenvolvimento. Outros autores encontraram esse mesmo tipo de variação, mas classificaram todas as glândulas como GMCs em fases de desenvolvimento distintas (ELS & HENNEBERG, 1990; MORENO-GÓMEZ et al., 2014). As diferenças na altura do epitélio secretor podem ocorrer devido às fases biossintéticas em que as glândulas se encontram (BRIZZI et al., 2003), dessa forma, é provável que os Dendrobatoidea possuam GMCs em fases biossintéticas distintas, o que justifica as diferenças observadas na composição da secreção glandular e na altura do epitélio secretor. Assim, GMCs de epitélio baixo devem corresponder a uma fase inicial de desenvolvimento em que não há produção de compostos em sua secreção enquanto GMCs de epitélio alto devem corresponder à fase em que estão biossinteticamente maduras e produzem a secreção "típica" desse tipo glandular. A composição da secreção das GMCs é semelhante à composição da secreção das glândulas mucosas dos demais anuros (THOMAS et al., 1993; TOLEDO & JARED, 1995; BRIZZI et al., 2001; 2002; 2003; MORENO-GÓMEZ et al., 2014). No entanto, encontramos a presença inesperada de um conteúdo proteico apenas na secreção dos dedos de alguns indivíduos, o que tornou a histoquímica das GMCs presentes nas mãos única em certas espécies.

As GMEs de tipo I, embora semelhantes morfologicamente, são diferentes de todas as glândulas cutâneas sexualmente dimórficas (GCSDs) já descritas para os anuros (THOMAS *et al.*,

1993; BRIZZI et al., 2003; SIEGEL et al., 2008; LUNA et al., 2012; BRUNETTI et al., 2012; 2015). Este tipo glandular parece ser exclusivo dos Dendrobatoidea e está presente em todos os machos adultos de todos os gêneros em que o inchaço é identificado externamente com exceção de C. pratti. As células do epitélio secretor das GMEs de tipo I podem responder histoquimicamente de duas maneiras: produzem um único tipo de secreção ou produzem secreções compostas. Glândulas cujas células secretoras produzem apenas um tipo de secreção possuem uma mescla de células em seu adenômero, cada uma responsável por produzir um tipo de secreção com afinidade histoquímica restrita. Já as glândulas cujas células secretoras produzem mais de um produto possuem um adenômero composto por tipos celulares homogêneos responsáveis pela produção de secreções compostas com afinidade histoquímica mais ampla. Em ambos os casos, encontramos células coradas mais fortemente do que outras, um indicativo de que deve haver revezamento entre as células de um mesmo adenômero na liberação da secreção glandular. Assim, podemos encontrar em uma mesma glândula células secretoras "cheias" e "vazias" de acordo com a presença ou ausência de secreção armazenada. Nos Caudata e em alguns anuros, glândulas que secretam substâncias proteicas e, ao mesmo tempo, mucosubstâncias são denominadas "glândulas mistas", havendo uma compartimentalização dessa em uma parte granulosa e uma parte mucosa (SEKI et al., 1995; STAUB & PALADIN, 1997; BRIZZI et al., 2001; 2002). Embora tenhamos encontrado que as GMEs de tipo I secretam proteínas e mucosubstâncias, a morfologia glandular é totalmente homogênea, não havendo a mesma compartimentalização presente nas glândulas mistas. Por esse motivo, consideramos que seria errôneo classificar as GMEs de tipo I como "mistas" e decidimos mantê-las como GCSDs sem associar seu nome a esses tipos glandulares.

Dentre as glândulas que caracterizamos neste estudo, as GMEs de tipo II são as que mais se assemelham às GCSDs já descritas para diversos grupos de anuros tanto mofológica- como histoquimicamente (THOMAS *et al.*, 1993; BRIZZI *et al.*, 2003; SIEGEL *et al.*, 2008; LUNA *et al.*, 2012; BRUNETTI *et al.*, 2012; 2015). Sua existência não é apenas restrita ao dedo IV dos machos adultos que possuem o inchaço, mas também à família Dendrobatidae, sendo observada em algumas espécies dos gêneros *Colostethus, Epipedobates, Silverstoneia* e *Hyloxalus*. Já as GMEs de tipo III estão restritas a uma espécie do gênero *Anomaloglossus* na família Aromobatidae e sua morfologia difere ligeiramente da morfologia das GCSDs já descritas. É comum que GCSDs estejam sozinhas ou intercaladas com GGCs e/ou GMCs em regiões específicas do corpo do macho adulto, mas nunca se observou qualquer tipo de padrão na distribuição glandular dessas regiões (THOMAS *et al.*, 1993; BRIZZI *et al.*, 2003; LUNA *et al.*, 2012; BRUNETTI *et al.*, 2012; 2015). Diferente das GMEs de tipo II, vemos as GMEs de tipo III nos dedos III e IV do macho

adulto do *An. stepheni*, o que faz com que a região especializada não esteja restrita do inchaço. Além disso, percebemos tanto no dedo III como no dedo IV um arranjo distal-proximal de todos os tipos glandulares ali presentes não encontrado em nenhuma outra espécie, que pode estar relacionado à função biológica do inchaço.

A distinção entre as GMEs de tipo I e as GMEs de tipo II ou III é difícil em algumas espécies de Dendrobatidae uma vez que há semelhanças morfológicas entre os tipos glandulares. O mesmo é observado para a distinção entre as GMEs de tipo II e III. A histoquímica desses tipos glandulares é o principal fator que torna possível a diferenciação entre eles: GMEs de tipo I se diferenciam das de tipo II principalmente em relação à força da coloração para mucopolissacarídeos neutros (sendo as de tipo II fortemente positivas) e GMEs de tipo II se diferenciam das de tipo III principalmente em relação ao conteúdo de sua secreção (sendo as de tipo III produtoras de um conteúdo exclusivamente proteico). Dessa forma, nos baseamos em informações histoquímicas na classificação dos tipos glandulares embora uma observação minuciosa em microscopia de luz nos permita diferenciá-las uma das outras por detalhes morfológicos (e.g. formato e posicionamento das porções secretoras, diferença entre os grânulos). Estudos ultraestruturais por microscopia eletrônica de transmissão (MET) e ontogenéticos são necessários para que possamos confirmar se os três tipos glandulares são realmente diferentes entre si. Para que sejam de fato classificadas como GMEs de tipos I, II e III e não como um único tipo glandular em fases biossintéticas e/ou de desenvolvimento distintas, é necessário que não encontremos formas intermediárias entre as glândulas ao longo do dedo na MET (e.g. DELFINO et al., 1998). Assim, a observação da ausência de formas intermediárias entre os três tipos glandulares na análise ultraestrutural nos ajudaria a comparar as glândulas e confirmar a existência ou não delas. Da mesma forma, uma análise ontogenética completa nos permitiria identificar os tipos glandulares presentes nas diferentes fases de vida de um indivíduo e acompanhar o seu desenvolvimento.

4.3. Macroglândulas e estruturas semelhantes ao inchaço

Duas estruturas presentes em alguns Dendrobatoidea poderiam ter algum tipo de relação com os tipos glandulares do inchaço do dedo IV: a almofada carpal de machos adultos de *Allobates undulatus* (MYERS & DONNELLY, 2001; GRANT *et al.*, 2006: 68, caráter 22) e a glândula negra do braço de machos adultos de algumas espécies de *Hyloxalus* (GRANT & CASTRO-HERRERA, 1998; GRANT *et al.*, 2006: 69, caráter 27). A almofada carpal consiste em um espessamento da epiderme localizado acima do punho dos machos de *Al. undulatus* e pouco desenvolvido nas fêmeas (MYERS & DONNELLY, 2001: 27, fig. 18; GRANT *et al.*, 2006: 70, fig.

29). Já a glândula negra do braço consiste em uma região da pele de cor escura que varia em espessura e está localizado nas superfícies ventral e medial da extremidade distal do braço, podendo se estender para a superfície interior do antebraço do macho adulto de alguns *Hyloxalus* (GRANT & CASTRO-HERRERA, 1998; GRANT *et al.*, 2006). Assim como o inchaço do dedo IV, a glândula negra do braço está ausente nas fêmeas e nos juvenis, o que fez GRANT & CASTRO-HERRERA (1998) sugerirem que as estruturas sejam análogas. Embora sejam utilizadas nas descrições e comparações taxonômicas dos grupos, estudos histológicos da almofada carpal e da glândula do braço ainda não foram realizados. Tais estudos nos permitiria observar se as estruturas são glandulares ou não e se os tipos glandulares presentes são correspondentes aos que encontramos no inchaço do dedo IV. Por meio desses estudos poderíamos ainda verificar a hipótese de GRANT & CASTRO-HERRERA (1998) sobre a analogia das estruturas e, no caso de haver GMEs, identificar similaridades com as GMEs de tipos I, II e III que descrevemos.

Outra estrutura que podemos comparar com o inchaço do dedo IV é o calo nupcial presente em diversas ordens de anuros (NOBLE, 1931; DUELLMAN & TRUEB, 1986; EPSTEIN & BLACKBURN, 1996; LUNA et al., 2012). Considerados caracteres sexuais secundários, os calos nupciais encontram-se tipicamente no dedo II de machos adultos e consistem em um espessamento da epiderme e da derme desse dedo (NOBLE, 1931; LUNA et al., 2012). A estrutura pode permanecer ao longo de toda a vida do macho, assim como o inchaço, ou estar presente apenas em seu período reprodutivo (EPSTEIN & BLACKBURN, 1996; LUNA et al., 2012). Assim como notamos variação da morfologia externa do inchaço, há diferenças entre a morfologia externa dos calos nupciais nas espécies que o possuem: sua epiderme pode ser mais grossa, queratinizada e possuir uma coloração escura ou pode ser simples e não apresentar nenhuma modificação muito evidente (LUNA et al., 2012). Independente da morfologia externa do calo nupcial, análises histoquímicas mostram a presença de GCSDs alveolares que podem ou não estar em hipertrofia formando protrusões externas na pele (FUJIKURA et al., 1988; BRIZZI et al., 2002; LUNA et al., 2012). De forma semelhante às glândulas do inchaço, as GCSDs dos calos nupciais são também GMEs que produzem secreções compostas por mucossubstâncias ácidas ou neutras e proteínas (THOMAS et al., 1993; BRIZZI et al., 2001; 2003; LUNA et al., 2012).

4.4. Ontogenia glandular

O desenvolvimento de GCSDs está diretamente relacionado à ação de hormônios sexuais como a testosterona e o estradiol (IWASAWA & KOBAYASHI, 1974; THOMAS *et al.*, 1993; THOMAS & LICHT, 1993; HOUCK & SEVER, 1994; LYNCH & BLACKBURN, 1995; HARVEY & PROPPER, 1997; BRIZZI *et al.*, 2003; SEVER & STAUB, 2011). Testes em fêmeas, juvenis e machos castrados

mostram que a maturação e o crescimento das glândulas sexualmente dimórficas ocorrem com a administração de hormônios sexuais (IWASAWA & KOBAYASHI, 1974; THOMAS *et al.*, 1993; THOMAS & LICHT, 1993; HOUCK & SEVER, 1994; LYNCH & BLACKBURN, 1995; HARVEY & PROPPER, 1997). Independente de estarem presentes ao longo de toda a vida do macho adulto ou apenas durante sua época reprodutiva, os calos nupciais ficam mais conspícuos no momento em que a ação dos hormônios gonadotrópicos é mais intensa (HOUCK & SEVER, 1994; LUNA *et al.*, 2012; WILLAERT *et al.*, 2013). O mesmo tipo de observação foi feita para as glândulas negras do braço dos *Hyloxalus* em que a conspicuidade da estrutura é associada à maturidade sexual dos machos (GRANT & CASTRO-HERRERA, 1998). Épocas não reprodutivas estão, portanto, relacionadas aos momentos da vida do macho em que tipos glandulares como os dos calos nupciais possuem tamanho e atividade reduzidos (HOUCK & SEVER, 1994).

A ausência do inchaço e das GMEs de tipos I, II e III em quaisquer regiões da pele das fêmeas adultas e dos juvenis são um indicativo de que o desenvolvimento desses tipos glandulares também ocorre por controle hormonal. Os tipos glandulares devem se desenvolver quando o indivíduo alcança sua maturidade sexual, havendo dois cenários possíveis: (1) o controle hormonal permite a diferenciação da GME a partir de uma GMC pré-existente ou (2) o controle hormonal permite uma origem independente para cada tipo glandular especializado (e.g. BRUNETTI et al., 2012). Nas espécies em que analisamos mais de um macho adulto, percebemos variação intraespecífica na conspicuidade do inchaço, havendo uma relação entre a quantidade e o tamanho das GMEs e a variação da dilatação do caráter. Considerando a ação dos hormônios gonadotrópicos e a variação intraespecífica do inchaço, podemos criar a hipótese de que machos com o inchaço mais conspícuo devem estar em seu pico reprodutivo, possuindo GMEs maiores e mais desenvolvidas enquanto machos com o inchaço menos conspícuo estão em outra fase de vida, possuindo GMEs menores e menos desenvolvidas. Devemos considerar ainda que o inchaço está presente ao longo de toda a vida adulta do macho e, consequentemente, as GMEs também. Dessa forma, variações no tamanho das glândulas e na conspicuidade do inchaço devem ocorrer de acordo com a época reprodutiva em que o macho se encontra. Estudos ontogenéticos e estudos envolvendo a ação de hormônios gonadotrópicos em fêmeas e juvenis podem nos ajudar a sanar dúvidas em relação à origem, ao desenvolvimento e à maturação das GMEs descritas. Além disso, estudos que envolvam a ação dos mesmos hormônios em machos que já possuem o inchaço nos permitiria testar a relação entre a conspicuidade da estrutura e a época reprodutiva em que o macho se encontra.

Considerando a atuação dos hormônios gonadotrópicos no desenvolvimento e na conspicuidade das GCSDs (HOUCK & SEVER, 1994; SEVER & STAUB, 2011), podemos hipotetizar

que o macho de *C. pratti* analisado não estava em sua época reprodutiva e, por esse motivo, não encontramos as GMEs de tipos I, II ou III em sua derme. No entanto, se o inchaço e, consequentemente, os tipos glandulares presentes nele estão presentes ao longo de toda a vida adulta dos machos, deveríamos encontrar no espécime GMEs em quantidade e tamanho reduzidos assim como encontramos nas espécies com variação intraespecífica na conspicuidade do caráter. Caso o macho em questão tenha acabado de atingir sua maturidade sexual, é possível que os hormônios gonadotrópicos ainda não tenham atuado suficientemente para que as GMEs se desenvolvessem, havendo apenas o aparecimento externo do inchaço. Se GMEs de tipos I, II e/ou III forem encontradas nos estudos histológicos dos outros machos desta espécie, poderíamos associar a ausência das glândulas especializadas nesse macho ao controle hormonal e à maturidade sexual do indivíduo. Caso os demais machos não possuam nenhum GME devemos associar a presença do inchaço a algum outro fator, sem descartar a possibilidade da ação hormonal em outra estrutura que não as glândulas. É provável que as hipóteses filogenéticas envolvendo esta espécie sejam mais complexas nos *Colostethus* do que nos demais gêneros se o segundo cenário se mostrar verdadeiro.

4.5. Tipos glandulares e suas funções

Sabemos que as GGCs de alguns dendrobatóideos têm a função de produzir toxinas utilizas na proteção contra predadores (TOLEDO & JARED, 1995). Espécies que não produzem toxinas possuem glândulas granulosas capazes de produzir secreções proteicas responsáveis por outras funções presumivelmente referentes à fisiologia do indivíduo (BRIZZI et al., 2003). Em nossas análises, encontramos GGCs com secreção exclusivamente composta por mucosubstâncias ou proteínas e GGCs com secreção de conteúdo mucoproteico. Embora não possamos dizer qual a função desses tipos glandulares para as espécies que não possuem venenos associados à defesa química, podemos assumir que sua função deve ser bastante semelhante às dos demais anuros considerados "não-venenosos" pelo menos motivo e que, na região do inchaço, poderiam auxiliar na composição final da secreção eliminada pelas glândulas ali presentes. Já a secreção das GMCs é composta por uma substância heterogênea responsável pela manutenção da umidade da epiderme dos anuros (ELS & HENNEBERG, 1990; MORENO-GÓMEZ et al., 2014). Por haver semelhanças histoquímicas entre as GMCs da maioria dos Dendrobatoidea e as GMCs dos demais anuros e por encontrarmos essas glândulas predominantemente na região ventral no inchaço, podemos assumir que a secreção das GMCs dos dendrobatídeos é também heterogênea, com a função principal de manter a umidade da epiderme. A presença de um conteúdo proteico e de GMCs próximas às glândulas especializadas nos permite ainda presumir

que esse tipo glandular, assim como as GGCs, deve complementar a secreção eliminada pelas glândulas do inchaço, exercendo algum papel fisiológico ainda desconhecido.

Sabemos que as GCSDs estão geralmente associadas à reprodução dos anuros (THOMAS et al., 1993; BRIZZI et al., 2001; 2003; BRUNETTI et al., 2012; 2015). Glândulas adesivas, por exemplo, produzem secreções com a função de manter o macho grudado no dorso da fêmea durante o amplexo (SIEGEL et al., 2008). Já as glândulas hedônicas dos Caudata e as glândulas dos calos nupciais dos anuros, ambas presentes em machos adultos, produzem secreções envolvidas na corte desses animais. Glândulas hedônicas são GMEs que produzem secreções mucoproteicas e peptídicas (SEVER, 1989; THOMAS et al., 1993; HOUCK & SEVER, 1994; HOUCK, 2009), compondo feromônios que são transmitidos para as fêmeas durante a comunicação tátil (HOUCK & SEVER, 1994; WELLS, 2007; HOUCK, 2009). Glândulas dos calos nupciais são também GMEs que produzem secreções compostas por mucosubstâncias ácidas ou neutras e proteínas (THOMAS et al., 1993; BRIZZI et al., 2001; 2003; LUNA et al., 2012). Acreditava-se que essas secreções aumentavam a capacidade do macho de segurar a fêmea durante o amplexo de forma semelhante às glândulas adesivas (DUELLMAN & TRUEB, 1986; Brizzi et al., 2003). No entanto, estudos recentes mostram que essas glândulas sintetizam feromônios semelhantes aos dos Caudata e os transmitem à corrente sanguínea das fêmeas durante o amplexo (WILLAERT et al., 2013). Ao diferirem morfologica e histoquimicamente das demais glândulas cutâneas encontradas nos anfíbios, GCSDs podem ter como função o envio de sinais químicos importantes para a comunicação entre coespecíficos (BRIZZI et al., 2001).

Nossas análises histoquímicas mostram que, no geral, as GMEs de tipo I e II produzem mucossubstâncias e mucoproteínas e que as GMEs de tipo III produzem apenas proteínas. Embora essas análises não nos permita delimitar os compostos exatos da secreção glandular e, por esse motivo, não possamos saber qual a função das GMEs de tipo I, II e III, a presença dessas substâncias somada ao fato dessas glândulas serem GCSDs nos permite associá-las à produção de feromônios e a um possível papel reprodutivo. A superfamília Dendrobatoidea é a única em que se observa o amplexo cefálico, caráter que surgiu independentemente em alguns gêneros do grupo (GRANT *et al.*, 2006). Das espécies descritas com a presença do inchaço no dedo IV, não se conhece nenhuma que não faça o amplexo cefálico (GRANT *et al.*, 2017). Imagens e descrições deste tipo de amplexo nos permite observar que a superfície dorsal da mão do macho fica em contato com as laterais da região do mento da fêmea durante todo o processo (GRANT *et al.*, 2006; 2017; WELLS, 2007; MONTANARIN *et al.*, 2011). GRANT *et al.* (2017) presumem que o amplexo cefálico possibilita a transferência dos feromônios produzidos nas glândulas que compõem o inchaço para a pele das fêmeas. Considerando o contato que ocorre

durante o amplexo, podemos assumir que os feromônios e outras substâncias produzidas pelas GMEs de tipos I, II e III são passados do macho para a fêmea, sendo um tipo de estímulo químico que ocorre durante a reprodução de indivíduos da superfamília.

Comportamentos reprodutivos que envolvem a combinação de estímulos táteis e químicos são muito comuns nos Caudata (DUELLMAN & TRUEB, 1986; WELLS, 2007) e também conhecidos para alguns anuros (HADDAD & SAWAYA, 2000; BOURNE *et al.*, 2001; HARTMANN *et al.*, 2004). Tais estímulos são realizados por machos e fêmeas durante a corte e, no geral, têm o propósito de avaliar a condição reprodutiva do parceiro, estimular a ovulação da fêmea e/ou guiá-la até o sítio de oviposição (HADDAD & SAWAYA, 2000; HARTMANN *et al.*, 2004). Estudos histológicos da pele do mento das fêmeas nos permitiria analisar se há algum tipo de alteração na região (*e.g.* aumento da vascularização, diminuição da espessura da epiderme) que poderia estar associada ao amplexo cefálico e ao seu contato com o dedo IV do macho. Tal estudo nos permitiria testar a hipótese de que a abrasão entre o inchaço e a região do mento facilita a entrega de feromônios do macho para a fêmea assim como ocorre nas glândulas do calo nupcial e nas glândulas hedônicas (WILLAERT *et al.*, 2013). Além disso, estudos focados em decifrar os compostos produzidos na secreção de cada tipo glandular trariam um entendimento melhor da funcionalidade das GMEs aqui descritas assim como seu papel na reprodução dos dendrobatídeos.

4.6. Evolução de caracteres

A hipótese filogenética mais recente de Dendrobatoidea (GRANT *et al.*, 2017), suporta uma série complexa de ganhos, perdas e novos ganhos para o inchaço do dedo IV. GRANT *et al.* (2017) sugerem que duas possíveis explicações para tanta variação seriam o provável controle hormonal da expressão do caráter e a dificuldade apontada por diversos autores em codificá-lo. Os autores ainda afirmam que observações detalhadas da estrutura resultariam no refinamento da hipótese de homologia do inchaço. Nossos estudos da morfologia externa do inchaço e observações referentes à presença de inchaços mais fracos em espécies cuja descrição reporta a ausência do caráter nos mostra que sua codificação é realmente complexa, representando um verdadeiro obstáculo para as análises sistemáticas. A espécie *An. tamacuarensis*, por exemplo, é descrita com a ausência do inchaço, porém seus autores dizem que a base do dedo IV evemente inchada (MYERS & DONNELLY, 1997; Tabela 1). Esta "base do dedo IV levemente inchada" é equivalente à nossa classificação da extensão do inchaço como metacarpal fraco, observada em espécies cuja descrição inicial indica a ausência do caráter. Uma vez que dividimos as informações sobre a morfologia do inchaço em três novos caracteres (expansão

lateral, extensão distal e variação da dilatação) e posicionamos as mãos de machos e fêmeas lado-a-lado durante a análise, obtivemos maior êxito na codificação do inchaço do dedo IV. Além disso, nossas informações histológicas mostraram que todas as espécies que apresentam esse tipo inchaço mais leve e difícil de ser codificado possuíam pelo menos um tipo de glândulas especializadas. Como descobrimos que a presença dessas glândulas está de fato relacionada com a presença do inchaço, é possível que a análise do inchaço seja mais criteriosa em relação à variação da sua dilatação. Dessa forma, a morfologia externa das mãos de todas as espécies já descritas de Dendrobatoidea deve ser revisada e nossa matriz de caracteres deve ser utilizada para que as informações taxonômicas sobre o inchaço sejam refinadas.

Nossas análises histológicas nos ajudaram a compreender a morfologia interna do inchaço assim como GRANT et al. (2017) previram (e.g. glândulas especializadas estão presentes no inchaço independente do grau da sua dilatação). Além disso, pudemos examinar a distribuição do inchaço e das GMEs de tipos I, II e III na taxonomia do grupo. Por meio de uma análise mais criteriosa em relação à morfologia externa do inchaço, encontramos que o caráter em questão é uma sinapomorfia de Dendrobatoidea. Dentre as glândulas especializadas que descrevemos, observamos que GMEs de tipo I encontram-se presentes em todos os machos que possuem o inchaço, com exceção de C. pratti, um indicativo de que a presença deste tipo glandular está atrelada à presença do inchaço. Nossa otimização do caráter mostrou que a presença desse tipo glandular pode ser considerada uma sinapomorfia para a superfamília assim como a presenca do inchaço. Embora sua presença também esteja atrelada à presença do inchaço, apenas alguns gêneros de dendrobatóideos possuem GMEs de tipo II. Nossa otimização para a presença desse segundo tipo glandular mostrou que sua presença pode ser considerada com uma sinapomorfia da família Dendrobatidae. Ainda assim, a hipótese filogenética para o estado ancestral se mostrou ambígua e não podemos afirmar nada sobre o caráter para a base de Dendrobatoidea. Já a presença das GMEs de tipo III é um caráter exclusivo de An. stepheni, sendo uma autapomorfia da espécie. Não encontramos nenhuma informação relevante para a hipótese da filogenia dos Dendrobatoidea em relação a esse tipo glandular uma vez que analisamos apenas uma espécie desse gênero. Estudos com outras espécies do mesmo gênero nos permitiria concluir se esse tipo glandular está presente nos demais Anomaloglossus ou não e nos daria informações taxonômicas relevantes.

Embora as informações obtidas neste estudo sejam valiosas para a taxonomia dos Dendrobatoidea, nossas sinapomorfias deverão ser severamente testadas aumentando-se a amostragem taxonômica interna e externa. Conforme observamos, diversas espécies em que a presença do inchaço não foi reportada em descrições prévias possuem o caráter quando seu exame é mais criterioso. Estudos aprofundados da morfologia externa e interna do inchaço do dedo IV nos demais dendrobatídeos são necessários para que se possa fazer uma análise taxonômica abrangente que contemple toda a superfamília. Além disso, embora não haja informações sobre a presença do inchaço do dedo IV fora de Dendrobatoidea e não tenhamos observado sua presença na morfologia externa de outras famílias, não podemos garantir que os tipos glandulares que descrevemos são exclusivos dos dendrobatídeos até que estudos histológicos sejam realizados. Assim, é necessário também realizar a análise histológica das mãos de grupos externos filogeneticamente mais próximos da superfamília (*e.g.* Hylodidae, Cycloramphidae e Bufonidae).

4.7. Considerações finais

Nossa descoberta dos diferentes tipos de GMEs presentes no inchaço do dedo IV dos dendrobatóideos, assim como nossos dados referentes à morfologia e à histologia delas, oferece um panorama inicial para a compreensão da função do inchaço e de sua relevância taxonômica. Embora informações sobre a bioquímica das secreções produzidas ainda sejam necessárias, é razoável pressupor que, devido à região em que as glândulas ocorrem e ao que conhecemos sobre a superfamília, as GCSDs que descrevemos estão diretamente relacionadas ao comportamento reprodutivo destes indivíduos. A ocorrência do contato físico entre o inchaço e a pele da fêmea é um indicativo de que há comunicação química entre machos e fêmeas durante a corte. Sabemos, portanto, que pelo menos duas modalidades diferentes de sinais são utilizadas durante o comportamento reprodutivo de Dendrobatoidea: acústicos e químicos. Informações detalhadas sobre a biologia reprodutiva de cada espécie que possui o inchaço nos permitiria investigar se existem outras modalidades de sinais envolvidas na corte além das que já conhecemos, como por exemplo o estímulo tátil. Seria possível ainda conduzir estudos sobre a interação desses sinais e suas consequências na escolha da fêmea e no sucesso reprodutivo dos machos. Além disso, informações taxonômicas sobre a morfologia do inchaço e a presença das GMEs de tipos I, II e III nas demais espécies serão essenciais para o estudo da filogenia dos Dendrobatoidea. Trazemos, portanto, descobertas que podem guiar futuras pesquisas no campo do comportamento reprodutivo, dos estudos químicos da secreção de glândulas especializadas, dos estudos histológicos de caracteres sexualmente dimórficos e da taxonomia dos dendrobatóideos.

FIGURAS



Fig. 1. Hipótese filogenética dos principais grupos de Dendrobatoidea, proposta por GRANT *et al.* (2017: S59, fig.47). *, distribuição da presença do inchaço no dedo IV na filogenia.



Fig. 2. Morfologias externas do inchaço do dedo IV propostas por GRANT *et al.*, (2006: 68, caráter 21). A: *Colostethus mertensi* (\mathcal{F}), inchaço pré- e pós-axial. B: *Allobates insperatus* (\mathcal{F}), inchaço pré-axial fraco. C: *Allobates trilineatus* (\mathcal{F}), inchaço pré-axial forte. D: *Anomaloglossus*

stepheni (\mathcal{O}), inchaço se estendendo até o punho sendo principalmente pré-axial no dígito. Cabeça de seta, região do inchaço.



Fig. 3. Morfologias externas do inchaço do dedo IV encontradas no presente estudo. A: *Aromobates haydeeae* (\Im), inchaço falangeal distal ao tubérculo subarticular proximal. B: *Holoxalus nexipus* (\Im), inchaço metacarpal proximal ao tubérculo subarticular proximal. C: *Phyllobates vittatus* (\Im), inchaço ausente. f, falangeal; m, metacarpal.



Fig. 4. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Allobates insperatus*. A, B, C: ♀ adulta. D, E, F: ♂ adulto. G, H, I: ♂ adulto. Ambos os machos possuem um inchaço pré-axial fraco e

falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note a variação intraespecífica nos machos em relação à conspicuidade do inchaço (E - mais conspícuo; H - menos conspícuo). A, D, G, dorso. B, E, H, ventre. C, F, I, lateral.



Fig. 5. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Allobates* sp Caxiuanã. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. G, H, I: \bigcirc adulto. Ambos os machos possuem um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note a variação intraespecífica nos machos em relação à conspicuidade do inchaço (D - mais conspícuo; G - menos conspícuo). Note também que o dedo III dos dois os machos é inchado. A, D, G, dorso. B, E, H, ventre. C, F, I, lateral.



Fig. 6. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Allobates trilineatus*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F:, \bigcirc adulto. G, H, I: \bigcirc adulto. Ambos os machos possuem um inchaço pré-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note a variação intraespecífica nos machos em relação à conspicuidade do inchaço (D - mais conspícuo; G - menos conspícuo). A, D, G, dorso. B, E, H, ventre. C, F, I, lateral.



Fig. 7. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Colostethus fraterdanideli*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulta. G, H, I: \bigcirc adulto. J, K, L: \bigcirc adulto. M, N, O: \bigcirc adulto. Todos os machos possuem um inchaço pré-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende

dorsalmente ao dedo. Note a variação intraespecífica nos machos em relação à conspicuidade do inchaço (M - mais conspícuo; G e J - menos conspícuos). A, D, G, J, M, dorso. B, E, H, K, N, ventre. C, F, I, L, O, lateral.



Fig. 8. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Colostethus panamansis*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. G, H, I: \bigcirc adulto. J, K, L: \bigcirc juvenil. Ambos os machos possuem um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note a variação intraespecífica nos machos em relação à conspicuidade do inchaço (G - mais conspícuo; D - menos conspícuo). Note também que o inchaço está ausente no juvenil. A, D, G, J, dorso. B, E, H, K, ventre. C, F, I, L, lateral.



Fig. 9. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Ameerega hahneli*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. G, H, I: \bigcirc adulta. J, K, L: \bigcirc adulto. Ambos os machos possuem um inchaço préaxial fraco e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note a variação intraespecífica nos machos em relação à conspicuidade do inchaço (J - mais conspícuo; D menos conspícuo). Note também que é necessário colocar macho e fêmea lado a lado para identificar o inchaço. A, D, G, J, dorso. B, E, H, K, ventre. C, F, I, L, lateral.



Fig. 10. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Epipedobates tricolor*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \eth adulto. G, H, I: \bigcirc adulta. J, K, L: \circlearrowright adulto. Ambos os machos possuem um inchaço pré- axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note a variação intraespecífica nos machos em relação à conspicuidade do inchaço (D - mais conspícuo; J - menos conspícuo). A, D, G, J, dorso. B, E, H, K, ventre. C, F, I, L, lateral.



Fig. 11. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Anomaloglossus stepheni*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. G, H, I: \bigcirc juvenil. O macho adulto possui um inchaço pré- e pós-axial forte se estendendo dorsalmente ao dedo até o punho (cabeça de seta). Note que o inchaço é principalmente pré-axial e que está ausente no juvenil. A, D, G, dorso. B, E, H, ventre. C, F, I, lateral.



Fig. 12. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Colostethus brachistriatus*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. G, H, I: juvenil. O macho adulto possui um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note que o inchaço está ausente no juvenil. A, D, G, dorso. B, E, H, ventre. C, F, I, lateral.



Fig. 13. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Colostethus mertensi*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \eth adulto. O macho possui um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal (cabeça de seta)

que se estende dorsalmente ao dedo. Note que o dedo III parece possuir um inchaço semelhante ao do dedo IV. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 14. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Colostethus pratti*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \eth adulto. O macho possui um inchaço pré-axial fraco e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 15. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Ameerega parvula*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. O macho possui um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 16. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Ameerega petersi*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \eth adulto. O macho possui um inchaço pré-axial fraco e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 17. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Epipedobates boulengeri*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. O macho possui um inchaço pré-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.


Fig. 18. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Epipedobates machalilla*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. O macho possui um inchaço pré-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 19. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Silverstoneia erasmios*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. G, H, I: \bigcirc juvenil. O macho possui um inchaço pré-axial forte e falangeal

(cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note que o inchaço está ausente no juvenil. A, D, G, dorso. B, E, H, ventre. C, F, I, lateral.



Fig. 20. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Silverstoneia flotator*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \eth adulto. O macho possui um inchaço pré-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 21. Morfologia externa da mão de um espécime de *Mannophryne olmonae*. A, B, C: \mathcal{J} adulto. Note que não há presença do inchaço no dedo IV do macho. A, dorso. B, ventre. C, lateral.



Fig. 22. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Hyloxalus pulchellus*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. Note que não há presença do inchaço no dedo IV do macho. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 23. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Phyllobates vittatus*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. Note que não há presença do inchaço no dedo IV do macho. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 24. Morfologia externa da mão de um espécime de *Andinobates opisthomelas*. A, B, C: \bigcirc adulto. Note que não há presença do inchaço no dedo IV do macho. A, dorso. B, ventre. C, lateral.



Fig. 25. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Allobates talamancae*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. O macho possui um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 26. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Hyloxalus jacobuspetersi*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. O macho possui um inchaço pré- e pós-axial forte e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note que os demais dedos aparentam possuir o mesmo tipo de inchaço que o dedo IV. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 27. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Aromobates haydeeae*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. O macho possui um inchaço pré- e pós-axial fraco e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 28. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Aromobates mayorgai*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. O macho possui um inchaço pré- e pós-axial fraco e falangeal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 29. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Hyloxalus anthracinus*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \bigcirc adulto. O macho possui um inchaço pré- e pós-axial fraco e metacarpal (cabeça de

seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note que é necessário colocar macho e fêmea lado a lado para identificar o inchaço. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 30. Morfologia externa das mãos de espécimes de *Hyloxalus nexipus*. A, B, C: \bigcirc adulta. D, E, F: \eth adulto. O macho possui um inchaço pré- e pós-axial fraco e metacarpal (cabeça de seta) que se estende dorsalmente ao dedo. Note que é necessário colocar macho e fêmea lado a lado para identificar o inchaço. A, D, dorso. B, E, ventre. C, F, lateral.



Fig. 31. Cortes transversais em microscopia de luz mostrando a morfologia dos tipos glandulares comuns encontrados nos dedos dos Dendrobatoidea. A: glândula granulosa comum de *Ameerega hahneli* em lâmina corada com HE. B: glândula mucosa comum de *Colostethus mertensi* em lâmina corada com uma combinação de PAS, AN e hematoxilina. du, ducto intraepidérmico. ri, região intercalar. cme, camada mioepitelial. G, adenômero da GGC. MC, adenômero da GMC. II, GME de tipo II.



Fig. 32. Cortes transversais em microscopia de luz mostrando a morfologia dos tipos glandulares especializados encontrados nos dedos dos machos adultos dos Dendrobatoidea que possuem o inchaço. A: GME de tipo I de *Colostethus panamansis* em lâmina corada com TF. B: GME de tipo II de *Colostethus mertensi* em lâmina corada com TF. C: GME de tipo III de *Anomaloglossus stepheni* em lâmina corada com HE. du, ducto intraepidérmico. ri, região intercalar. cme, camada mioepitelial. G, GGC. I, adenômero da GME de tipo I. II, adenômero da GME de tipo II. III, adenômero da GME de tipo III.



Fig. 33. Cortes transversais em microscopia de luz mostrando as células do epitélio secretor de uma mesma GME de tipo I coradas em intensidades diferentes. A: lâmina de *Ameerega hahneli* corada com uma combinação de PAS, AN e hematoxilina. B: lâmina de *Ameerega petersi* corada com TF. Cabeça de seta, células coradas mais fortemente. du, ducto intraepidérmico. ri, região intercalar. cme, camada mioepitelial. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 34. Cortes transversais em microscopia de luz mostrando a distribuição dos tipos glandulares especializados no inchaço. Note que as GMEs de tipo I estão virtualmente dispostas em uma camada mais próxima à epiderme enquanto as GMEs de tipos II e III ou estão intercalados com as de tipo I ao longo da mesma camada ou estão em uma segunda fileira de adenômeros em relação à epiderme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II. II, GME de tipo II. Colorações: A, Preto Sudão B em *Ameerega hahneli*; B, combinação de PAS e hematoxilina em *Colostethus brachistriatus*; C, combinação de PAS, AN e hematoxilina em *Anomaloglossus stepheni*.



Fig. 35. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Allobates insperatus* em lâminas coradas por TF. A, B: \bigcirc adulto com glândulas na região pré-axial do dedo. C: \bigcirc adulta em corte cuja única glândula visível é a granulosa na região pré-axial do dedo. Note que a epiderme se afila nas regiões em que há porções secretoras e ductos em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I.



Fig. 36. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Allobates* sp. Caxiuanã em lâminas coradas por TF. A: \bigcirc adulto com tipos glandulares maiores nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulto com tipos glandulares menores nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. C: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme se afila nas regiões em que há ductos e, algumas vezes, nas regiões em que há porções secretoras em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I.



Fig. 37. Cortes transversais em microscopia de luz dos dedos II e III de machos adultos (A e B, C e D) de *Allobates* sp. Caxiuanã em lâminas coradas por TF. A, C: tipos glandulares distribuídos nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo II. B, D: tipos glandulares distribuídos nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo III. Note que o tamanho dos tipos glandulares presentes nesses dedos é semelhante ao dos tipos glandulares encontrados no dedo IV (Fig. 36). e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I.



Fig. 38. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de Allobates talamancae em lâminas coradas por TF. A: d adulto com tipos glândulares nas regiões dorsal,

pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme se afila nas regiões em que há ductos e, algumas vezes, nas regiões em que há porções secretoras em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I.



Fig. 39. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Allobates trilineatus* em lâminas coradas por TF. A: \mathcal{J} adulto com tipos glandulares maiores nas regiões dorsal, pós- e, principalmente, pré-axial do dedo. B: \mathcal{J} adulto com tipos glandulares menores nas regiões dorsal, ventral pós- e, principalmente, pré-axial do dedo. C: \mathcal{Q} adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme se afila nas regiões em que há porções secretoras e ductos em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I.



Fig. 40. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Anomaloglossus stepheni* em lâminas coradas por TF. A: \Im adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, póse, principalmente, pré-axial do dedo. B: \Im adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. C: \Im juvenil com tipos glandulares nas regiões dorsal,ventral, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme se afila nas regiões em que há porções secretoras e ductos em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. III, GME de tipo III.



Fig. 41. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV do macho adulto de *Anomaloglossus stepheni* no eixo distal-proximal em lâminas coradas por TF mostrando o padrão de distribuição glandular. A: região próxima da falange distal com GMEs de tipos I e III. B: região entre as falanges intermediária e proximal com GMEs de tipos I e III em abundância. C: região entre as falanges intermediária o metacarpo com GMEs de tipos I e GGCs em abundância. D: região do metacarpo com GMEs de tipo I em quantidade ínfima e GGCs em abundância. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. I, GME de tipo I. III, GME de tipo III.



Fig. 42. Corte transversal em microscopia de luz do dedo III do macho adulto de Anomaloglossus stepheni em lâmina corada por TF. Note que os tipos glandulares presentes

nesse dedo são os mesmos que observamos no dedo IV, apresentando tamanhos menores. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. I, GME de tipo I. III, GME de tipo III.



Fig. 43. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Aromobates haydeeae* em lâminas coradas por TF. A: \mathcal{J} adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. B: \mathcal{Q} adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme se afila nas regiões em que há ductos e, algumas vezes, nas regiões em que há porções secretoras em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I.



Fig. 44. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Aromobates mayorgai* em lâminas coradas por TF. A: \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme se afila levemente nas regiões em que há ductos

glandulares em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I.



Fig. 45. Corte transversal em microscopia de luz do dedo IV do macho adulto de *Mannophryne olmonae* em lâmina corada por TF. Note que a epiderme se afila levemente nas regiões em que há ductos glandulares e que não há tipos glandulares especializados, estando todos distribuídos nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC.



Fig. 46. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Colostethus brachistriatus* em lâminas coradas por TF. A: ♂ adulto com tipos glandulares distribuídos nas

regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. C: juvenil com tipos glandulares nas regiões dorsal,ventral, pré- e pósaxial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 47. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Colostethus fraterdanieli* em lâminas coradas por TF. A, B, C: \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, pós- e, principalmente, pré-axial do dedo. D, E: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em

ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 48. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Colostethus mertensi* em lâminas coradas por TF. A: \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME especializada de tipo II.



Fig. 49. Cortes transversais em microscopia de luz dos dedos II, III e V do macho adulto de *Colostethus mertensi* em lâminas coradas por TF. A: tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral

pré- e pós-axial do dedo II. B: tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo III. C: tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo V. Note que o tamanho dos tipos glandulares desses dedos é menor que o dos tipos glandulares encontrados no dedo IV (Fig. 48). e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I.



Fig. 50. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Colostethus panamansis* em lâminas coradas por TF. A: \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulto com tipos glandulares maiores nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. C: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. D: \bigcirc juvenil com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. D: \bigcirc juvenil com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. D: \bigcirc juvenil com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. D: \bigcirc juvenil com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 51. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Colostethus pratti* em lâminas coradas por TF. A: \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme se afila nas regiões em que há ductos glandulares em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC.



Fig. 52. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Ameerega hahneli* em lâminas coradas por TF. A: ♂ adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e

pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulto com tipos glandulares maiores e em maior quantidade nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. C: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. D: \bigcirc adulta com tipos glandulares distribuídos nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo; GGCs não encontram-se visíveis neste corte. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 53. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Ameerega parvula* em lâminas coradas por TF. A: \mathcal{J} adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, póse, principalmente, pré-axial do dedo. B: \mathcal{Q} adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme se afila nas regiões em que há ductos e, algumas vezes, nas regiões em que há porções secretoras em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G,GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 54. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de Ameerega petersi em lâminas coradas por TF. A: d adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal,

ventral, pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme se afila nas regiões em que há ductos e, algumas vezes, nas regiões em que há porções secretoras em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 55. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Epipedobates boulengeri* em lâminas coradas por TF. A: \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme é mais espessa na região ventral em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 56. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Epipedobates* machalilla em lâminas coradas por TF. A: $\overset{\circ}{\xrightarrow{}}$ adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e,

epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 57. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Epipedobates tricolor* em lâminas coradas por TF. A: \bigcirc adulto com tipos glandulares maiores e em maior quantidade nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo. C, D: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 58. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Silverstoneia erasmios* em lâminas coradas por TF. A: \mathcal{J} adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. B: \mathcal{Q} adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. C: \mathcal{Q} juvenil com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I.



Fig. 59. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Silverstoneia flotator* em lâminas coradas por TF. A: ♂ adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal,

ventral, pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 60. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Hyloxalus anthracinus* em lâminas coradas por TF. A: região falangeal do \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. B: região metacarpal do \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. C: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 61. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Hyloxalus jacobuspetersi* em lâminas coradas por TF. A: \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 62. Cortes transversais em microscopia de luz dos dedos II, III e V do macho adulto de *Hyloxalus jacobuspetersi* em lâminas coradas por TF. A: tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo II. B: tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do

dedo III. C: tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral pré- e pós-axial do dedo V. Note que o tamanho dos tipos glandulares desses dedos é semelhante ao dos tipos glandulares encontrados no dedo IV (Fig. 48). e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I.



Fig. 63. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Hyloxalus nexipus* em lâminas coradas por TF. A: \mathcal{J} adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. B: \mathcal{Q} adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC. I, GME de tipo I. II, GME de tipo II.



Fig. 64. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Hyloxalus pulchellus* em lâminas coradas por TF. A: \mathcal{J} adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, ventral, pré- e pós-axial do dedo. B: \mathcal{Q} adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme não se afila em nenhuma região em ambos os sexos. e,

epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC.



Fig. 65. Cortes transversais em microscopia de luz do dedo IV de espécimes de *Phyllobates vittatus* em lâminas coradas por TF. A: \bigcirc adulto com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. B: \bigcirc adulta com tipos glandulares nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. Note que a epiderme se afila levemente nas regiões em que há ductos glandulares e que não há presença de glândulas especializadas. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC.



Fig. 66. Corte transversal em microscopia de luz do dedo IV do macho adulto de *Andinobates opisthomelas* em lâmina corada por TF. Note que a epiderme não se afila e que não há tipos glandulares especializados, estando todos distribuídos nas regiões dorsal, pré- e pós-axial do dedo. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. G, GGC. MC, GMC.



Fig. 67. Cortes transversais em microscopia de luz da pele do dorso de espécimes de *Anomaloglossus stepheni* em lâminas coradas por TF. A, C: \bigcirc adulto. B, D: \bigcirc adulta. Note que não há a presença de glândulas especializadas e que o epitélio das GMCs pode ter células mais altas ou mais baixas. e, epiderme. me, melanóforos na derme. v, vascularização. c, fibras de colágeno na matriz da derme. ad, células adiposas. G, GGC. MC, GMC.



Fig. 68. Variação interespecífica da dilatação do inchaço nos machos adultos. A: *Ameerega hahneli*, inchaço fraco. B: *Colostethus fraterdanieli*, inchaço forte.

94



Fig. 69. Árvores filogenéticas resultantes das análises da distribuição dos caracteres do inchaço. A: ocorrência do inchaço. A presença do inchaço (preto) é uma sinapomorfia de Dendrobatoidea, havendo perda nas espécies sem o inchaço (branco). B: expansão lateral nos machos. O inchaço pré- e pós-axial (preto) é uma sinapomorfia de Dendrobatoidea e que o inchaço pré-axial (branco) é uma sinapomorfia dos clados compostos por *Allobates trilineatus* e *Al. insperatus*, *Epipedobates* e *Silverstoneia* e *Ameerega hahneli* e *Am. petersi* e uma autapomorfia de *C. pratti.* C: extensão distal nos machos. O inchaço falangeal (verde) é uma sinapomorfia de Dendrobatoidea e que há ambiguidade em relação à ancestralidade do inchaço metacarpal (branco). O inchaço se estendendo do punho para todo o dedo (preto) é uma autapomorfia de *Anomaloglossus stepheni.* C: variação da dilatação nos machos. O inchaço forte (preto) é mais

uma sinapomorfia de Dendrobatoidea e que o inchaço fraco (branco) é uma sinapomorfia de *Aromobates*, surgiu independentemente em outras espécies e a determinação de sua ancestralidade nos *Hyloxalus* é ambígua.



Fig. 70. Árvores filogenéticas resultantes das análises da distribuição dos caracteres relacionados à presença das glândulas mucosas especializadas de tipos I, II e III em cada espécie. A: presença da GME de tipo I. A presença dessa glândula (preto) é uma sinapomorfia de Dendrobatoidea. B: presença da GME de tipo II. A presença dessa glândula (preto) é uma sinapomorfia de Dendrobatidae, havendo reversão em duas espécies na família. C: presença da GME de tipo III. A ausência dessa glândula (branco) é mais uma sinapomorfia de Dendrobatoidea e que sua presença (preto) é uma autapomorfia de *Anomaloglossus stepheni*.

TABELAS

Tabela 1. Relac	cão das espécies	s dentro dos gêneros d	e Dendrobatoidea mostrando a	presenca ou a ausência do inc	naco do dedo IV segundo a literatura [×]
	s I			1 1	•

Espécie	Inchaço×	Fonte	Observações	Nº coleção§, sexo e mão†
Rheobates				
R. palmatus	0	Cochran & Goin, 1970; Grant et al.,	Informação não reportada nas	
		2006	primeiras descrições	
R. pseudopalmatus	0	Rivero & Serna, 2000; Grant et al., 2006	Informação não reportada na	
			descrição	
Anomaloglossus				
An. apiau	1	Fouquet et al., 2015		
An. ayarzaguenai	0	La Marca, 1997		
An. baeobatrachus	1	Boistel & Massary, 1999; Kok et al.,	Informação não reportada na	
		2006a	descrição	
An. beebei	0	Noble, 1923; Grant et al., 2006	Descrição apenas da \bigcirc	
An. blanci	0	Fouquet et al., 2018		
An. breweri	0	Barrio-Amorós, 2006		
An. degranvillei	0	Lescure, 1975; Grant et al., 2006	Informação não reportada na	
			descrição	
An. dewynteri	0	Fouquet et al., 2018		
An. guanayensis	?	La Marca, 1997	Informação desconhecida	
An. kaiei	1	Kok et al., 2006a; Grant et al., 2017	Kok et al. afirmam que o inchaço	
			está ausente na espécie	
An. leopardus	?	Ouboter & Jairam, 2012	Informação não reportada	
An. meansi	1	Kok et al., 2018		
An. megacephalus	?	Kok et al., 2010	Apenas a \bigcirc é conhecida	
An. moffetti	?	Barrio-Amorós & Brewer-Carias, 2008	Informação não reportada	
An. murisipanensis	?	La Marca, 1997	Informação desconhecida	
An. parimae	0	La Marca, 1997		

An. parkerae	0	Meinhardt & Parmalee, 1996		
An. praderioi	1	La Marca, 1997; Grant et al., 2006	La Marca desceve o inchaço como ausente	
An. roraima	1	La Marca, 1997; Grant <i>et al.</i> , 2006; Kok <i>et al.</i> , 2013a	La Marca diz que a informação sobre o inchaço era desconhecida	
An. rufulus	0	Barrio-Amorós & Santos, 2011		
An. shrevei	0	La Marca, 1997		
An. stepheni	1	Martins, 1989		A67833 ♂ juv (D); A67858 ♂ (D); A67873 ♀ (D)
An. surinamensis	?	Ouboter & Jairam, 2012	Informação não reportada	
An. tamacuarensis	1	Myers & Donnelly, 1997; Grant <i>et al.</i> , 2017	Informação não reportada na descrição	
An. tepequem	0	Fouquet et al., 2015		
An. tepuyensis	0	La Marca, 1997; Grant et al., 2006	La Marca diz que a informação sobre o inchaço era desconhecida	
An. triunfo	0	Barrio-Amorós et al., 2004		
An. verbeeksnyderorum	0	Barrio-Amorós et al., 2010a		
An. wothuja	0	Barrio-Amorós et al., 2004		
Aromobates				
Ar. alboguttatus	0	La Marca, 1994a		
Ar. cannatellai	0	Barrio-Amorós & Santos, 2012		
Ar. capurinensis	0	Grant <i>et al.</i> , 2006	Sem informação da descrição	
Ar. duranti	0	Péfaur, 1985		
Ar. ericksonae	0	Barrio-Amorós & Santos, 2012		
Ar. haydeeae	0	La Marca, 1994a		KU 181033 ♀ (D); KU 181040 ♂ (D)
Ar. leopardalis	0	La Marca, 1994a		
Ar. mayorgai	0	La Marca, 1994a; La Marca & Otero- López, 2012		KU 132936 ♂ (D); KU 133213 ♀ (D)
Ar. meridensis	1	La Marca, 1994a; La Marca & Otero-	Descrita inicialmente sem o	

		López, 2012	inchaço	
Ar. molinarii	0	La Marca, 1994a		
Ar. nocturnus	0	Myers et al., 1991		
Ar. ornatissimus	1	Barrio-Amorós et al., 2011	Um indivíduo observado com o	
			inchaço	
Ar. orostoma	0	La Marca, 1994a		
Ar. saltuensis	0	Barrio-Amorós & Santos, 2012		
Ar. serranus	0	Péfaur, 1985		
Ar. tokuko	0	Rojas-Runjaic et al., 2011		
Ar. walterarpi	0	La Marca & Otero-López, 2012		
Ar. zippeli	0	Barrio-Amorós & Santos, 2012		
Mannophryne				
M. caquetio	0	Mijares-Urrutia & Arends-R, 1999;		
		Grant <i>et al.</i> , 2017		
M. collaris	0	La Marca, 1994b		
M. cordilleriana	0	La Marca, 1994b		
M. herminae	0	La Marca, 1994b		
M. lamarcai	0	Mijares-Urrutia & Arends-R, 1999;		
		Grant <i>et al.</i> , 2017		
M. larandina	?	Yústiz, 1991	Informação não reportada	
M. leonardoi	0	Manzanilla <i>et al.</i> , 2007b; Grant <i>et al.</i> ,	Informação não reportada na	
		2017	descrição	
M. neblina	0	Test, 1956; La Marca, 1994b	Informação não reportada na	
			primeira descrição	
M. oblitterata	0	La Marca, 1994b		
M. olmonae	0	La Marca, 1994b		KU 154406 🖧 (Е)
M. orellana	0	Barrio-Amorós et al., 2010b		
M. riveroi	0	La Marca, 1994b		
M. speeri	?	La Marca, 2009	Sem acesso à descrição	

M. trinitatis	0	La Marca, 1994b		
M. trujillensis	0	Vargas Galarce & La Marca, 2007		
M. urticans	0	Barrio-Amorós et al., 2010b		
M. venezuelensis	0	Manzanilla <i>et</i> al., 2007a; Grant <i>et al.</i> , 2017	Informação não reportada na descrição	
M. vulcano	0	Barrio-Amorós <i>et al.</i> , 2010b		
M. yustizi	0	La Marca, 1994b; Grant et al., 2017	Informação não reportada nas primeiras descrições	
Allobates				
Al. alessandroi	1	Grant & Rodriguez, 2001		
Al. algorei	0	Barrio-Amorós & Santos, 2009		
Al. amissibilis	0	Kok <i>et al.</i> , 2013b		
Al. bacurau	1	Simões, 2016	Indica variação da conspicuidade	
			do inchaço nos espécimes	
Al. bromelicola	0	Test, 1956; Grant et al., 2017	Informação não reportada na	
			descrição	
Al. brunneus	0	La Marca, 1997; Morales, 2002; Lima <i>et al.</i> , 2009		
Al. caeruleodactylus	0	Lima & Caldwell, 2001; Grant <i>et al.</i> , 2006		
Al. caribe	?	Barrio-Amorós et al., 2006	Apenas a $\stackrel{\bigcirc}{\rightarrow}$ é descrita	
Al. cepedai	1	Morales, 2002		
Al. chalcopis	0	Kaiser et al., 1994		
Al. conspicuus	0	Morales, 2002		
Al. crombiei	0	Morales, 2002		
Al. femoralis	0	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	
Al. flaviventris	0	Melo-Sampaio et al., 2013		
Al. fratisenescus	0	Morales, 2002		
Al. fuscellus	1	Morales, 2002		
------------------------	---	--------------------------------------	-----------------------------------	-----------------------------------
Al. gasconi	1	Morales, 2002		
Al. goianus	0	Carvalho et al., 2016		
Al. granti	0	Kok <i>et al.</i> , 2006b		
Al. grillisimilis	0	Simões et al., 2013		
Al. hodli	0	Simões et al., 2010		
Al. humilis	0	La Marca et al., 2002		
Al. ignotus	1	Anganoy-Criollo, 2012		
Al. insperatus	1	Coloma 1995; Morales, 2002; Grant et	Primeiras descrições indicam o	KU 109301 👌 (D); KU 146211 👌 (D);
		al., 2006	inchaço como ausente	KU 158615 ♀ (D)
Al. juami	0	Simões et al., 2018		
Al. juanii	0	Morales, 1994		
Al. kingsburyi	0	Coloma, 1995		
Al. magnussoni	0	Lima et al., 2014		
Al. mandelorum	?	Schmidt, 1932	Informação não reportada	
Al. marchesianus	1	Coloma, 1995; Morales, 2002	Coloma o descreve como ausente	
Al. masniger	0	Morales, 2002		
Al. mcdiarmidi	0	Reynolds & Foster, 1992		
Al. melanolaemus	1	Grant & Rodríguez, 2001	Inchaço fraco é reportado	
Al. myersi	?	Pyburn, 1981	Informação não reportada	
Al. nidicola	0	Caldwell & Lima, 2003		
Al. niputidea	1	Grant <i>et al.</i> , 2007		
Al. olfersioides	1	Verdade & Rodrigues, 2007		
Al. ornatus	1	Morales, 2002		
Al. paleovarzensis	1	Lima et al., 2010		
Al. pittieri	0	La marca et al., 2004		
Al. ranoides	?	Boulenger, 1918; Silverstone, 1971	Informação não reportada	
Al. sanmartini	?	Rivero et al., 1986	Apenas a \mathcal{Q} é descrita	
Al. subfolionidificans	0	Lima et al., 2007		

Al. sumtuosus	1	Morales, 2002		
Al. talamancae	0	Savage, 1968; Coloma, 1995		KU 94738 ♀ (D); KU 94740 ♂ (D)
Al. tapajos	0	Lima et al., 2015		
Al. trilineatus	1	Boulenger, 1884; Grant & Rodríguez,	Informação desconhecida na	KU 205271 👌 (D); KU 205274 👌 (E);
		2001; Morales, 2002	primeira descrição; Grant &	KU 215173 ♀ (D)
			Rodríguez reportam a presença do	
			inchaço também no dedo III	
Al. undulatus	1	Myers & Donnelly, 2001; Grant <i>et al.</i> ,		
Al vanzolinius	1	2000 Moreles 2002	Descrite come um inchese frece	
	1	Acosta Calvia et $al = 1000$	Desento como um menaço maco	
	1	Silverstone 1076 Creat et al. 2006	 Informação año acestodo ao	
Al. zaparo	0	Silverstone, 1976; Grant <i>et al.</i> , 2006	descrição	
Colostethus				
C. agilis	1	Lynch & Ruiz-Carranza, 1985		
C. alacris	1/0	Rivero & Granados-Díaz, 1990	Descrevem o inchaço como	
			ausente mas especulam que está	
			presente	
C. brachistriatus	?	Rivero & Serna, 1986	Apenas a $\stackrel{\bigcirc}{\rightarrow}$ é descrita	WB3063 ♂ (D); WB3064 ♀ (D);
				WB3065 juv (D)
C. dysprosium	1	Rivero & Serna, 2000		
C. fraterdanieli	1	Grant & Castro-Herrera, 1998		KU 133256 ♂ (D); KU 133272 ♀ (D);
				KU 139543 ♂ (D); KU 139555 ♀ (D);
				KU 139556 ♂ (D)
C. furviventris	1	Rivero & Serna, 1991		
C. imbricolus	1	Silverstone, 1975b; Grant, 2006	Primeira descrição apenas da \bigcirc	
C. inguinalis	1	Savage, 1968; Rivero & Serna, 2000;		
		Grant, 2004		
C. latinasus	1	Savage, 1968; Grant, 2004		

C. lynchi	?	Grant, 1998	Apenas a $\stackrel{\bigcirc}{\downarrow}$ é descrita	
C. mertensi	1	Cochran & Goin, 1964; Grant <i>et al.</i> , 2006	Apenas a \bigcirc é descrita; inchaço reportado em trabalho posterior	KU 139620 ♂ (E); KU 139621 ♀ (D)
C. panamansis	1	Grant, 2004		KU 76644 ♂ (E); KU 76652 ♀ (D); KU 80406 ♂ (D); KU 172603 ♂ juv
C pratti	1	Savage 1968		(E) KU 76781 ♂ (D): KU 76784 ♀ (D)
C. ruthveni	1	Kanlan 1997		
C. thorntoni	1 9	Cochran & Goin 1970	Informação não reportada	
C. ucumari	1	Grant 2007		
C. vaguara	?	Rivero & Serna, 1991	Informação não reportada	
Leucostethus	·			
L. argvrogaster	0	Duellman, 2004		
L. fugax	1	Morales & Schulte, 1993; Grant <i>et al.</i> , 2017	Sem acesso à descrição; inchaço reportado em trabalho posterior	
Ameerega			r r r r r r r r r r r r r r r r r r r	
Am. altamazonica	0	Twomey & Brown, 2008		
Am. bassleri	1	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	
Am. berohoka	1	Vaz-Silva & Maciel, 2011; Grant <i>et al.</i> , 2017	Informação não reportada na descrição	
Am. bilinguis	1	Jungfer, 1989; Grant et al., 2006	Sem acesso à descrição; inchaço reportado em trabalho posterior	
Am. boehmei	?	Lötters et al., 2009	Informação não reportada	
Am. boliviana	?	Silverstone, 1976	Informação não reportada	
Am. braccata	1	Steindachner, 1864; Grant et al., 2017	Sem acesso à descrição; inchaço reportado em trabalho posterior	
Am. cainarachi	?	Schulte, 1989	Informação não reportada	
Am. flavopicta	1	Lutz, 1925; Grant et al., 2006	Informação não reportada na	

			descrição	
Am. hahneli	1	Boulenger, 1884; Grant et al., 2006	Informação não reportada na	KU 149760 ♀ (E); KU 149766 ♂ (D);
			primeira descrição	TG 3091 ♀ (D); TG 3092 ♂ (D)
Am. ignipedis	?	Brown & Twomey, 2009	Informação não reportada	
Am. ingeri	?	Cochran & Goin, 1970; Silverstone, 1976	Informação não reportada	
Am. labialis	?	Cope, 1874	Informação não reportada	
Am. macero	0	Rodríguez & Myers, 1993		
Am. munduruku	?	Neves et al., 2017	Informação não reportada	
Am. parvula	1	Silverstone, 1976; Grant et al., 2017	Informação não reportada na descrição	KU 109261 ♀ (D); KU 109277 ♂ (E)
Am. pepperi	?	Brown & Twomey, 2009	Informação não reportada	
Am. peruviridis	?	Bauer, 1986	Informação não reportada	
Am. petersi	1	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Informação não reportada na primeira descrição	KU 172121 ♀ (E); KU 172127 ♂ (E)
Am. picta	1	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	
Am. planipaleae	?	Morales & Velazco, 1998	Informação não reportada	
Am. pongoensis	?	Schulte, 1999	Sem acesso à descrição	
Am. pulchripecta	0	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Informação não reportada na primeira descrição	
Am. rubriventris	1	Lötters et al., 1997; Grant et al., 2017	Sem acesso à descrição; inchaço reportado em trabalho posterior	
Am. shihuemoy	?	Serrano-Rojas et al., 2017	Informação não reportada	
Am. silverstonei	0	Myers & Daly, 1979		
Am. simulans	1	Myers et al., 1998		
Am. smaragdina	?	Silverstone, 1976	Informação não reportada	
Am. trivittata	0	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	

Am. yoshina	?	Brown & Twomey, 2009	Informação não reportada	
Am. yungicola	1	Lötters et al., 2005; Grant et al., 2017	Informação não reportada na descrição	
Epipedobates			-	
E. anthonyi	1	Noble, 1921; Grant et al., 2006	Informação não reportada na primeira descrição	
E. boulengeri	1	Silverstone, 1976		WB3030 ♂ (D); WB3039 ♀ (D)
E. darwinwallacei	1	Cisneros-Heredia & Yánez-Muñoz, 2011		
E. espinosai	1	Silverstone, 1976		
E. machalilla	1	Coloma, 1995		KU 132336 ♂ (D); KU 142485 ♀ (D)
E. maculatus	?	Myers, 1982	Apenas a $\stackrel{\frown}{\downarrow}$ é descrita	
E. narinensis	1	Mueses-Cisneros et al., 2008		
E. tricolor	1	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Silverstone indica que há variação na conspicuidade do inchaço	KU 152110 ♂ (E); KU 152111 ♀ (E); KU 152091 ♂ (E); KU 152119 ♀ (E)
Silverstoneia				
S. dalyi	1	Grant & Myers, 2013		
S. erasmios	1	Rivero & Serna, 2000; Grant et al., 2017	Informação não reportada na descrição	MR 3152 ♀ juv (E); MR 3363 ♀ (E); MR 3511 ♂ (D)
S. flotator	1	Dunn, 1931; Grant et al., 2006		KU 76817 ♀ (E); KU 94657 ♂ (D)
S. gutturalis	1	Grant & Myers, 2013		
S. minima	0	Grant & Myers, 2013		
S. minutissima	0	Grant & Myers, 2013		
S. nubicola	1	Dunn, 1924; Savage, 1968		
S. punctiventris	1	Grant & Myers, 2013		
Paruwrobates				
P. andinus	?	Myers & Burrowes, 1987	Informação não reportada	
P. erythromos	0	Vigle & Miyata, 1980; Grant et al., 2017		
P. whymperi	0	Coloma, 1995		
- 1				

Ectopoglossus

Ec. absconditus	0	Grant <i>et al.</i> , 2017		
Ec. astralogaster	?	Myers et al., 2012	Apenas a $\stackrel{\bigcirc}{\downarrow}$ é descrita	
Ec. atopoglossus	0	Grant <i>et al.</i> , 1997		
Ec. confusus	0	Myers & Grant, 2009		
Ec. isthminus	0	Myers et al., 2012		
Ec. lacrimosus	0	Myers, 1991		
Ec. saxatilis	0	Grant <i>et al.</i> , 2017		
Hyloxalus				
H. abditaurantius	0	Silverstone, 1975b		
H. aeruginosus	0	Duellman, 2004		
H. anthracinus	0	Edwards, 1971		KU 202813 ♂ (D); KU 202827 ♀ (D)
H. awa	0	Coloma, 1995		
H. azureiventris	0	Grant et al., 2006	Sem acesso à descrição	
H. betancuri	?	Rivero & Serna, 1991	Informação não reportada	
H. bocagei	0	Coloma, 1995		
H. borjai	0	Rivero & Serna, 2000; Grant et al., 2006	Informação não reportada na descrição	
H. breviquartus	?	Rivero & Serna, 1986	Apenas a $\stackrel{\circ}{\downarrow}$ é descrita	
H. cepedai	1	Morales, 2002		
H. cevallosi	0	Coloma, 1995		
H. chlorocraspedus	0	Caldwell, 2005		
H. chocoensis	0	Myers, 1991		
H. craspedoceps	0	Duellman, 2004		
H. delatorreae	0	Coloma, 1995		
H. edwardsi	0	Lynch, 1982		
H. elachyhistus	0	Edwards, 1971		
H. eleutherodactylus	0	Duellman, 2004		
H. exasperatus	0	Duellman & Lynch, 1988		
H. excisus	0	Rivero & Serna, 2000		

H. faciopunctulatus	?	Rivero, 1991a	Informação não reportada	
H. fallax	0	Coloma, 1995		
H. fascianigrus	0	Grant & Castro-Herrera, 1998		
H. fuliginosus	0	Jiménez de la Espada, 1870; Grant et al.,	Informação não reportada na	
		2006	descrição	
H. idiomelus	0	Rivero, 1991a; Grant et al., 2006	Apenas a \bigcirc é descrita; \bigcirc analisado em trabalho posterior	
H. infraguttatus	0	Coloma, 1995		
H. insulatus	0	Duellman, 2004		
H. italoi	0	Páez-Vacas et al., 2010		
H. jacobuspetersi	1	Rivero, 1991b; Coloma, 1995; Grant et	Descrito sem o inchaço; trabalhos	KU 132307 ♀ (D); KU 132308 ♂ (D)
		al., 2017	recentes identificam sua presença	
H. lehmanni	0	Myers & Daly, 1976b; Coloma, 1995	Informação não reportada na	
			primeira descrição	
H. leucophaeus	0	Duellman, 2004		
H. littoralis	0	Péfaur, 1984; Grant et al., 2006		
H. maculosus	0	Rivero, 1991a; Grant et al., 2006	Informação não reportada na	
			descrição	
Н. таqиірисипа	0	Coloma, 1995		
H. marmoreoventris	0	Coloma, 1995		
H. mittermeieri	0	Rivero, 1991a; Grant et al., 2006	Apenas a \mathcal{Q} é descrita; \mathcal{J} analisado	
			em trabalho posterior	
H. mystax	0	Duellman & Simmons, 1988		
H. nexipus	0	Frost, 1986		KU 211827 ♂ (D); KU 211832 ♀ (D)
H. parcus	0	Rivero, 1991b; Grant et al., 2006		
H. patitae	0	Lötters et al., 2003		
H. peculiaris	0	Coloma, 1995; Grant et al., 2006		
H. peruvianus	0	Edwards, 1971; Grant et al., 2006		
H. picachos	1	Ardila-Robayo et al., 2000		

H. pinguis	0	Rivero & Granados-Díaz, 1990; Grant <i>et al.</i> , 2006		
H. pulchellus	0	Coloma, 1995; Grant et al., 2006		KU 117968 ♀ (E); KU 117970 ♂ (E)
H. pulcherrimus	0	Duellman, 2004		
H. pumilus	0	Coloma, 1995; Grant et al., 2006		
H. ramosi	0	Silverstone, 1971		
H. ruizi	0	Lynch, 1982		
H. saltuarius	0	Grant & Ardila-Robayo, 2002		
H. sauli	0	Edwards, 1974		
H. shuar	0	Duellman & Simmons, 1988		
H. sordidatus	0	Duellman, 2004		
H. spilotogaster	0	Duellman, 2004; Grant et al., 2006		
H. subpunctatus	0	Cope, 1889; Grant et al., 2006		
H. sylvaticus	0	Barbour & Noble, 1920; Grant <i>et al.</i> , 2006		
H. toachi	0	Coloma, 1995; Grant et al., 2006		
H. utcubambensis	0	Morales, 1994		
H. vergeli	0	Hellmich, 1940; Grant et al., 2006	Sem acesso à descrição; inchaço reportado em trabalho posterior	
H. vertebralis	0	Boulenger, 1899b; Edwards, 1971	Informação não reportada na primeira descrição	
H. yasuni	0	Páez-Vacas et al., 2010		
Phyllobates				
P. aurotaenia	0	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	
P. bicolor	0	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	
P. lugubris	0	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	

P. terribilis	0	Myers et al., 1978; Grant et al., 2006	Informação não reportada na primeira descrição	
P. vittatus	0	Silverstone, 1976; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	KU 93926 ♂ (E); KU 93929 ♀ (E)
Grupo ruthveni				
"Colostethus" ruthveni	1	Kaplan, 1997		
Minyobates				
Mi. steyermarki	0	Rivero, 1971; Grant et al., 2006	Informação não reportada na descrição	
Oophaga			-	
O. arborea	0	Myers et al., 1984; Grant et al., 2006	Informação não reportada na descrição	
O. granulifera	0	Taylor, 1958; Grant et al., 2006	Informação não reportada na descrição	
O. histrionica	0	Funkhouser, 1956; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	
O. lehmanni	0	Myers & Daly, 1976b; Grant et al., 2006	Informação não reportada na descrição	
O. occultator	0	Myers & Daly, 1976b; Grant et al., 2006	Informação não reportada na descrição	
O. pumilio	0	Silverstone, 1975a; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	
O. speciosa	0	Silverstone, 1975a; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	
O. sylvatica	0	Funkhouser, 1956; Grant et al., 2006	Informação não reportada na descrição	
O. vicentei	0	Jungfer et al., 1996; Grant et al., 2006	Sem acesso à descrição; inchaço reportado em trabalho posterior	

Dendrobates

D. auratus	0	Dunn, 1941; Grant et al., 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	
D. leucomelas	0	Steindachner, 1864; Grant et al., 2006	Sem acesso à descrição; inchaço reportado em trabalho posterior	
D. nubeculosus	0	Jungfer & Böhme, 2004; Grant <i>et al.</i> , 2006	Informação não reportada na descrição	
D. tinctorius	0	Cochran & Goin, 1970; Grant <i>et al.</i> , 2006	Informação não reportada na descrição	
D. truncatus	0	Silverstone, 1975a; Grant et al., 2006	Informação não reportada na descrição	
Adelphobates				
Ad. castaneoticus	0	Caldwell & Myers, 1990; Grant <i>et al.</i> , 2017	Informação não reportada na descrição	
Ad. galactonotus	0	Steindachner, 1864; Grant et al., 2017	Sem acesso à descrição; inchaço reportado em trabalho posterior	
Ad. quinquevittatus	0	Steindachner, 1864; Grant et al., 2006	Sem acesso à descrição; inchaço reportado em trabalho posterior	
Excidobates			1 1	
Ex. captivus	0	Myers, 1982; Grant et al., 2017	Informação não reportada na descrição	
Ex. condor	0	Alméndariz et al., 2012	"Machos sem excrecências nupciais"	
Ex. mysteriosus	0	Myers, 1982; Grant et al., 2017	Informação não reportada na descrição	
Andinobates			5	
A. abditus	?	Myers & Daly, 1976a	Informação não reportada	
A. altobueyensis	0	Silverstone, 1975a; Grant et al., 2017	Informação não reportada na descrição	
A. bombetes	0	Myers & Daly, 1980; Grant et al., 2017	Informação não reportada na	

			descrição	
A. cassidyhornae	0	Amézquita et al., 2013		
A. claudiae	0	Jungfer et al., 2000; Grant et al., 2006	Sem acesso à descrição	
A. daleswansoni	?	Rueda-Almonacid et al., 2006	Informação não reportada	
A. dorisswansonae	0	Rueda-Almonacid <i>et al.</i> , 2006; Grant <i>et al.</i> , 2017	Informação não reportada na descrição	
A. fulguritus	0	Silverstone, 1975a; Grant et al., 2006	Informação não reportada na descrição	
A. geminisae	0	Batista et al., 2014; Grant et al., 2017	Informação não reportada na descrição	
A. minutus	0	Cochran & Goin, 1970; Grant <i>et al.</i> , 2006	Informação não reportada nas primeiras descrições	
A. opisthomelas	0	Cochran & Goin, 1970; Grant <i>et al.</i> , 2017	Informação não reportada nas primeiras descrições	TG 3068 👌 (D)
A. tolimensis	0	Bernal-Bautista <i>et al.</i> 2007, Grant <i>et al.</i> , 2017	Informação não reportada na descrição	
A. victimatus	?	Márquez et al., 2017	Informação não reportada	
A. viridis	?	Myers & Daly, 1976b	Informação não reportada	
A. virolinensis	0	Ruiz-Carranza & Ramírez-Pinilla, 1992		
Ranitomeya				
R. amazonica	0	Schulte, 1999; Grant et al., 2017	Sem acesso à descrição; inchaço reportado em trabalho posterior	
R. benedicta	0	Brown et al., 2008; Grant et al., 2017	Informação não reportada na descrição	
R. cyanovittata	0	Pérez-Peña <i>et</i> al., 2010; Grant <i>et al.</i> , 2017	Informação não reportada na descrição	
R. defleri	0	Twomey & Brown, 2009; Grant <i>et al.</i> , 2017	Informação não reportada na descrição	
R. fantastica	0	Boulenger, 1884; Grant et al., 2017	Informação não reportada na	

			primeira descrição	
R. flavovittata	0	Schulte, 1999; Grant et al., 2017	Sem acesso à descrição; inchaço	
			reportado em trabalho posterior	
R. imitator	0	Schulte, 1986; Grant et al., 2006	Sem acesso à descrição; inchaço	
			reportado em trabalho posterior	
R. reticulata	0	Boulenger, 1884; Grant et al., 2006	Informação não reportada na	
			descrição	
R. sirensis	0	Aichinger, 1991; Grant et al., 2006	Informação não reportada na	
			descrição	
R. summersi	0	Brown et al., 2008; Grant et al., 2017	Informação não reportada na	
			descrição	
R. toraro	0	Brown et al., 2011; Grant et al., 2017	Informação não reportada na	
			descrição	
R. uakarii	0	Brown et al., 2006; Grant et al., 2017	Informação não reportada na	
			descrição	
R. vanzolinii	0	Myers, 1982; Grant et al., 2006	Informação não reportada na	
			descrição	
R. variabilis	0	Zimmermann & Zimmermann, 1988;	Sem acesso à descrição; inchaço	
		Grant <i>et al.</i> , 2017	reportado em trabalho posterior	
R. ventrimaculata	0	Shreve, 1935; Grant et al., 2006	Informação não reportada na	
			descição	
R. yavaricola	0	Pérez-Peña et al., 2010; Grant et al.,	Informação não reportada na	
		2017	descrição	

*Resultados estão representados como: 0, glândula ausente; 1, glândula presente. ?, condição desconhecida.

§Números das coleções ou de coleta dos espécimes: A, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; KU, University of Kansas; WB, Wilmar Bolivar; MR, Marco Rada; TG, Taran Grant.

 Sexo e idade do espécime: ♀, fêmea; ♂, macho; juv, juvenil.

†Mão utilizada nos procedimentos histológicos: D, direita; E, esquerda.

	NTO 1 ~ 0	0 0		lares ^γ				
Especie	N° coleçaoş	Sexo ^{\u03}	GGC	GMC	GME I	GME II	GME III	
Allobates								
Al. insperatus	KU 109301	8	1	1	1	0	0	
	KU 146211	8	1	1	1	0	0	
	KU 158615	9	1	1	0	0	0	
Allobates sp.	TG 3668	9	1	1	0	0	0	
Caxiuanã	TG 3678	8	1	1	1	0	0	
	TG 3722	8	1	1	1	0	0	
Al. talamancae	KU 94738	9	1	1	0	0	0	
	KU 94740	3	1	1	1	0	0	
Al. trilineatus	KU 205271	3	1	1	1	0	0	
	KU 205274	3	1	1	1	0	0	
	KU 215173	P	1	1	0	0	0	
Anomaloglossus								
An. stepheni	A67833	∂ juv	1	1	0	0	0	
	A67858	3	1	1	1	0	1	
	A67873	P	1	1	0	0	0	
Aromobates								
Ar. haydeeae	KU 181033	P	1	1	0	0	0	
	KU 181040	8	1	1	1	0	0	
Ar. mayorgai	KU 132936	8	1	1	1	0	0	
	KU 133213	4	1	1	0	0	0	
Mannophryne								
M. olmonae	KU 154406	8	1	1	0	0	0	
Colostethus								
C. brachistriatus	WB3063	8	1	1	1	1	0	
	WB3064	4	1	1	0	0	0	
	WB3065	? juv	1	1	0	0	0	
C. fraterdanieli	KU 133256	8	1	1	1	1	0	
	KU 133272	4	1	1	0	0	0	
	KU 139543	8	1	1	1	1	0	
	KU 139555	9	1	1	0	0	0	
	KU 139556	3	1	1	1	1	0	
C. mertensi	KU 139620	3	1	1	1	1	0	
	KU 139621	P	1	1	0	0	0	
C. panamansis	KU 76644	3	1	1	1	1	0	
	KU 76652	P	1	1	0	0	0	
	KU 80406	8	1	1	1	1	0	
	KU 172603	∂ juv	1	1	0	0	0	
C. pratti	KU 76781	8	1	1	0	0	0	
	KU 76784	4	1	1	0	0	0	

Tabela 2. Relação dos tipos glandulares encontrados no dedo IV das diferentes espécies de Dendrobatoidea[×]

Ameerega

Am. hahneli	KU 149760	4	1	1	0	0	0
	KU 149766	3	1	1	1	1	0
	TG 3091	9	1	1	0	0	0
	TG 3092	3	1	1	1	1	0
Am. parvula	KU 109261	9	1	1	0	0	0
	KU 109277	3	1	1	1	1	0
Am. petersi	KU 172121	9	1	1	0	0	0
	KU 172127	8	1	1	1	1	0
Epipedobates							
E. boulengeri	WB3030	8	1	1	1	1	0
	WB3039	9	1	1	0	0	0
E. machalila	KU 132336	8	1	1	1	1	0
	KU 142485	4	1	1	0	0	0
E. tricolor	KU 152091	8	1	1	1	1	0
	KU 152110	3	1	1	1	1	0
	KU 152111	4	1	1	0	0	0
	KU 152119	4	1	1	0	0	0
Silverstoneia							
S. erasmios	MR 3152	♀ juv	1	1	0	0	0
	MR 3363	4	1	1	0	0	0
	MR 3511	3	0	1	1	0	0
S. flotator	KU 76817	4	1	1	0	0	0
	KU 94657	8	1	1	1	1	0
Hyloxalus							
H. anthracinus	KU 202813	8	1	1	1	1	0
	KU 202827	4	1	1	0	0	0
H. jacobuspetersi	KU 132307	9	1	1	0	0	0
	KU 132308	8	1	1	1	1	0
H. nexipus	KU 211827	8	1	1	1	1	0
	KU 211832	4	1	1	0	0	0
H. pulchellus	KU 117968	4	1	1	0	0	0
	KU 117970	3	1	1	0	0	0
Phyllobates							
P. vittatus	KU 93926	8	1	1	0	0	0
	KU 93929	9	1	1	0	0	0
Andinobates							
A. opisthomelas	WB 3068	8	1	1	0	0	0

*Resultados estão representados como: 0, glândula ausente; 1, glândula presente.

§Números das coleções ou de coleta dos espécimes: A, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; KU, University of Kansas; WB, Wilmar Bolivar; MR, Marco Rada; TG, Taran Grant.
Sexo e idade do espécime: ♀, fêmea; ♂, macho; juv, juvenil.

⁷GGC, glândula granulosa comum; GMC, glândula mucosa comum; GME I, glândula mucosa especializada de tipo I; GME II, glândula mucosa especializada de tipo II; GME III, glândula mucosa especializada de tipo III.

	Nº do		PAS				AA				AN/AB						
Espécie	coleção§	Sexo ^φ	GGCγ	GMC ^γ	GME I ^γ	GME Πγ	GME III ^γ	GGC	GMC	GME I	GME II	GME III	GGC	GMC	GME I	GME II	GME III
Allobates																	
Al. insperatus	KU 109301	8	-	+	+	0	0	-	+	-	0	0	+	-	-	0	0
	KU 146211	3	-	+	+	0	0	-	+	-	0	0	+	-	-	0	0
	KU 158615	4	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0
Al. sp. Caxiuanã	TG 3668	P	+	+	0	0	0	-	±	0	0	0	-	-	0	0	0
	TG 3678	3	-	+	+++	0	0	-	+	-	0	0	++	-	-	0	0
	TG 3722	3	+	+/++	+++	0	0	-	+	-	0	0	+	-	+	0	0
Al. talamancae	KU 94738	9	-	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0
	KU 94740	3	+/-	+	+	0	0	-	+	-	0	0	-	-	-	0	0
Al. trilineatus	KU 205271	3	-	+	++	0	0	-	±	-	0	0	+	-	-	0	0
	KU 205274	3	-	+	++	0	0	-	-	-	0	0	++	+/-	-	0	0
	KU 215173	9	±	+/-	0	0	0	-	±	0	0	0	-	-	0	0	0
Anomaloglossus																	
An. stepheni	A67833	♂ juv	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0
	A67858	3	+	-	+++	0	-	-	-	-	0	-	++	+	-	0	+++
	A67873	9	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0
Aromobates																	
Ar. haydeeae	KU 181033	9	++	+	0	0	0	-	-	0	0	0	+	±	0	0	0
	KU 181040	3	-	+	+++	0	0	-	-	-	0	0	++	+	++	0	0
Ar. mayorgai	KU 132936	3	+	+	++	0	0	-	-	-	0	0	++	+	+	0	0
	KU 133213	9	-	+	0	0	0	-	++	0	0	0	-	++	0	0	0
Mannophryne																	
M. olmonae	KU 154406	3	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0	++	-	0	0	0
Colostethus																	
C. brachistriatus	WB3063	8	+	+	+++	++	0	-	+	+	-	0	-	+	-	-	0

	WB3064	Ŷ	+	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0
	WB3065	? juv	++	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0
C. fraterdanieli	KU 133256	3	-	+	++	+++	0	-	-	-	-	0	-	+	±	-	0
	KU 133272	Ŷ	+	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0
	KU 139543	3	+	+	++	+++	0	-	+	-	-	0	-	++	+	-	0
	KU 139555	9	+	+	0	0	0	-	-	0	0	0	+	+ / ++	0	0	0
	KU 139556	3	+	+	++	+++	0	-	-	-	-	0	-	\pm	-	-	0
C. mertensi	KU 139620	3	-	+	+	++	0	-	-	-	-	0	-	-	+	++	0
	KU 139621	9	-	+	0	0	0	-	+/ +++	0	0	0	+	+	0	0	0
C. panamansis	KU 76644	3	++	+	++	+	0	-	±	-	-	0	-	+	+	++	0
	KU 76652	9	+	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	+	0	0	0
	KU 80406	3	-	+	++	-	0	-	-	-	-	0	+	+	++	+++	0
	KU 172603	∂ juv	-	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	+	0	0	0
C. pratti	KU 76781	3	±	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	+	0	0	0
	KU 76784	9	0	+	0	0	0	0	-	0	0	0	0	+	0	0	0
Ameerega																	
Am. hahneli	KU 149760	9	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	+	0	0	0
	KU 149766	3	-	+	++	+	0	-	-	-	-	0	-	+	-	+	0
	TG 3091	9	+	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0
	TG 3092	3	+	+	++	+	0	-	+	-	-	0	-	-	-	+	0
Am. parvula	KU 109261	9	±	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0
	KU 109277	3	+	+	++	+	0	-	-	-	-	0	-	-	±	+++	0
Am. petersi	KU 172121	9	+	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0
	KU 172127	3	+	+	++	++	0	-	+	-	-	0	-	-	±	++	0
Epipedobates																	
E. boulengeri	WB3030	3	+	+	++	+++	0	-	-	-	-	0	-	+	+	+	0
	WB3039	P	++	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0
E. machalila	KU 132336	3	-	+	++	+++	0	-	-	-	-	0	-	+	±	-	0

	KU 142485	4	++	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	+	0	0	0
E. tricolor	KU 152091	3	+	+	++	+++	0	-	-	+	-	0	-	+	+	-	0
	KU 152110	3	-	+	++	+++	0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	0
	KU 152111	4	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	+	0	0	0
	KU 152119	4	-	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	+	0	0	0
Silverstoneia																	
S. erasmios	MR 3152	♀ juv	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0
	MR 3363	4	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0
	MR 3511	8	0	+	++	0	0	0	+	+	0	0	0	+	+	0	0
S. flotator	KU 76817	4	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	+	0	0	0
	KU 94657	8	-	+	++	+++	0	-	-	-	-	0	-	+	-	-	0
Hyloxalus																	
H. anthracinus	KU 202813	8	-	+	++	+++	0	-	-	-	-	0	+ / ++	+	+	+++	0
	KU 202827	4	+	+	0	0	0	-	+	0	0	0	+	-	0	0	0
H. jacobuspetersi	KU 132307	P	-	+	0	0	0	-	+++	0	0	0	-	+	0	0	0
	KU 132308	3	+	+	+	+	0	-	+	-	±	0	++	+	-	+	0
H. nexipus	KU 211827	3	+	+	++	+	0	-	-	+	-	0	-	+	+	+	0
	KU 211832	4	+	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0
H. pulchellus	KU 117968	P	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0	-	-	0	0	0
	KU 117970	3	-	+/-	0	0	0	-	-	0	0	0	-	+	0	0	0
Phyllobates																	
P. vittatus	KU 93926	3	+	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	+	0	0	0
	KU 93929	9	+	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	+	0	0	0
Andinobates																	
A. ophistomelas	WB 3068	8	+	+	0	0	0	-	+	0	0	0	-	-	0	0	0
					-												

*Resultados da histoquímica estão representados como: +++, fortemente positivo; +, positivo; +, levemente positivo; -, negativo; ±, variável. 0, glândula ausente. Glândulas em que foram encontradas duas intensidades histoquímicas estão separadas por "/". §Números das coleções ou de coleta dos espécimes: A, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; KU, University of Kansas; WB, Wilmar Bolivar; MR, Marco Rada; TG, Taran Grant.

 $^{\circ}$ Sexo e idade do espécime: \bigcirc , fêmea; \bigcirc , macho; juv, juvenil.

^{*γ*}GGC, glândula granulosa comum; GMC, glândula mucosa comum; GME I, glândula mucosa especializada de tipo I; GME II, glândula mucosa especializada de tipo II; GME III, glândula mucosa especializada de tipo III.

⁴PAS, Ácido Periódico em reativo Schiff; AA, Azul de Alcian pH 2,5; AN, Amarelo Naftol; AB, Azul de Bromofenol.

Tipos glandularas ^y	Testes histoquímicos⊄									
ripos glandulares	PAS	AA	AN/AB							
GGC	+	-	-							
GMC	++	\pm	-							
GME I	0	0	0							
GME II	0	0	0							
GME III	0	0	0							

Tabela 4. Histoquímica da pele do dorso de machos e fêmeas de *Anomaloglossus stepheni*[×]

*Resultados da histoquímica estão representados como: +++, fortemente positivo; ++, positivo; +, levemente positivo; -, negativo; ±, variável. 0, glândula ausente. ⁷GGC, glândula granulosa comum; GMC, glândula mucosa comum; GME I, glândula mucosa especializada de tipo I; GME II, glândula mucosa especializada de tipo II; GME III, glândula mucosa especializada de tipo II; GME III, glândula mucosa especializada de tipo III

⁴PAS, Ácido Periódico em reativo de Schiff; AA, Azul de Alcian pH 2,5; AN, Amarelo Naftol; AB, Azul de Bromofenol.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta-Galvis A.R., Cuentas D.A., Coloma L.A. 1999. Una nueva espece de Colostethus (Anura: Dendrobatidae) de la región del Caribe de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 23: 225–230.
- Aichinger M. 1991. A new species of poison-dart frog (Anura: Dendrobatidae) from the Serranía de Sira, Peru. *Herpetologica* 47: 1–5.
- Almendáriz C.A., Ron S.R., Brito-M J. 2012. Una especie nueva de rana venenosa de altura del género *Excidobates* (Dendrobatoidea: Dendrobatidae) de la Cordillera del Cóndor. *Papéis Avulsos de Zoologia* 52: 387–399.
- Amézquita A., Márquez R., Mejía-Vargas D., Kahn T.R., Suárez G., Mazariegos L. 2013. A new species of Andean poison frog, *Andinobates* (Anura: Dendrobatidae), from the northwestern Andes of Colombia. *Zootaxa* 3620: 163–178.
- Anganoy-Criollo M.A. 2012. A new species of *Allobates* (Anura, Dendrobatidae) from the western flank of the Serranía de Perijá, Colombia. *Zootaxa* 3308: 49–62.
- Ardila-Robayo M.C., Acosta-Galvis A.R., Coloma L.A. 2000. Una nueva especie de *Colostethus*Cope, 1867 (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) de la Cordillera Oriental Colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 239–244.
- Bancroft J., Stevens A. 1982. Theory and practice of histological techniques. Londres: *Churchill Livingstone*.
- Barbour T. 1905. The vertebrata of Gorgona Island, Colombia: Reptilia; Amphibia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 46: 98–102.
- Barbour T., Noble G.K. 1920. Some amphibians from northwestern Peru, with a revision of the genera *Phyllobates* and *Telmatobius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 63: 395–427.
- Barrio-Amorós C.L., Fuentes-Ramos O., Rivas-Fuenmayor, G.A. 2004. Two new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from the Venezuelan Guayana. *Salamandra* 40: 183– 200.
- Barrio-Amorós C.L., Rivas-Fuenmayor G.A., Kaiser H. 2006. New species of Colostethus (Anura, Dendrobatidae) from the Península de Paria, Venezuela. Journal of Herpetology 40: 371–377.
- Barrio-Amorós C.L. 2006. A new dendrobatid frog (Anura: Dendrobatidae: *Colostethus*) from Aprada tepui, southern Venezuela. *Zootaxa* 1110: 59–68.
- Barrio-Amorós C.L., Brewer-Carias C. 2008. Herpetological results of the 2002 expedition to Sarisariñama, a tepui in Venezuelan Guayana, with the description of five new species.

Zootaxa 1942: 1–68.

- Barrio-Amorós C.L., Santos J.C. 2009. Description of a new *Allobates* (Anura, Dendrobatidae) from the eastern Andean piedmont, Venezuela. *Phyllomedusa* 8: 89–104.
- Barrio-Amorós C.L., Santos J.C., Jovanovic O. 2010a. A new dendrobatid frog (Anura: Dendrobatidae: Anomaloglossus) from the Orinoquian rainforest, southern Venezuela. Zootaxa 2413: 37–50.
- Barrio-Amorós C.L., Santos J.C., Molina C.R. 2010b. An addition to the diversity of dendrobatid frogs in Venezuela: description of three new collared frogs (Anura: Dendrobatidae: *Mannophryne*). *Phyllomedusa* 9: 3–35.
- Barrio-Amorós C.L., Rivero R.A., Santos J.C. 2011. A new striking dendrobatid frog (Dendrobatidae: Aromobatinae, Aromobates) from the Venezuelan Andes. Zootaxa 3063: 39–52.
- Barrio-Amorós C.L., Santos J.C. 2011. Redescription and generic assignation of *Dendrobates rufulus* Gorzula, 1990 (Anura: Dendrobatidae) from the Chimantá Massif, Venezuela. Salamandra 47: 155–160.
- Barrio-Amorós C.L., Santos J.C. 2012. A phylogeny for Aromobates (Anura: Dendrobatidae) with description of three new species from the Andes of Venezuela, taxonomic comments on Aromobates saltuensis, A. inflexus, and notes on the conservation status of the genus. Zootaxa 3422: 1–31.
- Batista A., Jaramillo C.A., Ponce M., Crawford A.J. 2014. A new species of *Andinobates* (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) from west central Panama. *Zootaxa* 3866: 333–352.
- Bauer L. 1986. A new genus and a new specific name in the dart poison frog family (Dendrobatidae, Anura, Amphibia). *RIPA November*: 1–12.
- Behmer O.A., Tolosa E.M.C., Freitas Neto A.G. 1976. Manual de técnicas para histologia normal e patológica. São Paulo: *EDART São Paulo Livraria Editora*.
- Bernal-Bautista M.H., Luna-Mora V.F., Gallego O., Quevedo-Gil A. 2007. A new species of poison frog (Amphibia: Dendrobatidae) from the Andean mountains of Tolima, Colombia. *Zootaxa* 1638: 59–68.
- Bibron Em: De la Sagra R. 1840. Historia, fisica, politica y natural de la isla de Cuba, segunda part. História natural. Paris: *Arthus Bertrand*.
- Boistel R., Massary J.C. 1999. Les amphibiens vénéneux de la famille des dendrobatidés. *Le Courier de la Nature* 176: 34–39.
- Boulenger G.A. 1882. Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the collection of the British Museum. Second Edition. Londres: *Taylor and Francis*.

- Boulenger G.A. 1884. On a collection of frogs from Yurimaguas, Huallaga river, northern Peru. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1883: 635–638.
- Boulenger G.A. 1899a. Descriptions of new batrachians in the collection of the British Museum (Natural History). *Annals and Magazine of Natural History Series* 7 3: 273–277.
- Boulenger G.A. 1899b. Descriptions of new reptiles and batrachians collected by Mr. P. O. Simons in the Andes of Ecuador. *Annals and Magazine of Natural History Series* 7 4: 454– 457.
- Boulenger G.A. 1918. Descriptions of new South American batrachians. *Annals and Magazine* of Natural History Series 9 2: 427–433.
- Bourne G.R., Collins A.C., Holder A.M., Mccarthy C.L., Bourne R., Mccarthy L. 2010. Vocal communication and reproductive behavior of the frog *Colostethus beebei* in Guyana. *Journal of Herpetology* 35: 272–281.
- Brizzi R., Delfino G., Jantra S., Alvarez B.B., Sever D. M. 2001. The amphibian cutaneous glands: some aspects of their structure and adaptive role. *Herpetologia Candiana* 43–49.
- Brizzi R., Delfino G., Pellegrini R. 2002. Specialized mucous glands and their possible adaptive role in the males of some species of *Rana* (Amphibia, Anura). *Journal of Morphology* 254: 328–341.
- Brizzi R., Delfino G., Jantra S. 2003. An overview of breeding glands. Em: Jamieson B.G.M. Reproductive biology and phylogeny, vol. 2: reproductive biology and phylogeny of Anura. EUA: Science Publishers, Inc. cap 6: 253–317.
- Brown J.L., Schulte R., Summers K. 2006. A new species of *Dendrobates* (Anura: Dendrobatidae) from the Amazonian lowlands of Perú. *Zootaxa* 1152: 45–58.
- Brown J.L., Twomey E., Pepper M., Sanchez-Rodriguez M.. 2008. Revision of the *Ranitomeya fantastica* species complex with description of two new species from central Peru (Anura: Dendrobatidae). *Zootaxa* 1823: 1–24.
- Brown J.L., Twomey E. 2009. Complicated histories: three new species of poison frogs of the genus *Ameerega* (Anura: Dendrobatidae) from north-central Peru. *Zootaxa* 2049: 1–38.
- Brown J.L., Caldwell J.P., Twomey E., Melo-Sampaio P.R., Souza M.B. 2011. Em: Brown J.L., Twomey E., Amézquita A., Souza M.B., Caldwell J.P., Lötters S., von May R., Melo-Sampaio P.R., Mejía-Vargas D., Pérez-Peña P.E., Pepper M., Poelman E.H., Sanchez-Rodriguez M., Summers K. 2011. A taxonomic revision of the Neotropical poison frog genus *Ranitomeya* (Amphibia: Dendrobatidae). *Zootaxa* 3083: 1–120.
- Brunetti A.E., Hermida G.N., Faivovich J. 2012. New insights into sexually dimorphic skin glands of anurans: the structure and ultrastructure of the mental and lateral glands in

Hypsiboas punctatus (Amphibia: Anura: Hylidae). Journal of Morphology 273: 1257–1271.

- Brunetti A.E., Hermida G.N., Luna M.C., Barsotti A.M.G., Jared C., Antoniazzi M.M., Rivera-Correa M., Berneck B.V.M., Faivovich J. 2015. Diversity and evolution of sexually dimorphic mental and lateral glands in Cophomantini treefrogs (Anura: Hylidae: Hylinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 114: 12–34.
- Caldwell J.P., Myers C.W. 1990. A new poison frog from Amazonian Brazil, with further revision of the *quinquevittatus* group of *Dendrobates*. *American Museum Novitates* 2988: 1–21.
- Caldwell J.P., Lima A.P. 2003. A new Amazonian species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) with a nidicolous tadpole. *Herpetologica* 59: 219–234.
- Caldwell J.P. 2005. A new Amazonian species of *Cryptophyllobates* (Anura: Dendrobatidae). *Herpetologica* 61: 449–461.
- Carvalho T.R., Martins L.B., Giaretta A.A. 2016. A new account for the endangered cerrado rocket frog *Allobates goianus* (Bokermann, 1975) (Anura: Aromobatidae), with comments on taxonomy and conservation. *Acta Herpetologica* 11: 21–30.
- Cisneros-Heredia D.F., Yánez-Muñoz M.H. 2011. A new poison frog of the genus *Epipedobates* (Dendrobatoidea: Dendrobatidae) from the north-western Andes of Ecuador. *Avances en Ciencias e Ingeníerias Sección B* 2: 83–86.
- Cochran D.M., Goin C.J. 1964. Description of a new frog of the genus *Phyllobates* from Colombia (Amphibia, Ranidae, Dendrobatinae). *Senckenbergiana Biologica* 45: 255–257.
- Cochran D.M., Goin C.J. 1970. Frogs of Colombia. Bulletin of the United States National Museum 288: 1–655.
- Coloma L.A. 1995. Ecuadorian frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). *Miscellaneous Publication University of Kansas* 87: 1–72.
- Cope E.D. 1865. Sketch of the primary groups of Batrachia Salientia. *Natural History Review* 5: 97–120.
- Cope E.D. 1866. Fourth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 18: 123–132.
- Cope E.D. 1874. On some Batrachia and Nematognathi brought from the upper Amazon by Prof. Orton. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 26: 120–137.
- Cope E.D. 1875. On the Batrachia and Reptilia of Costa Rica. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia Series 2* 8: 93–154.
- Cope E.D. 1893. Second addition to the knowledge of the Batrachia and Reptilia of Costa Rica. *Proceedings of the American Philosophical Society* 31: 333–347.

- Cope E.D. 1899. Contributions to the herpetology of New Granada and Argentina, with descriptions of new forms, by Edward D. Cope; a posthumous paper edited by J. Percy Moore. *Philadelphia Museums Science Bulletin* 1: 1–22.
- Delfino G., Brizzi R., Alvarez B.B., Kracke-Berndorff R. 1998. Serous cutaneous glands in *Phyllomedusa hypochondrialis* (Anura, Hylidae): secretory patterns during ontogenesis. *Tissue and Cell* 30: 30–40.
- Delfino G., Giachi F., Nosi D., Malentacchi C. 2010. Serous cutaneous glands in *Phyllobates bicolor* (Anura: Dendrobatidae): an ontogenetic, ultrastructural study on secretory product biosynthesis and maturation. *Copeia* 2010: 27–37.
- Duellman W.E., Trueb L. 1986. Biology of amphibians. EUA: McGraw-Hill.
- Duellman W.E., Lynch J.D. 1988. Anuran amphibians from the Cordillera de Cutucu, Ecuador. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 140: 125–142.
- Duellman W.E., Simmons J.E. 1988. Two new species of dendrobatid frogs, genus *Colostethus*, from the Cordillera del Condor, Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 140: 115–125.
- Duellman W.E. 2004. Frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) in the Andes of northern Peru. *Scientific Papers University of Kansas* 35: 1–49.
- Dunn E.R. 1924. Some panamanian frogs. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan 151: 1–16.
- Dunn E.R. 1931. New frogs from Panama and Costa Rica. Occasional Papers of the Boston Society of Natural History 5: 385–401.
- Dunn E.R. 1933. Amphibians and reptiles from El Valle de Anton, Panama. Occasional Papers of the Boston Society of Natural History 8: 65–79.
- Dunn E.R. 1941. Notes on Dendrobates aureas. Copeia 1941: 88-93.
- Edwards S.R. 1971. Taxonomic notes on South American *Colostethus* with descriptions of two new species (Amphibia, Dendrobatidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 84: 147–162.
- Edwards S.R. 1974. Taxonomic notes on South American dendrobatid frogs of the genus *Colostethus. Occasional Papers of the Museum of Natural History* 30: 1–14.
- Els W.J., Henneberg R. 1990. Histological features and histochemistry of the mucous glands in ventral skin of the frog (*Rana fuscigula*). *Histology and Histopathology* 5: 343–348.
- Epstein M.S., Blackburn D.G. 1996. Histology and histochemistry of androgen-stimulated nuptial pads in the leopard frog, *Rana pipiens*, with notes on nuptial gland evolution. *Canadian Journal of Zoology* 75: 472–477.

Fabrezi M., Alberch P. 1996. The carpal elements of anurans. Herpetologica 52: 188-204.

- Farris J.S., 1970. Methods for computing Wagner trees. Systematic Zoology 19, 83-92.
- Felsemburgh F.A., Carvalho-e-Silva S.P., de Brito-Gitirana L. 2007. Morphological characterization of the anuran integument of the *Proceratophrys* and *Odontophrynus* genera (Amphibia, Anuran, Leptodactylidae). *Micron* 38: 439–445.
- Ferraro D.P., Topa P.E., Hermida G.N. 2011. Lumbar glands in the frog genera *Pleurodema* and *Somuncuria* (Anura: Leiuperidae): histological and histochemical perspectives. Acta Zoologica 94: 44–57.
- Fouquet A., Souza S.M., Nunes P.M.S., Kok P.J.R., Curcio F.F., Carvalho C.M., Grant T., Rodrigues M.T. 2015. Two new endangered species of *Anomaloglossus* (Anura: Aromobatidae) from Roraima State, northern Brazil. *Zootaxa* 3926: 191–210.
- Fouquet A., Vacher J.P., Courtois E.A., Villette B., Reizine H., Gaucher P., Jairam R., Ouboter P.E., Kok P.J.R. 2018. On the brink of extinction: two new species of *Anomaloglossus* from French Guiana and amended definitions of *Anomaloglossus degranvillei* and *A. surinamensis* (Anura: Aromobatidae). *Zootaxa* 4379: 1–23.
- Fox H. 1986. Dermal glands. Em: Bereiter-Hahn J., Matoltsy A.G., Richards K.S. Biology of the integument, vol.2: Vertebrates. Berlim: *Springer*. cap.6: 116–135.
- Frost D.R. 1986. A new *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from Ecuador. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 99: 214–217.
- Fujikura K., Kurabuchi S., Tabuchi M., Inoue S. 1988. Morphology and distribution of the skin glands in *Xenopus laevis* and their response to experimental stimulations. *Zoological Science* 5: 415–430.
- Funkhouser J.W. 1956. New frogs from Ecuador and southwestern Colombia. Zoologica. New York 41: 73–80.
- Grant T., Humphrey E.C., Myers C.W. 1997. The median lingual process of frogs: a bizarre character of Old World ranoids discovered in South American dendrobatids. *American Museum Novitates* 3212: 1–40.
- Grant T., Castro-Herrera F. 1998. The cloud forest *Colostethus* (Anura, Dendrobatidae) of a region of the Cordillera Occidental of Colombia. *Journal of Herpetology* 32: 378–392.
- Grant T. 1998. Una nueva especie de *Colostethus* del grupo *edwardsi* de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 22: 423–428.
- Grant T., Rodríguez L. O. 2001. Two new species of frogs of the genus Colostethus (Dendrobatidae) from peru and a redescription of C. trilineatus (Boulenger, 1883). American Museum Novitates 3355: 1–24.

- Grant T., Ardila-Robayo M.C. 2002. A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from the eastern slopes of the Cordillera Oriental of Colombia. *Herpetologica* 58: 252–260.
- Grant T. 2004. On the identities of *Colostethus inguinalis* (Cope, 1868) and *C. panamensis* (Dunn, 1933), with comments on *C. latinasus* (Cope, 1863) (Anura: Dendrobatidae). *American Museum Novitates* 3444: 1–24.
- Grant T., Kluge A.G. 2004. Transformation series as an ideographic character concept. *Cladistics* 20: 23–31.
- Grant T., Frost D.R., Caldwell J.P., Gagliardo R., Haddad C.F.B., Kok P.J.R., Bruce Means D., Noonan B.P., Schargel W.E., Wheeler W.C. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299: 1–262.
- Grant T. 2007. A new, toxic species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae: Colostethinae) from the Cordillera Central of Colombia. *Zootaxa* 1555: 39–51.
- Grant T., Acosta-Galvis A.R., Rada M.. 2007. A name for the species of Allobates (Anura: Dendrobatoidea: Aromobatidae) from the Magdalena Valley of Colombia. *Copeia* 2007: 844–854.
- Grant T., Kluge A.G. 2009. Parsimony, explanatory power, and dynamic homology testing. *Systematics and Biodiversity* 7: 357–363.
- Grant T., Myers C.W. 2013. Review of the frog genus *Silverstoneia*, with descriptions of five new species from the Colombian Chocó (Dendrobatidae: Colostethinae). *American Museum Novitates* 3784: 1–58.
- Grant T., Rada M., Anganoy-Criollo M., Batista A., Dias P.H., Jeckel A.M., Machado D.J., Rueda-Almonacid J.V. 2017. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives revisited (Anura: Dendrobatoidea). *South American Journal of Herpetology* 12: S1–S90.
- Haddad C.F.B., Sawaya R.J. 2000. Reproductive modes of atlantic forest Hylid frogs : a general overview and the description of a new mode. *Biotropica* 32(4b): 862–871.
- Hartmann M.T., Hartmann P.A., Haddad C.F.B. 2004. Visual signaling and reproductive biology in a nocturnal treefrog, genus *Hyla* (Anura: Hylidae). *Amphibia-Reptilia* 25: 395–406.
- Hardy J.D.Jr. 1983. A new frog of the genus *Colostethus* from the island of Tobago, west Indies (Anura: Dendrobatidae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 19: 47–57.
- Harvey L.A., Propper C.R. 1997. Effects of androgens on male sexual behavior and secondary sex characters in the explosively breeding spadefoot toad, *Scaphiopus couchii*. *Hormones and Behavior* 31: 89–96.

- Hellmich W. 1940. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Hyloxalus* (Brachycephalidae, Amphibia). Zoologischer Anzeiger 131: 113–128.
- Houck L.D., Sever D.M. 1994. Role of the skin in reproduction and behaviour. Em: Heatwole H., Barthalamus G. Amphibian biology. vol. 1. Australia: *Surrey Beatty and Sons*. cap 10: 351–381.
- Houck L.D. 2009. Pheromone communication in amphibians and reptiles. *Annual Review of Physiology* 71: 161–176.
- Humason G.L. 1962. Animal tissue techniques. São Francisco: W. H. Freemand and Company.
- Iwasawa H., Kobayashi M. 1974. Effects of testosterone and estradiol on the development of sexual characters in young *Rana nigromaculata*. *Biology of reproduction* 11: 398–405.
- Jared C., Antoniazzi M.M., Jordão A.E.C., Silva J.R.M.C., Greven H., Rodrigues M.T. 2009. Parotoid macroglands in toad (*Rhinella jimi*): their structure and functioning in passive defence. *Toxicon* 54: 197–207.
- Jiménez de la Espada M. 1870. Fauna neotropicalis species quaedam nondum cognitae. *Jornal de Sciências, Mathemáticas, Physicas e Naturaes* 3: 57–65.
- Jiménez de la Espada M. 1875. Vertebrados del Viaje al Pacífico Verificado de 1862 a 1865 por una Comisión de Naturalistas Enviada por el Gobierno Español. Madri: A. *Miguel Ginesta*.
- Jungfer K.H. 1989. Pfeilgiftfrösche der Gattung *Epipedobates* mit rot granuliertem Rücken aus dem Oriente von Ecuador und Peru. *Salamandra* 25: 81–98.
- Jungfer K.H., Weygoldt P., Juraske N. 1996. *Dendrobates vicentei*, ein neuer Pfeilgiftfrosch aus Zentral-Panama. *Herpetofauna* 18: 17–26.
- Jungfer K.H., Lötters S., Jörgens D. 2000. Der kleinste Pfeilgiftfrosch—eine neue *Dendrobates*-Art aus West-Panama. *Herpetofauna* 22: 11–18.
- Jungfer K.H., Böhme W. 2004. A new poison-dart frog (*Dendrobates*) from northern central Guyana (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Salamandra* 40: 99–104.
- Junqueira L.C.U. 1995. Histology recisited: technical improvement promoted by the use of hydrophilic resin embedding. *Ciência e Cultura* 47: 92–95.
- Kaiser H., Coloma L.A., Gray H.M. 1994. A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from Martinique, French Antilles. *Herpetologica* 50: 23–32.
- Kaplan M. 1997. A new species of *Colostethus* from the Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia) with comments on intergeneric relationships within the Dendrobatidae. *Journal* of Herpetology 31: 369–375.
- Kneller M., Henle K. 1985. Ein neuer Blattsteiger-Frosch (Salientia: Dendrobatidae: *Phyllobates*) aus Peru. Salamandra 21: 62–69.

- Kok P.J.R., Sambhu H., Roopsind I., Lenglet G.L., Bourne G.R. 2006a. A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) with maternal care from Kaieteur National Park, Guyana. *Zootaxa* 1238: 35–61.
- Kok P.J.R., MacCulloch R.D., Gaucher P., Poelman E.H., Bourne G.R., Lathrop A., Lenglet G.L. 2006b. A new species of *Colostethus* (Anura, Dendrobatidae) from French Guiana with a redescription of Colostethus beebei (Noble, 1923) from its type locality. *Phyllomedusa* 5: 43–66.
- Kok P.J.R., MacCulloch R.D., Lathrop A., Willaert B., Bossuyt F. 2010. A new species of *Anomaloglossus* (Anura: Aromobatidae) from the Pakaraima Mountains of Guyana. *Zootaxa* 2660: 18–32.
- Kok P.J.R., Willaert B., Means D.B. 2013a. A new diagnosis and description os Anomaloglossus roraima (La Marca, 1998) (Anura: Aromobatidae: Anomaloglossinae), with description of its tadpole and call. South American Journal of Herpetology 8: 29–45.
- Kok P.J.R., Hölting M., Ernst R. 2013b. A third microendemic to the Iwokrama Mountains of central Guyana: a new "cryptic" species of *Allobates* Zimmerman and Zimmerman, 1988 (Anura: Aromobatidae). *Organisms, Diversity & Evolution* 13: 621–638.
- Kok P.J.R., Nicolaï M.P.J., Lathrop A., MacCulloch R.D. 2018. Anomaloglossus meansi sp. n., a new Pantepui species of the Anomaloglossus beebei group (Anura, Aromobatidae). ZooKeys 759: 98–116.
- La Marca E. 1992. Catalogo taxonomico, biogeografico y bibliografico de las ranas de Venezuela. *Cuadernos Geográficos Universidad de Los Andes* 9: 1–197.
- La Marca E. 1994a. Descripción de un genero nuevo de rana (Amphibia: Dendrobatidae) de la Cordillera de Merida, Venezuela. *Universidad de los Anges Anuario de Investigacion* 1991: 39–41.
- La Marca E. 1994b. Taxonomy of the frogs of the genus *Mannophryne* (Amphibia; Anura; Dendrobatidae). *Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana* 4: 1–75.
- La Marca E. 1997. Ranas del genero *Colostethus* (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) de la Guayana Venezolana con la descripción de siete especies nuevas.. *Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana* 9: 1–64.
- La Marca E., Vences M., Lötters S. 2002. Rediscovery and mitochondrial relationships of the dendrobatoid frog *Colostethus humilis* suggest parallel colonization of the Venezuelan Andes by poison frogs. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 233–240.
- La Marca E., Manzanilla J., Mijares-Urrutia A. 2004. Revisión taxonómica del *Colostethus* del Norte de Venezuela confuindido durante largo tiempo con *C. brunneus. Herpetotropicos*

1:40–50.

- La Marca E. 2009. A frog survivor (Amphibia: Anura: Aromobatidae: *Mannophryne*) of the traditional coffee belt in the Venezuelan Andes. *Herpetotropicos* 5: 49–56.
- La Marca E., Otero-López L.M. 2012. Rediscovery of the types of *Colostethus meridensis*, with description of a related new species and redescription of *Aromobates mayorgai* (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Herpetotropicos* 7: 55–74.
- Lescure J. 1975. Contribution à l'étude des amphibiens de Guyane Française. III. Une nouvelle espèce de *Colostethus* (Dendrobatidae): *Colostethus degranvillei* n. sp. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle Serie 3, Zoologie* 293: 413–420.
- Lima A.P., Caldwell J.P. 2001. A new amazonian species of *Colostethus* with sky blue digits. *Herpetologica* 57: 133–138.
- Lima A.P., Sanchez, D.E.A., Souza J.R.D. 2007. A new amazonian species of the frog genus *Colostethus* (Dendrobatidae) that lays its eggs on the undersides of leaves. *Copeia* 2007: 114–122.
- Lima A.P., Caldwell J.P., Strüssmann C. 2009. Redescription of *Allobates brunneus* (Cope) 1887 (Anura: Aromobatidae: Allobatinae), with a description of the tadpole, call, and reproductive behavior. *Zootaxa* 1988: 1–16.
- Lima A.P., Caldwell J.P., Biavati G., Montanarin A. 2010. A new species of *Allobates* (Anura: Aromobatidae) from Paleovárzea Forest in Amazonas, Brazil. *Zootaxa* 2337: 1–17
- Lima A.P., Simões P.I., Kaefer Í.L. 2014. A new species of *Allobates* (Anura: Aromobatidae) from the Tapajós River basin, Pará State, Brazil. *Zootaxa* 3889: 355–387.
- Lima A.P., Simões P.I., Kaefer Í.L. 2015. A new species of *Allobates* (Anura: Aromobatidae) from Parque Nacional da Amazônia, Pará State, Brazil. *Zootaxa* 3980: 501–525.
- Lötters S., Debold P., Henle K., Glaw F., Kneller M. 1997. Ein neuer Pfeilgiftfrosch aus der *Epipedobates pictus*-Gruppe vom Osthang der Cordillera Azul in Perú. *Herpetofauna* 19: 25–34.
- Lötters S., Morales V.R., Proy C. 2003. Another new riparian dendrobatid frog species from the Upper Amazon Basin of Peru. *Journal of Herpetology* 37: 707–713.
- Lötters S., Schmitz A., Reichle S. 2005. A new cryptic species of poison frog from the Bolivian Yungas (Anura: Dendrobatidae: *Epipedobates*). *Herpetozoa* 18: 115–124.
- Lötters S., Schmitz A., Reichle S., Rödder D., Quennet V. 2009. Another case of cryptic diversity in poison frogs (Dendrobatidae: *Ameerega*)—description of a new species from Bolivia. *Zootaxa* 2028: 20–30.
- Luna M.C., Taboada C., Baêta D., Faivovich J. 2012. Structural diversity of nuptial pads in

Phyllomedusinae (Amphibia: Anura: Hylidae). Journal of Morphology 273: 712-724.

- Lutz A. 1925. Batraciens du Brésil. Comptes Rendus et Mémoires Hebdomadaires des Séances de la Société de Biologie et des ses Filiales 93: 137–139.
- Lynch J.D. 1982. Two new species of poison-dart frogs (*Colostethus*) from Colombia. *Herpetologica* 38: 366–374.
- Lynch J.D., Ruiz-Carranza P.M. 1985. Una nueva especie de *Colostethus* (Amphibia: Dendrobatidae) de la Cordillera Occidental de Colombia. *Lozania* 54: 1–6.
- Lynch L.C., Blackburn D.G. 1995. Effects of testosterone administration and gonadectomy on nuptial pad morphology in overwinteringmale leopard frogs, *Rana pipiens*. Amphibia-Reptilia 16:113–121.
- Maddison W.P., Maddison D.R.. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.40. Disponível em: http://mesquiteproject.org.
- Mailho-Fontana P.L., Antoniazzi M.M., Rodrigues I., Sciani J.M., Pimenta D.C., Brodie E.D., Rodrigues M.T., Jared C. 2017. Parotoid, radial, and tibial macroglands of the frog *Odontophrynus cultripes*: differences and similarities with toads. *Toxicon* 129: 123–133.
- Manzanilla J., Jowers M.J., La Marca E., García-París M. 2007a. Taxonomic reassessment of Mannophryne trinitattis (Anura: Dendrobatidae) with a description of new species from Venezuela. *Herpetological Journal* 17: 31–42.
- Manzanilla J., La Marca E., Jowers M.J., Sánchez D., García-París M. 2007b. Un nuevo Mannophryne (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) del Macizo del Turimiquire, noreste de Venezuela. Herpetotropicos 2: 105–113.
- Márquez R., Mejía-Vargas D., Palacios-Rodríguez P., Ramírez-Castañeda V., Amézquita A. 2017. A new species of Andinobates (Anura: Dendrobatidae) from the Urabá region of Colombia. *Zootaxa* 4290: 531–546.
- Martins M. 1989. Nova espécie de *Colostethus* da Amazonia central (Amphibia: Dendrobatidae). *Revista Brasileira de Biologia* 49: 1009–1012.
- Meinhardt D.J., Parmalee J.R. 1996. A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from Venezuela. *Herpetologica* 52: 70–77.
- Melo-Sampaio P.R., Souza M.B., Peloso P.L.V. 2013. A new, riparian, species of Allobates Zimmermann and Zimmermann, 1988 (Anura: Aromobatidae) from southwestern Amazonia. Zootaxa 3716: 336–348.
- Mijares-Urrutia A., Arends-R A. 1999. Un nuevo Mannophryne (Anura: Dendrobatidae) del Estado Falcón, con comentarios sobre la conservacion del género en el noroeste de Venezuela. Caribbean Journal of Science 35: 231–327.

- Mills J.W., Prum B.E. 1984. Morphology of the exocrine glands of the frog skin. *American Journal of Anatomy* 171: 91–106.
- Montanarin A., Kaefer I.L., Lima A.P. 2011. Courtship and mating behaviour of the brilliantthighed frog *Allobates femoralis* from central Amazonia iImplications for the study of a species complex. *Ethology Ecology and Evolution* 23: 141–150.
- Morales V.R., Schulte R. 1993. Dos especies nuevas de *Colostethus* (Anura, Dendrobatidae) en las vertientes de la Cordillera Oriental del Perú y del Ecuador. *Alytes* 11: 97–106.
- Morales V.R. 1994. Taxonomía sobre algunos *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) de Sudamerica, con descripción de dos especies nuevas. Revista Española de *Herpetología* 8: 95–103.
- Morales V.R., Velazco P.M. 1998. Una especie nueva de *Epipedobates* (Amphibia, Anura, Dendrobatidae) de Peru. *Amphibia-Reptilia* 19: 369–376.
- Morales V.R. 2002. Sistematica y biogeografía del grupo trilineatus (Amphibia, Anura, Dendrobatidae, Colostethus), con descripción de once nuevas especies. *Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana* 13: 1–59.
- Moreno-Gómez F., Duque T., Fierro L., Arango J., Peckham X., Asencio-Santofimio H. 2014. Histological description of the skin glands of *Phyllobates bicolor* (Anura: Dendrobatidae) using three staining techniques. *International Journal of Morphology* 32: 882–888.
- Mueses-Cisneros J.J., Cepeda-Quilindo B., Moreno-Quintero V. 2008. Una nueva especie de *Epipedobates* (Anura: Dendrobatidae) del suroccidente de Colombia. *Papéis Avulsos de Zoologia* 48: 1–10.
- Myers C.W., Daly J.W. 1976a. A new species of poison frog (*Dendrobates*) from Andean Ecuador, including an analysis of its skin toxins. *Occasional Papers of the Museum of Natural History* 59: 1–12.
- Myers C.W., Daly J.W. 1976b. Preliminary evaluation of skin toxins and vocalizations in taxonomic and evolutionary studies of poison-dart frogs (Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 157: 173–262.
- Myers C.W., Daly J.W., Malkin B. 1978. A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Emberá indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 161: 307–366.
- Myers C.W., Daly J.W. 1979. A name for the poison frog of Cordillera Azul, eastern Peru, with notes on its biology and skin toxins (Dendrobatidae). *American Museum Novitates* 2674: 1–24.

Myers C.W., Daly J.W. 1980. Taxonomy and ecology of Dendrobates bombetes, a new Andean

poison frog with new skin toxins. American Museum Novitates 2692: 1-23.

- Myers C.W. 1982. Spotted poison frogs: Descriptions of three new *Dendrobates* from western Amazonia, and resurrection of a lost species from "Chiriqui". *American Museum Novitates* 2721: 1–23.
- Myers C.W., Daly J.W., Martínez V. 1984. An arboreal poison frog (*Dendrobates*) from western Panama. *American Museum Novitates* 2783: 1–20.
- Myers C.W., Burrowes P.A. 1987. A new poison frog (*Dendrobates*) from Andean Colombia, with notes on a lowland relative. *American Museum Novitates* 2899: 1–17.
- Myers C.W. 1987. New generic names from some neotropical poison frogs (Dendrobatidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 36: 301–306.
- Myers C.W., Paolillo A.O., Daly J.W. 1991. Discovery of a defensively malodorus and nocturnal frog in the family Dendrobatidae: phylogenetic significance of a new genus and species from the Venezuelan Andes. *American Museum Novitates* 3002: 1–33.
- Myers C.W. 1991. Distribution of the dendrobatid frog *Colostethus chocoensis* and description of a related species occurring macrosympatrically. *American Museum Novitates* 3010: 1–15.
- Myers C.W., Donnelly M.A. 1997. A Tepui herpetofauna on a granitic mountain (Tamacuari) in the borderland between Venezuela and Brazil: report from the Phipps Tapirapecó Expedition. *American Museum Novitates* 3213: 1–71.
- Myers C.W., Rodríguez L.O., Icochea J. 1998. *Epipedobates simulans*, a new cryptic species of poison frog from southeastern Peru, with notes on *E. macero* and *E. petersi* (Dendrobatidae). *American Museum Novitates* 3238: 1–20.
- Myers C.W., Donnelly M.A. 2001. Herpetofauna of the Yutajé–Corocoro Massif, Venezuela: second report from the Robert G. Goelet American Museum–Terramar Expedition to the northwestern Tepuis. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 261: 1–85.
- Myers C.W., Grant T. 2009. Anomaloglossus confusus, a new ecuadorian frog formerly masquerading as "Colostethus" chocoensis (Dendrobatoidea: Aromobatidae). American Museum Novitates 3659: 1–12.
- Myers C.W., Ibáñez D.R., Grant T., Jaramillo C.A. 2012. Discovery of the frog genus Anomaloglossus in Panama, with descriptions of two new species from the Chagres Highlands (Dendrobatoidea: Aromobatidae). American Museum Novitates 3763: 1–19.
- Neuwirth M., Daly J.W., Myers C.W., Tice L.W. 1979. Morphology of the granular secretory glands in skin of poison-dart frogs (Dendrobatidae). *Tissue and Cell* 11: 755–771.
- Neves M.O., Silva L.A., Akieda P.S., Cabrera R., Koroiva R., Santana D.J. 2017. A new species of poison frog, genus *Ameerega* (Anura: Dendrobatidae), from the southern Amazonian rain

forest. Salamandra 53: 485-493.

- Noble G.K. 1921. Five new species of Salientia from South America. American Museum Novitates 29: 1–7.
- Noble G.K. 1923. New batrachians from the Tropical Research Station British Guiana. *Zoologica* 3: 289–299.
- Noble G.K. 1931. The biology of the amphibia. EUA: *McGraw-Hill Book Company, Inc.* cap. 6: 130–157.
- Ouboter P.E., Jairam R. 2012. Amphibians of Suriname. Leiden: Brill.
- Páez-Vacas M., Coloma L.A., Santos J.C. 2010. Systematics of the *Hyloxalus bocagei* complex (Anura: Dendrobatidae), description of two new cryptic species, and recognition of *H. maculosus. Zootaxa* 2711: 1–75.
- Pearse A.G. 1985. Histochemistry: theoretical and applied vol. 2: analytical technology. Londres: *Churchill Livingstone*.
- Péfaur J.E. 1984. A new species of dendrobatid frog from the coast of Peru. *Journal of Herpetology* 18: 492–494.
- Péfaur J.E. 1985. New species of Venezuelan Colostethus (Dendrobatidae). Journal of Herpetology 19: 321–327.
- Pérez-Peña P.E., Chávez G., Twomey E. Brown J.L. 2010. Two new species of *Ranitomeya* (Anura: Dendrobatidae) from eastern Amazonian Peru. *Zootaxa* 2439: 1–23.
- Prates I., Antoniazzi M.M., Sciani J.M., Pimenta D.C., Toledo L.F., Haddad C.F B., Jared C. 2012. Skin glands, poison and mimicry in dendrobatid and leptodactylid amphibians. *Journal of Morphology* 273: 279–290.
- Pyburn W.F. 1981. A new poison-dart frog (Anura: Dendrobatidae) from the forest of southeastern Colombia. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94: 67–75.
- Reynolds R.P., Foster M. 1992. Four new species of frogs and one new species of snake from the Chapare region of Bolivia, with notes on other species. *Herpetological Monographs* 6: 83– 104.
- Rivero J.A. 1971. Un nuevo e interesante *Dendrobates* (Amphibia, Salientia) de Cerro Yapacana de Venezuela. *Kasmera* 3: 389–396
- Rivero J.A. 1978. Notas sobre los anfibios de Venezuela II. Sobre los *Colostethus* de los Andes Venezolanos. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 35: 327–344.
- Rivero J.A. 1980. Notas sobre los anfibios de Venezuela III. Nuevos *Colostethus* de los Andes Venezolanos. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 38: 95–111.

Rivero J.A., Langone J.A., Prigioni C.M. 1986. Anfíbios anuros colectados por la Expedición del

Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo al Río Carua, Estado Bolívar, Venezuela; con la descripción de una nueva especies de *Colostethus* (Dendrobatidae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 11: 1–15.

- Rivero J.A., Serna M.A. 1986. Dos nuevas especies de *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae). *Caldasia* 15: 525–531.
- Rivero J. A., Granados-Díaz H. 1990. Nuevos *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) del Departamento de Cauca, Colombia. *Caribbean Journal of Science* 25: 148–152.
- Rivero J.A. 1991a. New *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) from South America. *Breviora* 493: 1–28.
- Rivero J.A. 1991b. New Ecuadorian Colostethus (Amphibia, Dendrobatidae) in the collection of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. Caribbean Journal of Science 27: 1–22.
- Rivero J.A., Serna M.A. 1991. Tres nuevas especies de *Colostethus* (Anfibia [sic], Dendrobatidae) de Colombia. Trianea. *Bogotá* 4: 481–495.
- Rivero J.A., Serna M.A. 2000. Nuevos Colostethus (Amphibia, Dendrobatidae) del Departamento de Antioquia, Colombia, con la descripción del renacuajo de Colostethus fraterdanieli. Revista de Ecología Latino-Americana 2: 45–58.
- Rodríguez L.O., Myers C.W. 1993. A new poison frog from Manu National Park, southeastern Peru (Dendrobatidae, *Epipedobates*). *American Museum Novitates* 3068: 1–15.
- Rojas-Runjaic F.J.M., Infante-Rivero E.E., Barrio-Amorós C.L. 2011. A new frog of the genus Aromobates (Anura, Dendrobatidae) from Sierra de Perijá, Venezuela. Zootaxa 2919: 37– 50.
- Rueda-Almonacid J.V., Rada M., Sánchez-Pacheco S.J., Velásquez-Álvarez Á.A., Quevedo-Gil A. 2006. Two new and exceptional poison dart frogs of the genus *Dendrobates* (Anura: Dendrobatidae) from the northeastern flank of the cordiller Central of Colombia. *Zootaxa* 1259: 39–54.
- Ruiz-Carranza P.M., Ramírez-Pinilla M.P. 1992. Una nueva especies de *Minyobates* (Anura: Dendrobatidae) de Colombia. *Lozania* 61: 1–16.
- Savage J.M. 1968. The dendrobatid frogs of Central America. Copeia 1968: 745–776.
- Schmidt K.P. 1932. Reptiles and amphibians of the Mandel Venezuelan Expedition. *Field Museum of Natural History Publication Zoological Series* 18: 159–163.
- Schulte R. 1986. Eine neue *Dendrobates*-Art aus Ostperu (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). *Sauria* 8: 11–20.
- Schulte R. 1989. Nueva especie de rana venenosa del genero Epipedobates registrada en la

Cordillera Oriental, Departamento de San Martin. Boletín de Lima 11: 41-46.

Schulte R. 1999. Pfeilgiftfrösche. "Artenteil-Peru". Waiblingen: Karl Hauck.

- Seki T., Kikuyama S., Yanaihara N. (1995). Morphology of the skin glands of the crab-eating frog (*Rana cancrivora*). *Zoological Science* 12: 623–626.
- Serrano-Rojas S.J., Whitworth A., Villacampa-Ortega J., von May R., Gutiérrez R.C., Padial J.M., Chaparro J.C. 2017. A new species of poison-dart frog (Anura: Dendrobatidae) from Manu province, Amazon region of southeastern Peru, with notes on its natural history, bioacoustics, phylogenetics, and recommended conservation status. *Zootaxa* 4221: 71–94.
- Sever D.M. 1989. Caudal hedonic glands in salamanders of the *Eurycea bislineata* complex (Amphibia: Plethodontidae). *Herpetologica* 45: 322–329.
- Sever D.M., Staub N.L. 2011. Hormones, sex acessory structures, and secondary sexual characteristics in amphibians. Em: Norris D.O., Lopez K.H. Hormones and reproduction of vertebrates, EUA: Academic Press. cap.5: 83–98.
- Shreve B. 1935. On a new teiid and Amphibia from Panama, Ecuador, and Paraguay. *Occasional Papers of the Boston Society of Natural History* 8: 209–218.
- Siegel D.S., Sever D.M., Schriever T.A., Chabarria R.E. 2008. Ultrastructure and histochemistry of the adhesive breeding glands in male Gastrophryne carolinensis (Amphibia: Anura: Microhylidae). Copeia 2008: 877–881.
- Silverstone P.A. 1971. Status of certain frogs of the genus *Colostethus*, with descriptions of new species. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 215: 1–8.
- Silverstone P.A. 1975a. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Los Angeles County Museum Science Bulletin* 21: 1–55.
- Silverstone P.A. 1975b. Two new species of *Colostethus* (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) from Colombia. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 268: 1–10.
- Silverstone P.A. 1976. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* Bibron *in* Sagra (family Dendrobatidae). *Los Angeles County Museum Science Bulletin* 27: 1–53.
- Simões P.I., Lima A.P., Farias I.P. 2010. The description of a cryptic species related to the pan-Amazonian frog *Allobates femoralis* (Boulenger 1883) (Anura: Aromobatidae). *Zootaxa* 2406: 1–28.
- Simões P.I., Sturaro M.J., Peloso P.L.V., Lima A.P. 2013. A new diminutive species of *Allobates* Zimmermann and Zimmermann, 1988 (Anura, Aromobatidae) from the northwestern Rio Madeira—Rio Tapajós interfluve, Amazonas, Brazil. *Zootaxa* 3609: 251–273.

Simões P.I. 2016. A new species of nurse-frog (Aromobatidae, Allobates) from the Madeira

River basin with a small geographic range. Zootaxa 4083: 501–525.

- Simões P.I., Gagliardi-Urrutia G., Rojas-Runjaic F.J.M., Castroviejo-Fisher S. 2018. A new species of nurse-frog (Aromobatidae, *Allobates*) from the Juami River basin, northwestern Brazilian Amazonia. *Zootaxa* 4387: 109–133.
- Staub N.L., Paladin J. 1997. The presence of modified granular glands in male and female *Aneides lugubris* (Amphibia: Plethodontidae). *Herpetologica* 53: 339–344.
- Steindachner F. 1864. Batrachologische Mittheilungen. Verhandlungen des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien 14: 239–288.
- Swofford D.L., Maddison W.P., 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences* 87, 199–229.
- Taylor E.H. 1958. Additions to the known herpetological fauna of Costa Rica with comments on other species. No. III. *University of Kansas Science Bulletin* 39: 3–40.
- Test F.H. 1956. Two new dendrobatid frogs from northern Venezuela. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan 577: 1–9.
- Thomas E.O., Licht P. 1993. Testicular and androgen dependence of skin gland morphology in the anurans, *Xenopus laevis* and *Rana pipiens*. *Journal of Morphology* 215: 195–200.
- Thomas E.O., Tsang L., Licht P. 1993. Comparative histochemistry of the sexually dimorphic skin glands of anuran amphibians. *Copeia* 1993: 133–143.
- Toledo R.C., Jared C. 1995. Cutaneous granular glands and amphibian venoms. *Comparative Biochemistry and Physiology* 111A: 1–29.
- Twomey E., Brown J.L. 2008. A partial revision of the Ameerega hahneli complex (Anura: Dendrobatidae) and a new cryptic species from the East-Andean versant of central Peru. Zootaxa 1757: 49–65.
- Twomey E., Brown J.L. 2009. Another new species of *Ranitomeya* (Anura: Dendrobatidae) from Amazonian Colombia. *Zootaxa* 2302: 48–60.
- Twomey E., Brown J.L., Amézquita A., Mejía-Vargas D. 2011. Em: Brown J.L., Twomey E., Amézquita A., Souza M.B., Caldwell J.P., Lötters S., von May R., Melo-Sampaio P.R., Mejía-Vargas D., Pérez-Peña P.E., Pepper M., Poelman E.H., Sanchez-Rodriguez M., Summers K. 2011. A taxonomic revision of the Neotropical poison frog genus *Ranitomeya* (Amphibia: Dendrobatidae). *Zootaxa* 3083: 1–120.
- Vargas Galarce J.Y., La Marca E. 2007. A new species of collared frog (Amphibia: Anura: Aromobatidae: *Mannophryne*) from the Andes of Trujillo State, Venezuela. *Herpetotropicos* 3: 51–57.

Vaz-Silva W., Maciel N.M. 2011. A new cryptic species of Ameerega (Anura: Dendrobatidae)

from Brazilian Cerrado. Zootaxa 2826: 57-68.

- Verdade V.K., Rodrigues M.T. 2007. Taxonomic review of *Allobates* (Anura, Aromobatidae) from the Atlantic Forest, Brazil. *Journal of Herpetology* 41: 566–580.
- Vigle G.O., Miyata K. 1980. A new species of *Dendrobates* (Anura: Dendrobatidae) from the lowland rain forests of western Ecuador. *Breviora* 459: 1–7.
- Wells K.D. 2007. The ecology and behavior of amphibians. USA: The University of Chicago Press.
- Willaert B., Bossuyt F., Janssenswillen S., Adriaens D., Baggerman G., Matthijs S., Pauwels E., Proost P., Raepsaet A., Schoofs L., Stegen G., Treer D., Van Hoorebeke L., Vanderbergh W., Van Bocxlaer I. 2013. Frog nuptial pads secrete mating season-specific proteins related to salamander pheromones. *Journal of Experimental Biology* 216: 4139–4143.
- Yústiz E. 1991. Un nuevo Colostethus (Amphibia: Dendrobatidae) de la Sierra de Barbacoas, Estado Lara, Venezula. Bioagro 4: 145–150.
- Zimmermann H., Zimmermann E. 1988. Etho-taxonomie und zoogeographische rtengruppenbildung bei pfeilgiftfroschen (Anura: Dendrobatidae). *Salamandra* 24: 125–160.
APÊNDICES

Apêndice 1. Protocolo para descalcificação do material armazenado em etanol 70%.

- 1. Lavar em etanol 70% e água destilada em solução de 1:1 (1 hora)
- 2. Lavar em água destilada (1 hora)
- 3. Descalcificar em EDTA (24 horas)
- 4. Lavar em água destilada (1 hora)
- 5. Lavar em etanol 70% e água destilada em solução de 1:1 (1 hora)
- 6. Lavar três vezes em etanol 70% (1 hora x3)
- 7. Armazenar em etanol 70%

Apêndice 2. Protocolo para processamento e inclusão em historresina de material já descalcificado e armazenado em etanol 70%.

1. Desidratar em série alcoólica:

- Etanol 70% (45 min)
- Etanol 70% (45 min)
- Etanol 70% + etanol 95% em solução de 1:1 (45 min)
- Etanol 70% + etanol 95% em solução de 1:2 (45 min)
- Etanol 95% (45 min)
- Etanol 95% (45 min)
- 2. Infiltrar em historresina:
 - Etanol 95% + solução de resina em solução de 1:1 (2 horas)
 - Solução de resina pura (12 horas na câmara de vácuo)
- 3. Inclusão em historresina
 - Solução de resina + endurecedor (medida para 10 moldes = 5ml de resina pura + 0,35ml de hardener)
 - Orientar material nos moldes e completar com historresina (deixar por pelo menos 48 horas para endurecer)
- 4. Montar em blocos de madeira utilizando cola epóxi
- 5. Armazenar em sílica para remover umidade
- 6. Seccionar em micrótimo

Apêndice 3. Protocolos das histoquímicas selecionadas segundo a literatura com pequenas alterações.

Azul de Toluidina - Fucsina básica (JUNQUEIRA, 1995)

Molhar as lâminas
Submergir em Azul de Toluidina (20
Submergir em Azul de Toluidina (20
(1 dip – colocar e tirar)
Lavar rapidamente em água destilada para
Lavar rapidamente em água destilada para
Secar as lâminas em chapa aquecedora
Montar com lamínula e Entellan

Hematoxilina - Eosina (BEHMER et al., 1976)

Molhar as lâminas
Submergir em Hematoxilina de Mayer a
Submergir em Hematoxilina de Mayer a
C (20 minutos)
Lavar em água de torneira corrente (3
Lavar em água de torneira corrente (3
Lavar rapidamente em água destilada
Submergir em Eosina a 37°C (5 minutos)
Molhar as lâminas
Lavar três vezes em água destilada
Secar as lâminas em chapa aquecedora
Montar com lamínula e Entellan

Ácido Periódico e reativo de Schiff (BANCROFT & STEVENS, 1982)

1. Molhar lâminas	6. Lavar rapidamente em água destilada
2. Submergir em Ácido Periódico (20	7. Submergir em Hematoxilina de Mayer a
minutos)	37°C (10 minutos)
3. Lavar três vezes em água destilada (2	8. Lavar em água de torneira corrente (3
minutos x3)	minutos)
4. Submergir em reativo de Schiff em	9. Lavar rapidamente em água destilada
ambiente escuro (30 minutos)	10. Secar as lâminas em chapa aquecedora
5. Lavar em água de torneira corrente (5	11. Montar com lamínula e Entellan
minutos)	

Azul de Alcian em pH 2,5 (PEARSE, 1985)

1. Molhar lâminas

 Submergir em Azul de Alcian a 1% em ácido acético a 3% (60 minutos ou mais)

3. Lavar em água de torneira corrente (3 minutos)

4. Lavar rapidamente em água destilada

5. Submergir em Hematoxilina de Mayer a37°C (10 minutos)

6. Lavar em água de torneira corrente (3 minutos)

7. Lavar rapidamente em água destilada

8. Secar as lâminas em chapa aquecedora

9. Montar com lamínula e Entellan

Azul de Bromofenol (PEARSE, 1985)

1. Molhar as lâminas 4. Submergir em solução tampão de pH 7,2 2. Submergir em Azul de Bromofenol (15 (5 dips lentos) minutos) 5. Secar as lâminas em chapa aquecedora 3. Diferenciar em dois banhos de ácido 6. Montar com lamínula e Entellan acético 0,5% (5 minutos x2)

Amarelo Naftol (HUMASON, 1962)

1. Molhar as lâminas	5. Lavar em água de torneira corrente (3
2. Submergir em Amarelo Naftol (5	minutos)
minutos)	6. Lavar rapidamente em água destilada
3. Lavar rapidamente em água destilada	7. Secar as lâminas em chapa aquecedor
4. Submergir em Hematoxilina de Mayer a	8. Montar com lamínula e Entellan
37°C (10 minutos)	

Amarelo Naftol combinado com Ácido Periódico e reativo de Schiff (BANCROFT & STEVENS, 1982; HUMASON, 1962)

1. Molhar lâminas	7. Submergir em Amarelo Naftol (5
2. Submergir em Ácido Periódico (20	minutos)
minutos)	8. Lavar rapidamente em água destilada
3. Lavar três vezes em água destilada (2	9. Submergir em Hematoxilina de Mayer a
minutos x3)	37°C (10 minutos)
4. Submergir em reativo de Schiff em	10. Lavar em água de torneira corrente (3
ambiente escuro (30 minutos)	minutos)
5. Lavar em água de torneira corrente (5	11. Lavar rapidamente em água destilada
minutos)	12. Secar as lâminas em chapa aquecedora
6. Lavar rapidamente em água destilada	13. Montar com lamínula e Entellan