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)

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.

Orientador: Taran Grant

São Paulo

2018

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.....	7
	2.4. Procedimentos histológicos.....	7
	2.5. Estudos histoquímicos.....	7
	2.6. Análise de dados.....	8
	2.7. Terminologia.....	8
	2.8. Reconstrução do estado ancestral.....	9
V.	Conclusões.....	9
VI.	Referências bibliográficas.....	10

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 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 the skin of the dorsum of dendrobatoid 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 à 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 do animal, 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 com um epitélio secretor fino e estão cheias de grânulos que preenchem seu lúmen (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 conspicua 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 (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 pós-axial, (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) avaliar a distribuição anatômica das glândulas presentes na região, (3) comparar os tipos glandulares presentes no dedo IV com os tipos glandulares dos demais dedos, (4) analisar variação sexual e ontogenética 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 e de acordo com sua posição filogenética (veja GRANT *et al.*, 2006; 2017). Dos 22 gêneros de Dendrobatoidea (GRANT *et al.*, 2017), analisamos 11 (*Anomaloglossus*, *Aromobates*, *Mannophryne*, *Allobates*, *Colostethus*, *Ameerega*, *Epipedobates*, *Silverstoneia*, *Hyloxalus*, *Phyllobates* e *Andinobates*) segundo 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. Espécimes utilizados que ainda não se encontram depositados em coleções permanentes foram registrados 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. Sempre que possível, estudamos a mão direita dos indivíduos de 27 espécies 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. Para investigar possíveis variações ontogenéticas, analisamos também um juvenil da espécie quando disponível (Tabelas 1 e 2).

2.2. Análise morfológica dos dedos

Para a análise da morfologia externa da mão e dos dedos, fotografamos o dorso e o ventre da mão de cada espécime por meio de um Estereomicroscópio Zeiss Discovery V12 e câmera digital acoplada AxioCam ICc 5. Fotografamos também a lateral 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 histológica- 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

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 e na 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 preservadas em etanol 70% em três 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 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 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 colorações: 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. 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 ($\pm$) 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

Testamos a homologia do inchaço do quarto dedo e dos tipos glandulares encontrados no inchaço nos Dendrobatoidea. Por esse motivo, a amostragem de caracteres reflete a variação encontrada nos dendrobatóideos (GRANT *et al.*, 2006), não incluindo na análise informações sobre os grupos externos, uma vez que o inchaço do dedo IV não é conhecido em nenhum outro anuro (GRANT *et al.*, 2006). Para explicar a variação morfológica observada, estabelecemos novos caracteres e estados de caráter de acordo com o conceito de caráter de GRANT & KLUGE (2004). Testamos a homologia desses 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 os estados de caráter 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 método da parcimônia. 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.

CONCLUSÕES

Determinamos a composição glandular não somente do inchaço do dedo IV dos machos adultos mas também de todos os dedos de machos adultos que possuem ou não o caráter, de fêmeas adultas e de juvenis. Encontramos glândulas granulosas e mucosas comuns tanto na pele do dorso dos dendrobatóideos como em todos os dedos das mãos dos espécimes analisados. No entanto, ambos os tipos glandulares possuem características que os tornam diferente das demais glândulas conhecidas para os anuros. Nos machos que possuem o inchaço encontramos glândulas sexualmente dimórficas, havendo variações intra- e interespecíficas em relação à presença desses tipos glandulares em cada dedo. Observamos ainda que a morfologia externa do inchaço corresponde à morfologia interna do dedo IV e que a distribuição e o grau de hipertrofia glandular ocorrem nas mesmas regiões em que visualizamos o inchaço externamente. Reconhecemos três tipos glandulares que podem estar presentes no inchaço: glândulas mucosas especializadas (GMEs) de tipos I, II e III. GMEs de tipo I estão sempre presentes no inchaço independente da espécie e é um tipo glandular exclusivo dos Dendrobatoidea. GMEs de tipo II se assemelham mais às glândulas cutâneas sexualmente dimórficas já conhecidas para os anuros e são observadas apenas em alguns gêneros da superfamília. Já as GMEs de tipo III são observadas exclusivamente nos *An. stepheni*.

A ausência de GMEs nos dedos de fêmeas e juvenis nos permite assumir que há controle hormonal no desenvolvimento desses tipos glandulares nos machos, estando associada à maturidade sexual do macho. Dessa forma, podemos assumir também que essas glândulas estão relacionadas à reprodução dos dendrobatóideos e são provavelmente responsáveis pela produção de feromônios e/ou substâncias passadas para a fêmea durante o amplexo.

Concordamos que a codificação morfológica do inchaço é de fato um obstáculo para as análises sistemáticas, porém a matriz de caracteres que criamos foi bastante precisa e correspondeu ao que observamos nos cortes histológicos. A presença obrigatória de GMEs de tipo I no inchaço nos trouxe a certeza de que é possível fazer uma análise minuciosa do caráter comparando-se macho e fêmea lado-a-lado. Nossa hipótese filogenética inclui a presença do

inchaço e de GMEs de tipo I como sinapormofias dos Dendrobatoidea. A presença de GMEs de tipo II é uma sinapomorfia de Dendrobatidae e a presença de GMEs de tipo III é exclusiva de *An. stepheni*, sendo uma autapomorfia da espécie. Nossas sinapomorfias deverão ser severamente testadas aumentando-se a amostragem taxonômica interna e externa para que o inchaço e seus tipos glandulares sejam utilizados em análises taxonômicas futuras.

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, portanto, um panorama inicial para a compreensão da função do inchaço e de sua relevância taxonômica. Trazemos descobertas que podem guiar futuras pesquisas nos campos do comportamento reprodutivo, dos estudos químicos da secreção das GMEs e da taxonomia dos dendrobatóideos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta-Galvis A.R., Cuentas D.A., Coloma L.A. 1999. Una nueva especie 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, física, política y natural de la isla de Cuba, segunda part. História natural. Paris: *Arthus Bertrand*.
- Boistel R., Massary J.C. 1999. Les amphibiens vénéreux 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., Yáñez-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 Ingenierías 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 *Phylllobates 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. Berlin: 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 Hyliid 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. Freeman 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 Ciências, Matemáticas, 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., Nicolai 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 Angeles 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 confundido 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 overwintering male 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 trinitatis* (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 brilliant-thighed 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. Sistemática 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 malodorous 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 Tapirapécó 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 especie 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–

- 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 especie 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 accessory 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 interfluvium, 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, Venezuela. *Bioagro* 4: 145–150.
- Zimmermann H., Zimmermann E. 1988. Etho-taxonomie und zoogeographische rtengruppenbildung bei pfeilgiftfroschen (Anura: Dendrobatidae). *Salamandra* 24: 125–160.