



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**Exploración y análisis de caracteres filogenéticos en el  
condrocráneo de los renacuajos de los géneros de las  
ranas venenosas neotropicales (Anura: Dendrobatoidea)  
de Colombia**

**Marvin Alfredo Anganoy Criollo**

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología  
Bogotá, Colombia  
2014



# **Exploración y análisis de caracteres filogenéticos en el condrocráneo de los renacuajos de los géneros de las ranas venenosas neotropicales (Anura: Dendrobatoidea) de Colombia**

**Marvin Alfredo Anganoy Criollo**

Trabajo presentado como requisito para optar al título de:  
**Magister en Ciencias – Biología**

Director:  
Ph.D. John D. Lynch

Línea de Investigación:  
Sistemática  
Grupo de Investigación:  
Grupo de Cladística Profunda y Biogeografía Histórica

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología  
Bogotá, Colombia  
2014



## Agradecimientos

Diversas personas e instituciones han estado inmersas en este proceso de formación e investigación, puesto que cada día que pasa, es o fue un paso o escalón para alcanzar los objetivos planteados, aunque este no es el final. Todas ellas (personas e instituciones) fueron importantes en algún momento; pero, quiero agradecer a los que fueron constantes y fundamentales para el trabajo:

A las instituciones:

A la Colección de Anfibios del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN) donde se desarrollo esta investigación. Al Consejo Superior Universitario de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá por la financiación económica de mi posgrado. Al proyecto Conservación de Serpientes de Colombia, (Instituto de Ciencias Naturales e Instituto Nacional de Salud), por invitarme a participar en sus salidas de campo y financiar los muestreos en el Quibdó, Chocó. Al Jardín Botánico José Celestino Mutis, Bogotá, por el estímulo económico Thomas van der Hammen.

A las personas:

Al Dr. John D. Lynch por sus enseñanzas y discusiones de ranas y renacuajos de Colombia, y por el apoyo a través del proyecto; además, de conceder el permiso de ingreso y manejo de los ejemplares de la Colección de Anfibios del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN). Asimismo, agradecer por la gestión y consecución de los renacuajos del Brasil (*Hylodes nasus* y *Crossodactylus gaudichaudii*).

Al Dr. Rafael de Sá y al Dr. Alexander Haas por las enseñanzas y discusiones en el mundo de la anatomía de los renacuajos.

Al biólogo David Sánchez que entre charlas, los renacuajos de dendrobátidos eran tema central. Al profesor Favio Gonzales (ICN) por las aclaraciones y discusiones de ontogenia y heterocronía.

Al Dr. Adolfo Amézquita y sus estudiantes (Laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad de los Andes), al Dr. Wilmar Bolívar y Jhon Jairo O. Sarria (Colección Zoológica de Docencia de la Universidad del Valle) y al Dr. Enrique La Marca (Laboratorio de Biogeografía de la Universidad de los Andes) por facilitar el material de renacuajos bajo su cuidado, transcendental para esta investigación.

A los evaluadores, por dedicar tiempo en leer mis hallazgos e interpretaciones.

A Los compañeros del Laboratorio de Anfibios, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia (ICN), Efraín Henao, Gustavo Gonzales, Jhon Jairo O. Sarria, Raúl Pedroza Banda, Nathalie Baena, Paola Triviño, por las discusiones en temas de biología y sistemática y los buenos momentos.

A las personas que me acompañaron en campo, desde mis primeras colectas de renacuajos dendrobátidos hasta hoy: David Sánchez, Camilo Monguí, Belisario Cepeda, Efraín Henao, Viviana Gutiérrez, Jonard Echevarria, Pablo Palacios, entre otros.

A mis amigos de Pasto, Andrés Martínez, Diana Mora, Diego Martínez, Jurany Aztorquiza, por compartir momentos agradables.

Y principalmente a mi familia (en Pasto), mi mamá (Luz Marina Criollo), mi papá (Alfredo Anganoy) y mis hermanos (Jonathan y Daissy), y también a Viviana Gutiérrez (en Bogotá). A todos ellos gracias por su apoyo incondicional, consejos, entusiasmo y por soportar mi día a día.

## Resumen

En el presente trabajo se estudió la anatomía del cráneo de los renacuajos de las ranas venenosas (Dendrobatoidea: Aromobatidae y Dendrobatidae) de Colombia, con el fin de buscar caracteres de importancia filogenética para la familia. Para esto se describió y se comparó el condrocáneo de 31 especies, las cuales representan 12 géneros de este grupo de ranas, y se empleó los conceptos de la Sistemática Filogenética (Hennig 1968) y las pruebas *a priori* de (suposición de) homología para evaluar la informatividad de los caracteres. Los resultados demuestran: (1) una amplia variación en la morfología del condrocáneo, de tipo ontogénico, intra- e interespecífica y variación discreta entre especies que permitió inferir homología entre estructuras del condrocáneo; (2) el análisis de la variabilidad de las estructuras del condrocáneo, mostró que hay evidencia para rechazar el 81% de los caracteres de cartílago del condrocáneo, de los 27 previamente planteados en la literatura para Dendrobatidae; y (3) se postularon 33 caracteres (o hipótesis de homología) a partir de la anatomía larvaria evaluada aquí, de los cuales, 19 son caracteres apomórficos para los dendrobátidos y 15 caracteres resultaron como informativos de las relaciones de parentesco (i.e., sinapomorfías) de las ranas venenosas.

Respecto a las relaciones, principalmente se encontraron caracteres derivados compartidos (sinapomorfías) para relacionar las dos especies de *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*), las dos especies de *Epipedobates* (*E. boulengeri* y *E. narinensis*) y las dos especies de *Dendrobates* (*D. auratus* y *D. truncatus*); reconocer a *Allobates* (de Grant *et al*, 2006) y a *Colostethus sensu lato* como parafilético, pero proponer una sinapomorfía para agrupar seis especies de los siete *Allobates* evaluados aquí. Además se encontró un carácter que relaciona Dendrobatidae con Hylodidae, como hermanos.

**Palabras clave:** Condrocáneo, renacuajos nadadores libres, ranas venenosas, Colombia, Sistemática Filogenética.

## Abstract

I studied the cranial anatomy of the tadpoles of the poison frogs (Dendrobatidae) from Colombia to search phylogenetical character for the family. Then, the chondrocranium of 31 species from 12 genera of dendrobatids were described and compared. Characters phylogenetically informative were obtained by Phylogenetic Systematic (Hennig 1968) and with the *a priori* (supposition) homology test. The results showed: (1) a wide variation in the chondrocranium morphology which is of ontogenetic, intra- and interspecific type, also there is discrete variation that allowed infer homology between chondrocranium structures; (2) the variability analysis of the chondrocranium structures, provides evidence for reject the 81% of the cartilage characters of the chondrocranium, from 27 literature characters previously proposed for Dendrobatidae; and (3) to postulate 33 characters (homology hypothesis) from larval anatomy evaluated herein, and of these, 19 are apomorphic characters for dendrobatids frogs and 15 characters are informative (i.e., synapomorphies) of the poison frogs relationships.

The principal contributions to the relationships of the poison frogs are the finding of the derived and shared characters (synapomorphy) for the two species of *Ameerega* (*A. hahneli* and *A. trivittata*), the two *Epipedobates* (*E. boulengeri* and *E. narinensis*) and the two *Dendrobates* (*D. auratus* and *D. truncatus*); recognize *Allobates* (of Grant *et al*, 2006) and *Colostethus sensu lato* as paraphyletic, but proposed a potential synapomorphy six of the seven species of *Allobates* evaluated herein and supply a character that support the relationship as sister families, Dendrobatidae and Hylodidae.

**Keywords:** Chondrocranium, free-swimming tadpoles, poison frogs, Colombia, Phylogenetic Systematic.



# Contenido

	Pág.
<b>Resumen</b> .....	<b>VII</b>
<b>Lista de figuras</b> .....	<b>XI</b>
<b>Lista de tablas</b> .....	<b>XIII</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>1</b>
<b>1. Objetivos</b> .....	<b>5</b>
1.1. Objetivo general.....	5
1.2. Objetivos específicos .....	5
<b>2. Materiales y métodos</b> .....	<b>7</b>
2.1. Materiales .....	7
2.1.1. Taxones y renacuajos .....	7
2.1.2. Terminología .....	10
2.2. Métodos.....	11
2.2.1. Descripción del condrocráneo .....	11
2.2.2. Comparación del condrocráneo.....	12
2.2.3. Obtención y evaluación de caracteres filogenéticamente informativos .....	13
2.2.3.1. Homología de caracteres y pruebas de suposición.....	13
2.2.3.2. Sobre el método estricto de comparación con el grupo ajeno.....	14
2.2.3.3. Polarización de los caracteres .....	16
2.2.4. Evaluación de los caracteres.....	16
<b>3. Resultados</b> .....	<b>19</b>
3.1. Descripción y comparación de la anatomía del condrocráneo de los géneros de Dendrobatidae (Dendrobatoidea de Grant <i>et al</i> , 2006) de Colombia.....	19
3.1.1. Condrocráneo de las ranas venenosas de la familia Dendrobatidae (Aromobatidae y Dendrobatidae de Grant <i>et al</i> , 2006) de Colombia (Figura 2) .....	19
3.2. Análisis de caracteres del condrocráneo con potencial información filogenética para la familia Dendrobatidae y sus pruebas de homología .....	102

3.2.1. Discusión de los caracteres previamente propuestos por Haas (1995) y de Sá y Hill (1998) para Dendrobatidae (Dendrobatoidea de Grant <i>et al</i> , 2006).....	102
3.2.2. Listado de los caracteres propuestos en este trabajo y sus consideraciones	115
<b>4. Discusión.....</b>	<b>131</b>
<b>5. Conclusiones y recomendaciones .....</b>	<b>145</b>
5.1 Conclusiones.....	145
5.2 Recomendaciones.....	147
<b>A.Anexo: Materiales revisados, lista de especies, especímenes y localidades .....</b>	<b>149</b>
<b>B.Anexo: Listado de descripciones del condrocraqueo de renacuajos de anuros empleados para la comparación.....</b>	<b>157</b>
<b>Bibliografía .....</b>	<b>161</b>

## Lista de figuras

	Pág.
<b>Figura 1:</b> Hipótesis de relaciones de parentesco de las ranas venenosas	2
<b>Figura 2:</b> Condrocráneo de <i>Rheobates palmatus</i> y sus partes	20
<b>Figura 3:</b> Variación de las estructuras del <i>cartilago suprarostralis</i> y su articulación con los <i>cornua trabeculae</i> (vista anterior)	23
<b>Figura 4:</b> Variación en la forma de la <i>pars alaris</i> y del tamaño del <i>processus posterior dorsalis</i>	25
<b>Figura 5:</b> Neurocráneo en vista dorsal de seis especies de Dendrobatidae	26
<b>Figura 6:</b> Neurocráneo en vista dorsal de tres especies de Dendrobatidae	30
<b>Figura 7:</b> Neurocráneo en vista ventral de especies de Dendrobatidae	32
<b>Figura 8:</b> Neurocráneo en vista lateral de especies de Dendrobatidae	35
<b>Figura 9:</b> Neurocráneo (vista lateral) del renacuajo de espalda de <i>Oophaga histrionica</i>	37
<b>Figura 10:</b> Capsula auditiva en vista ventrolateral de <i>Rheobates palmatus</i> , <i>Dendrobates truncatus</i> y <i>Oophaga histrionica</i>	40
<b>Figura 11:</b> Neurocráneo en vista dorsal de tres especies de <i>Ranitomeya</i> , <i>R. minuta</i> , <i>R. fulgurita</i> y <i>R. virolinensis</i>	46
<b>Figura 12:</b> Neurocráneo en vista anterior de cinco especies de dendrobátidos: <i>Rheobates palmatus</i> , <i>Ameerega hahneli</i> , <i>Ranitomeya virolinensis</i> , <i>Oophaga histrionica</i> , <i>Dendrobates truncatus</i>	47
<b>Figura 13:</b> <i>Cartilago de Meckeli</i> y <i>cartilago infrarostralis</i> de dos ranas venenosas: <i>Epipedobates narinensis</i> y <i>Dendrobates truncatus</i>	51
<b>Figura 14:</b> <i>Apparatus hyobranchialis</i> de <i>Aromobates</i> aff. <i>Saltuensis</i>	53
<b>Figura 15:</b> Cara dorsal del <i>apparatus hyobranchialis</i> de <i>Rheobates palmatus</i>	54
<b>Figura 16:</b> <i>Apparatus hyobranchialis</i> de siete especies de dendrobátidos (cara ventral): <i>Allobates juanii</i> , <i>Allobates marchesianus</i> , <i>Colostethus</i>	

	<i>fraterdanieli</i> , <i>Hyloxalus subpunctatus</i> , <i>Epipedobates narinensis</i> , <i>Ameerega hahneli</i> , <i>Phyllobates terribilis</i>	55
<b>Figura 17:</b>	<i>Apparatus hyobranchialis</i> de tres especies de dendrobátidos (cara ventral): <i>Ranitomeya minuta</i> , <i>Oophaga histrionica</i> y <i>Dendrobates truncatus</i>	58
<b>Figura 18:</b>	<i>Cartilago suprarostralis</i> su articulación con los <i>cornua trabeculae</i> de <i>Hylodes nasus</i>	65
<b>Figura 19:</b>	Condrocráneo de <i>Hylodes nasus</i>	67
<b>Figura 20:</b>	Condrocráneo de <i>Engystomops pustulosus</i>	72
<b>Figura 21:</b>	Condrocráneo de <i>Pseudopaludicola boliviana</i>	76
<b>Figura 22:</b>	Condrocráneo de <i>Chaunus marinus</i>	81
<b>Figura 23:</b>	Neurocráneo en vista anterior de <i>Physalaemus fischeri</i> y <i>Dendrophryniscus minutus</i>	85
<b>Figura 24:</b>	<i>Apparatus hyobranchialis</i> (cara ventral) de <i>Dendrophryniscus minutus</i>	101

## Lista de tablas

	<b>Pág.</b>
<b>Tabla 1:</b> Especies empleadas en el análisis de caracteres del condrocráneo de las ranas venenosas. Especies y su distribución taxonómica siguiendo Grant <i>et al</i> (2006)	8
<b>Tabla 2.</b> Matriz de caracteres del condrocráneo de los renacuajos de las ranas venenosas (Dendrobatidae) propuestos en el presente estudio	125



# Introducción

Determinar las relaciones de parentesco entre las especies y grupos de especies siempre es un tema atractivo en biología comparada y evolutiva (Hennig 1965). La sistemática filogenética (Hennig 1965, 1968) permite evaluar las relaciones de parentesco por medio de hipótesis filogenéticas (cladogramas), donde se incluyen grupos monofiléticos soportados y definidos por caracteres derivados-compartidos (sinapomorfías), ya que las hipótesis de relaciones contienen implícitamente hipótesis de homología de los caracteres e hipótesis de monofilia de los grupos (Hennig 1968, Grant y Kluge 2004).

La familia de las ranas venenosas es un grupo altamente diverso del neotrópico (292 especies. Frost 2013), las cuales se distribuyen desde Centroamérica hasta el sur de Brasil en toda la amplitud de oriente a occidente del continente. Las especies del grupo de las ranas venenosa se caracterizan por exhibir colores aposemáticos, colores marrón y/o café o una mezcla de ambos; además, las especies poseen un elaborado comportamiento reproductivo (e.g., transporte de larvas sobre la espalda del adulto apenas eclosionan los renacuajos) y se conoce que algunas de las especies secretan poderosas sustancias tóxicas (alcaloides lipofílicos o hidrofílicos) en la piel.

Históricamente, aunque las ranas venenosas se definen como un grupo natural (Ford y Cannatella 1993; Grant *et al*, 2006; Myers *et al*, 1991; Zimmermann y Zimmermann 1988) las relaciones de parentescos dentro de la súperfamilia son ambiguas y discutidas; puesto que existe la incertidumbre entre cuales y/o cuantos grupos o géneros son naturales y cuáles son sus relaciones (Savage 1968, Silverstone 1975, 1976, Myers 1987, Myers *et al*, 1991, La Marca 1992, 1994a y b, 1995, Lynch 1982, Kaplan 1997 y Grant *et al*, 2006), lo cual oscurece las relaciones filogenéticas en las ranas venenosas (Figura 1A y 1B).

Recientemente, Grant *et al* (2006) por medio de un análisis de parsimonia, basado en caracteres fenotípicos (173 caracteres, morfología de adultos y larvas, ecológicos y bioquímicos) y caracteres moleculares (alrededor de 6100 pares de bases) propone una hipótesis de relaciones de parentesco de las ranas venenosas, postulando la monofilia de 16 clados a nivel de género, seis subfamilias y dos familias de ranas venenosas, Aromobatidae y Dendrobatidae (Figura 1B); sin embargo, para la mayoría de géneros se desconocen sinapomorfías (excepto *Anomaloglossus* y *Mannophryne*: Aromobatidae; *Phyllobates* y *Silverstoneia*: Dendrobatidae), puesto que los caracteres fenotípicos empleados no son evidencia de las relaciones de parentesco (es decir, caracteres que permiten diferenciar y probar entre hipótesis; Grant y Kluge 2003, 2005), aparentemente, porque no sufrieron el rigor de la pruebas (*a priori*) de homología y la polaridad de los estados del carácter no fue determinada. Mientras que para los caracteres moleculares, la homología está determinada por la topología (homología dinámica).

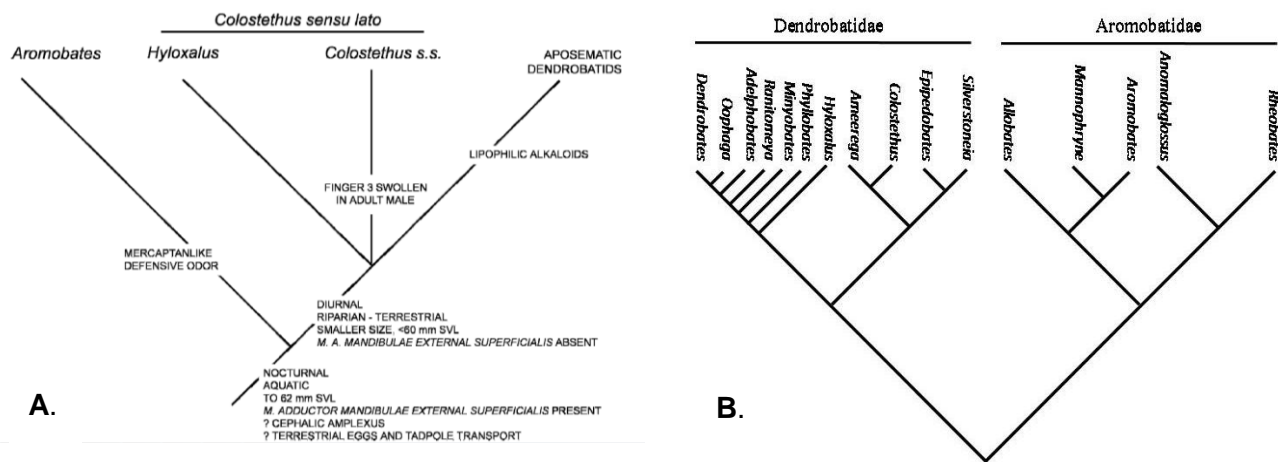


Figura 1. Hipótesis de relaciones de parentesco de las ranas venenosas: A. Myers *et al* (1991) postula a *Aromobates* como grupo hermano de todos dendrobatidos y B. Grant *et al* (2006) propone dos familias con 16 géneros de ranas venenosas.

Como consecuencia de lo anterior, dos de los 16 géneros de dendrobatidos se pueden distinguir por caracteres derivados compartidos (sinapomorfías), *Anomaloglossus* (presencia de proceso medio lingual), *Silverstoneia* (disco oral umbeliforme) y *Mannophryne* (collar dérmico negro), y un género, *Phyllobates*, por la capacidad de



producir batracotoxinas; mientras que los demás géneros, están definidos por caracteres no informativos.

El descubrimiento de nuevos caracteres larvales (Alcalde *et al*, 2011, Haas 1995, 1996, 1997, Sánchez 2013) refleja la amplia variedad morfológica y anatómica de los renacuajos, pero solo algunas veces son empleados para inferir relaciones de parentesco; sin embargo, Haas (2003) empleó y reunió caracteres larvales para proponer una hipótesis de parentesco de los anuros y formuló tentativas autapomorfías para Dendrobatidae (Haas 1995, 2003) y de Sá y Hill (1998) postularon sinapomorfías para *Dendrobates*. A pesar de esta información, Grant *et al* no incluyó este tipo de caracteres (caracteres del condrocáneo), excepto doce caracteres de morfología externa del renacuajo en su análisis filogenético. Además, los renacuajos en la familia de las ranas venenosas carecen de importancia en la taxonomía (Coloma, 1995) y por ello su morfología es desconocida (Caldwell *et al*, 2002; Castillo-Trenn, 2004; Haas, 1995); de esta forma, solo se ha descrito el condrocáneo de 3% de las especies (ocho especies en total) de las ranas venenosas, generando un vacío en el conocimiento de la morfología, la variación ontogénica y la variación entre especies y géneros de la anatomía del condrocáneo, lo cual posiblemente, oculta potenciales caracteres informativos.

Asimismo, las secuencias de desarrollo larvario permite detectar secuencia de transformación de ontogenético, las cuales se han empleado como criterio alternativo de polarización de los estados de carácter en estudios de sistemática filogenética (criterio de precedencia ontogenética *sensu* Hennig, 1968 o método directo *sensu* Nelson, 1973); sin embargo, debido al desconocimiento de la anatomía del cráneo a través de desarrollo de los renacuajos de las ranas venenosas y principalmente por la ausencia de material que cubra la total o parcial serie de desarrollo, la evaluación de patrones de variación en dendrobátidos aun es inexplorada.

Debido a la ambigüedad de las relaciones de parentesco dentro de la familia de las ranas venenosas y las diferentes hipótesis propuestas, la ausencia de caracteres morfológicos compartidos en los géneros actualmente reconocidos, el desconocimiento de la morfología de los renacuajos, en especial las estructuras óseas de las larvas y los caracteres del condrocáneo propuestos como filogenéticamente informativos, es necesario realizar una evaluación de los caracteres del condrocáneo de los renacuajos

en los géneros de las ranas venenosas para identificar caracteres de importancia en las relaciones de parentesco dentro de las ranas venenosas.

Con base en el anterior planteamiento, se formulan las siguientes preguntas de investigación: ¿Cuáles caracteres del condrocraqueo de los renacuajos de las ranas venenosas son informativos de las relaciones de parentesco en las ranas venenosas? y ¿los caracteres del condrocraqueo filogenéticamente informativos soportan grupos y/o géneros y familias de las ranas venenosas *sensu* Grant *et al* (2006)?

# **1. Objetivos**

## **1.1. Objetivo general**

Evaluar la anatomía craneana de los renacuajos e identificar caracteres informativos de las relaciones de parentesco de las ranas venenosas (Anura: Dendrobatoidea).

## **1.2. Objetivos específicos**

- Describir y comparar la morfología craneana de los renacuajos entre los géneros de Dendrobatoidea presentes en Colombia.
- Establecer caracteres del condrocraáneo potencialmente informativos de las relaciones de parentesco de las ranas venenosas.



## **2. Materiales y métodos**

### **2.1. Materiales**

#### **2.1.1. Taxones y renacuajos**

Se estudió el condrocráneo de los renacuajos de vida libre de 31 especies de ranas venenosas, distribuidas en 12 géneros de Dendrobatidae. No se incluyeron cuatro géneros (*Adelphobates*, *Anomaloglossus*, *Minyobates* y *Silvertoneia*) en este estudio, ya que no se cuenta con material larvario de algunas de las especies de estos géneros. Para ocho de los doce géneros se dispone de dos o más especies, pero para cuatro géneros solo se cuenta con una especie, debido a la biología reproductiva de alguna de las especies y/o la falta de material en colecciones (Tabla 1).

**Tabla 1.** Especies empleadas en el análisis de caracteres del condrocraqueo de las ranas venenosas. Especies y su distribución taxonómica siguiendo Grant *et al* (2006) (ver consideraciones adelante).

	Subfamilia	Género	Especies y Renacuajos	N° sp.
Aromobatidae	Anomaloglossinae	<i>Rheobates</i>	<i>R.palmatus</i>	1
		<i>Anomaloglossus</i>		0
	Aromobatinae	<i>Aromobates</i>	<i>A. aff. saltuensis</i> ,	1
		<i>Mannophryne</i>	<i>M. obliterata</i>	1
Allobatinae	<i>Allobates</i>	<i>A. juani</i> , <i>A. cepedai</i> , <i>A. talamancae</i> , <i>A. femoralis</i> , <i>A. marchesianus</i> , <i>A. trilineatus</i> , <i>A. wayuu</i>	7	
Dendrobatidae	Colostethinae	<i>Silverstoneia</i>		0
		<i>Epipedabates</i>	<i>E. boulengeri</i> , <i>E. narinensis</i>	2
		<i>Colostethus</i>	<i>C. fraterdanieli</i> , <i>C. mertensi</i> , <i>C. imbricolus</i> , <i>C. ruthveni</i>	4
		<i>Ameerega</i>	<i>A. hahneli</i> , <i>A. trivittata</i>	2
	Hyloxalinae	<i>Hyloxalus</i>	<i>H. subpunctatus</i> , <i>H. pulchellus</i> , <i>H. italoj</i> ,	3
	Dendrobatinae	<i>Phyllobates</i>	<i>P. aurotaenia</i> , <i>P. terribilis</i>	2
		<i>Minyobates</i>		0
		<i>Ranitomeya</i>	<i>R. fulgurita</i> , <i>R. opisthomelas</i> , <i>R. virolinensis</i> , <i>R. ventrimaculata</i> , <i>R. minuta</i>	5
		<i>Adelphobates</i>		0
		<i>Oophaga</i>	<i>Oophaga histrionica</i> .	1
<i>Dendrobates</i>		<i>D. truncatus</i> , <i>D. auratus</i>	2	

Se empleó los renacuajos de las especies *Allobates cepedai* (6 renacuajos), *Colostethus fraterdanieli* (10 renacuajos), *Dendrobates truncatus* (7 renacuajos), *Hyloxalus subpunctatus* (12 renacuajos), *Ranitomeya virolinensis* (6 renacuajos) y *Rheobates palmatus* (18 renacuajos) para explorar la variación ontogenética de la anatomía de su cráneo, puesto que, se seleccionaron y analizaron renacuajos en diferentes estadios de desarrollo Gosner (1960), desde estadios tempranos (estadio 25–27 de Gosner 1960) hasta tardíos (estadio 37–42 de Gosner 1960). De las demás especies se procuró incluir material que represente la secuencia de desarrollo.

Las especies de grupo ajeno se escogieron con base en la topología de relaciones presentadas por Grant *et al* (2006), donde Hyloidae es el grupo hermano de los dendrobátidos, y Bufonidae y Leiuperidae (ver más adelante la discusión) son las familias

inclusivamente más cercanas. Así, se analizó un representante de *Crossodactylus* e *Hylodes* para Hylodidae, dos especies de *Chaunus*, un *Dendrophryniscus*, un *Rhaebo* y dos *Rhinella* para Bufonidae y un *Engystomops*, un *Physalaemus*, un *Pleurodema* y dos *Pseudopaludicola* para Leiuperidae.

En total, se observaron los condrocráneos de 145 renacuajos de Dendrobatidae (= grupo propio), 9 de Hylodidae (dos especies), 32 Bufonidae (seis especies) y 22 Leiuperidae (cinco especies) (= grupo ajeno), para un total de 208 esqueletos de renacuajos.

La identificación a especies de los renacuajos de la familia Dendrobatidae se hizo de la siguiente forma: (1) verificación directa de la especie a través del desarrollo de las larvas hasta metamorfosis (para *Allobates cepedai*, *A. juanii* y *Rheobates palmatus*), y para aquel material previamente colectado, (2) se siguió la propuesta de identificación Anganoy-Criollo (2013) comparandó el material de la localidad tipo de las especies con material proveniente de otras localidades dentro del rango de distribución y (3) usando las características de los renacuajos provenientes de la espalda del adulto o renacuajos en metamorfosis que presentan caracteres de adulto. Además, se empleo las descripciones disponibles cuando éstas fueron adecuadas y/o completas (p.ej., *Allobates marchesianus*, *Ameerega hahneli*). Los renacuajos procedentes de la Colección Zoológica de Docencia de la Universidad del Valle (OLA) (*Phyllobates terribilis*, *Ranitomeya fulgurita*), Zoológico de Cali (OLA-ZCALI) (*Oophaga histrionica*) y del Laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad de los Andes (UANDES) (*Ranitomeya opisthomelas* y *R. virolinensis*), provienen de adultos en cautiverio y en el caso de *Mannophryne obliterata* se siguió la identificación del catalogo de la colección del Laboratorio de Biogeografía de la Universidad de los Andes (ULABG).

En el caso del grupo ajeno, se siguió el nombre específico dado por la colección (en este caso por la Colección de Anfibios, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, ICN) y además, para la familia Bufonidae y Leiuperidae las especies fueron corroboradas con las claves taxonómicas de renacuajos de Lynch (2006) y Lynch y Suárez-Mayorga (2011) y la descripción de Wogel *et al* (2004) para *Hylodes nasus*.

Para los renacuajos asignados a *Allobates trilineatus* y *Ameerega hahneli*, *Colostethus fraterdanieli*, *Hyloxalus pulchellus* y *Rheobates palmatus*, el nombre específico sigue la propuesta taxonómica en sentido amplio, ya que para las cinco especies se ha demostrado que son un complejo de especies (Anganoy-Criollo 2010, Bernal *et al*, 2005, Coloma 1995, Grant y Rodríguez 2001, Grant *et al*, 2006). Los renacuajos en estadios tardíos del lote de Florencia-Caqueta (ICN 23789) tienen características del grupo *Hyloxalus bocagei* y aquí se asignan a *Hyloxalus italoj* siguiendo Páez-Vacas *et al* (2010). Dos especies de *Rhinella* (especie A y B) son del grupo *R. margaritifera* y debido a la inadecuada taxonomía alfa de este grupo de especies (Lavilla *et al*, 2013, Vélez 1995), los renacuajos no son asignados a alguna especie descrita, pero son reconocidos como especies diferentes dado la diferencias en morfología larvaria externa.

El material se encuentra depositado en la colección de renacuajos de la Colección de Anfibios, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN), Bogotá D. C. Para número de catalogo, especies, estadios y número de renacuajos empleados, ver Material Revisado (Anexo A).

### 2.1.2. Terminología

Para los estadios de desarrollo se siguió el sistema Gosner (1960). Para la morfología del neurocráneo se empleó la terminología de Haas (1995) y en algunos casos la de Sá y Hill (1998) y la de Sokol (1981). Para el aparato hiobranchial la propuesta seguida fue la de Haas (1997). Los nombres de las estructuras anatómicas están en latín. Para la taxonomía a nivel de género de las ranas venenosas se empleó la propuesta de Grant *et al* (2006), pero solo se reconoce una familia, Dendrobatidae, siguiendo Santos *et al* (2009). Las familias del grupo ajeno sigue a Grant *et al* (2006), con las siguientes implicaciones: Hylodidae es el grupo hermano de los dendrobátidos y Bufonidae y Leiuperidae son las familias inclusivamente más cercanas a Dendrobatidae. El árbol filogenético de Pyron y Wiens (2011) recupera a Leiuperidae de Grant *et al*. dentro de Leptodactylidae y por lo tanto este grupo de ranas es categorizado al nivel de subfamilia, Leiuperinae (con los géneros *Edalorhina*, *Engystomops*, *Physalaemus*, *Pleurodema* y *Pseudopaludicola*) propuesta que se sigue aquí.



Para los géneros del grupo ajeno se empleó la propuesta de Frost *et al.* (2006) y los bufónidos *Chaunus* y *Rhinella* fueron considerados como géneros diferentes siguiendo el criterio empleado por Savage y Bolaños (2009), pero sin considerar su delimitación para cada género, ya que resultan problemática al considerar las propuestas Pramuk *et al.* (2008), Van Bocxlaer *et al.* (2010) y Pyron y Wiens (2011). En estas tres propuestas que incluyen *Chaunus* dentro y en sinonimia de *Rhinella* (sinonimia propuesta por Chaparro *et al.* 2007), muestran que dentro del clado de *Rhinella*, al menos, que *Chaunus granulatus* (la especie tipo de *Chaunus*) y otras especies del grupo *C. granulatus* y *Chaunus marinus* están en un clado diferente, separado y hermano del grupo *Rhinella margaritifera* (donde se incluye *Rhinella proboscidea*, especie tipo de *Rhinella*).

## 2.2. Métodos

Para cada renacuajo de las especies estudiadas se determinó el estadio de desarrollo Gosner (1960) y posteriormente fueron transparentados por medio del método de transparentación y doble tinción de Dingerkus y Uhler (1977). Las observaciones de la anatomía del condrocráneo se realizaron bajo un estereoscopio microscopio Carl Zeiss Stemi 2000 y las ilustraciones bajo cámara lucida del estereoscopio microscopio Wild M8.

### 2.2.1. Descripción del condrocráneo

El modelo de descripción siguió a Haas (1995), dividiendo y describiendo el condrocráneo por regiones anatómicas. Se describe la característica común entre los condrocráneos de los renacuajos de vida libre (estadio 25 a 41, Anganoy-Criollo 2013) de las especies y géneros de las ranas venenosas evaluadas y si se detectó variación en los estadios (intra-/interespecífica, ontogenética y/o dentro o entre géneros) esta fue especificada y descrita detalladamente. Algunos renacuajos de la espalda del adulto en estadios 24 de *Oophaga histrionica*, estadio 25 de *Phyllobates terribilis* y *Ranitomeya fulgurita* y un renacuajo en metamorfosis en estadio 42 de *Dendrobates truncatus* fueron empleados para análisis de variación ontogenética entre fases de desarrollo (i.e., entre renacuajos de espalda y renacuajos de vida libre, y entre renacuajos de vida libre y renacuajos en metamorfosis).

### 2.2.2. Comparación del condrocáneo

La comparación de la anatomía del condrocáneo entre especies se realizó empleando renacuajos nadadores libres, es decir entre los estadios Gosner (1960) 25 a 41, que representan el mismo semaforonte siguiendo Anganoy-Criollo (2013). En este rango de estadios (etapas 25 a 41) se identificaron estructuras variablemente discretas (i. e., que no varían intra-específicamente, pero sí entre taxones); sin embargo, algunas de estas características están afectadas por los cambios ontogenéticos (p. ej., fusión proximal entre la *pars alaris* y *pars corporis*) o depende de la formación de ciertas estructuras (p. ej., formación del *cartílago orbitalis* para determinar el *foramen trochlearis*) durante estos estadios, expresándose desde los estadios 29 a 30. Debido a esto, las comparaciones para estos [estados de] caracteres fueron hechas entre los estadios 29–41, o en algunos casos, cuando la información de la variación fue suficiente, los estados de carácter fueron planteados como secuencia de transformación.

Estos caracteres identificados como variablemente discretos en los renacuajos nadadores libres en Dendrobatidae, primero fueron comparados entre las especies de los géneros evaluados; segundo, con las descripciones del condrocáneo de siete especies de dendrobátidos descritos por Haas (1995) y una especie descrita por de Sá y Hill (1998); y tercero, comparados con los condrocáneos de las especies del grupo ajeno empleado en este estudio (especies de la familia Hylodidae, Bufonidae y la subfamilia Leiuperinae). Además finalmente, también se empleó y se comparó con las descripciones del condrocáneo de especies de otras familias de anuros neotropicales (ver listado de Descripciones del condrocáneos empleadas en Anexo B). Estas comparaciones fueron realizadas entre los mismos estadios Gosner (1960) empleados para dendrobatidos, estadio 25–41 o estadios 29–41.

Las características que no presentaron variación dentro de Dendrobatidae y/o fuera de esta familia en las especies del grupo ajeno, no son discutidas, dado el enfoque del estudio (identificación de caracteres derivados para Dendrobatidae).

Los caracteres evaluados se obtuvieron de dos fuentes: (A) los caracteres descritos y analizados por Haas (1995) y de Sá y Hill (1998) y (B) los caracteres provenientes de la observación directa en los esqueletos de los renacuajos de las especies de ranas venenosas evaluadas en este trabajo.

### 2.2.3. Obtención y evaluación de caracteres filogenéticamente informativos

El marco conceptual para el estudio de las relaciones de parentesco de los dendrobátidos y en el cual se basa la presente investigación es el propuesto por Hennig (1965, 1968), también llamado Sistemática Filogenética. Las hipótesis de relaciones de parentesco contienen implícitamente hipótesis de monofilia de los grupos e hipótesis de homología de los caracteres (como series de transformación de un mismo individuo histórico, Grant y Kluge 2004; Hennig, 1965, 1968, Kluge 2003a y b). Los caracteres filogenéticamente informativos permiten entender las relaciones de parentesco, puesto que reflejan una identidad histórica en común (i. e., sinapomorfías en el sentido de Hennig 1968: 122 [y *en parte* de Grant y Kluge 2004: 27]: “un estado de carácter homólogo derivado compartido proveniente de una misma serie de transformación”) y permiten agrupar/relacionar especies (Nelson 2004) e/o identificar grupos potencialmente naturales (Grant y Kluge, 2004; Hennig, 1968).

La diversidad de los caracteres del condrocáneo de los renacuajos permiten establecer correspondencia entre estructura-estructura, inicialmente por relación en posición topográfica y similitud (Rieppel y Kearney, 2002); de esta forma, es posible postular que ciertos estados de carácter pertenecen a una serie de transformación, infiriendo homología entre las partes relacionadas. No obstante, esta relación entre partes, estructuras o hipótesis de homología de caracteres requieren ser sometida a ciertas pruebas *a priori* de (suposición de) homología, ya establecidas, y también de determinar su sentido de transformación o polaridad:

#### 2.2.3.1. Homología de caracteres y pruebas de suposición

*Concepto de homología:* La (suposición de) homología hace referencia a la relación entre partes que resulta de un mismo evento heredable de transformación (Grant y Kluge 2004: 27 [*en parte*], Hennig 1968: 127), reflejado identidad histórica entre las partes (=estados de carácter) de una misma serie de transformación. De esta forma, en filogenia de caracteres (de Hennig 1968), homología es el evento de transformación de un estado primitivo a un estado derivado (supuestamente) homólogos (Ebach *et al*, 2013: 592 [interpretando el concepto de homología de Hennig]).

Por lo tanto, aquellos caracteres que presentan una variación discreta entre especies y/o entre grupos y/o géneros, en los cuales se reconoció una (supuesta) serie de transformación fueron sometidos a las pruebas *a priori* de (suposición de) homología, las cuales son: similitud, conjunción y prueba o método estricto de comparación con el grupo ajeno (Patterson 1982, Lynch 1996, 1997, *en prep.*), para evaluar su identidad histórica común (Hennig 1965, 1968).

### **2.2.3.2. Sobre el método estricto de comparación con el grupo ajeno**

(Lynch 1996, 1997, *en prep.*). El método estricto permite (1) identificar de manera explícita (*a priori*) la polaridad de los caracteres (i.e., cual es primitivo y cual es derivado) y (2) también pone a prueba la (suposición de) homología de los caracteres, (Lynch com. pers., noviembre 2013). Para esto, requiere definir y asumir que el grupo de estudio o grupo propio es monofilético (Lynch 1997) y el grupo ajeno pueden ser todos los otros organismos similares y comparables con el grupo propio, cercanamente o no relacionados con este, con el fin de aumentar la severidad de la evaluación de los caracteres (i.e., rechazar homología e identificar homoplasias) evitando polarización artificial por un limitado grupo ajeno; sin embargo, el número de taxones del grupo ajeno está limitado por la dificultad de poder comparar una estructura (del grupo propio) con otra (del grupo ajeno). En resumen, este método intenta buscar caracteres informativos de las relaciones de parentesco.

Por otra parte, un carácter no supera la prueba (*a priori* de homología) del método estricto cuando falla a uno de los siguientes casos (1–4), lo cual coloca en *duda inicial* la suposición de homología de los estados de carácter:

Caso 1. Dos estados de carácter supuestamente homólogos, presentes en el grupo propio (estado *a* y *b*), entonces, si un estado está en el grupo ajeno (*b*), el que está restringido al grupo propio (*a*) es informativo y/o derivado, y por lo tanto, *b* es primitivo.

Caso 2. Si los o dos estados de carácter supuestamente homólogos, presentes en el grupo propio (estado *a* y *b*), también están presentes en el grupo ajeno (*a* y *b*), entonces ambos estados son primitivos y ninguno es derivado, luego, el carácter no es informativo.

Caso 3. Los estados de carácter, identificados en el grupo propio (estado *a* y *b*) supuestamente homólogos, no están presente en el grupo ajeno (estados *c* y *d*), entonces, no hay condición primitiva de los estados presente en el grupo propio y el carácter no es informativo.

Caso 4. Un carácter multiestado (estado *a*, *b* y *c*), supuestamente homólogo, donde todos o alguno(s) de los estados se encuentran en el grupo propio (p.ej., caso 1. *a*, *b* y *c*, ó caso 2. *a* y *b*) y al menos un estado se encuentra en el grupo ajeno (p.ej., caso 1. *a* ó caso 2. *a* y *c*), entonces, los caracteres restringidos al grupo propio son derivados (p.ej., caso 1. *b* y *c* ó caso 2. *b*); pero, si el sentido de transformación de los estados de carácter (i.e., eventos de transformación Hennig 1968, Grant y Kluge 2004 o ¿cuáles son los “pasos” de transformación de un estado a otro?, Maslin 1952, Hennig 1968) no es determinado, la polarización no puede ser establecida (i.e., ¿cuál es el estado más primitivo y cuál es el más derivado?, Maslin 1952, Hennig 1968). Con base en esto, sin colocar en duda la suposición inicial de homología y debido a que el método estricto no permite establecer el sentido de transformación, este rechaza o descarta estos caracteres, pero no por deficiencia del mismo, sino por nuestra propia limitación de no poder conocer y determinar la transformación. No obstante, si el sentido o la secuencia de transformación pueden ser inferida *a priori* en el análisis filogenético por algún criterio auxiliar (p.ej., ontogenia, Nelson 1978 o por morfoclinas, Maslin 1952), el carácter no debe ser rechazado y puede ser acogido como informativo filogenéticamente.

Los anteriores cuatro casos no implican necesariamente que los estados de caracteres no sean homólogos, pero juzga nuestra suposición inicial de hipótesis de homología. Por otro lado, es de resaltar que en 1981, Watrous y Wheeler desarrollaron independientemente un método de análisis de caracteres por comparación del grupo ajeno, pero ambos métodos (i.e., de Lynch *en prep.* y el de Watrous y Wheeler, 1981) difieren conceptualmente (p.ej., concepto de carácter y de monofilia) y metodológicamente (p.ej., grupo propio y las unidades funcionales); pero comparar ambos métodos, no es el objetivo de esta investigación.

### 2.2.3.3. Polarización de los caracteres

Se empleó el grupo ajeno (método indirecto *sensu* Nelson, 1973) para determinar *a priori* la transformación evolutiva de los caracteres o polaridad de los caracteres (¿cuál es el estado primitivo y cuál es el derivado), puesto que existe una hipótesis de parentesco entre familias respecto a Dendrobatidae ya establecida (de Grant *et al*, 2006). Este método supone que si el estado (aparentemente apomórfico) del grupo propio está presente en el grupo ajeno este es plesiomórfico o ancestral (revisar Nixon y Carpenter (1993: 413) para una revisión histórica de esta noción). En este trabajo, se empleo el método directo (Nelson 1973, 1978) como un criterio auxiliar para establecer homología y cuando fue posible, polaridad de caracteres, pero, dado la limitación de las series ontogenéticas para varias especies del grupo propio (ver Anexo A), este no fue empleado como método principal de polarización de caracteres, ya que existe y existió el riesgo de caer en los efectos de heterocronía (Fink 1982, Gould 1977), ausencia de evidencia y generalización de las observaciones.

### 2.2.4. Evaluación de los caracteres

En primer lugar, se evaluó los caracteres de los cartílagos del condrocraáneo previamente propuestos en la literatura para Dendrobatidae, lo cuales proceden del trabajo de Haas (1995) y de Sá y Hill (1998). Haas (1995) propuso 26 caracteres con un estado, más seis caracteres doble estado para la familia Dendrobatidae con base en los condrocraneos de siete especies de dendrobátidos, y de Sá y Hill postuló cuatro caracteres como derivados compartidos para *Dendrobates*. Los caracteres de arterias, ligamentos, desarrollo esquelético y *foramina acusticas* de Haas (1995) no fueron evaluados, dada la limitación de la técnica empleada para la observación del condrocraáneo (transparentación y doble tinción) o estan fuera del alcance de este trabajo. En total, se evaluaron 27 caracteres. Estos primeros 27 caracteres se evaluaron y/o analizaron con base en la descripción y en el análisis de la variación de la anatomía del condrocraáneo de las ranas venenosas observadas en este trabajo y también fueron puesto a prueba por medio de las pruebas *a priori* de (susposición de) homología de similitud, conjunción y método estricto.

Posterior a esta evaluación, se postuló una lista de 33 caracteres que se identificaron como variablemente discretos y para los cuales se identifico su estado alternativo correspondiente (o una serie de transformación) dentro de la familia Dendrobatidae, los

---

cuales pasaron inicialmente a las pruebas *a priori* de (suposición de) homología de similitud y conjunción. 26 de estos caracteres son a partir de la descripción y el análisis de la variación de la anatomía del condrocráneo de las especies de los 12 géneros de ranas venenosas observadas en este trabajo y 7 caracteres son procedentes de la literatura, lo cuales sobrevivieron a la evaluación crítica. Estos caracteres fueron sometidos a la prueba *a priori* de (suposición de) homología y polarización de caracteres con el método estricto por comparación con el grupo ajeno de Lynch (*en prep.*). Para esto, además de utilizar el grupo ajeno escogido en este trabajo (familia Bufonidae Hylodidae y la subfamilia Leiuperinae), se empleo algunas de las principales descripciones de la literatura del condrocráneo de anuros (Anexo B).





## 3.Resultados

### 3.1. Descripción y comparación de la anatomía del condrocráneo de los géneros de Dendrobatidae (Dendrobatoidea de Grant *et al*, 2006) de Colombia

La presente descripción incluye las estructuras del condrocráneo de doce géneros de ranas venenosas (Dendrobatidae), de los cuales, cuatro género representan Aromobatidae de Grant *et al* (2006) y ocho géneros a Dendrobatidae de Grant *et al* (2006). La anatomía del condrocráneo es descrita por regiones anatómicas (siguiendo Haas 1995) y esta incluye la variación detectada.

#### 3.1.1. Condrocráneo de las ranas venenosas de la familia Dendrobatidae (Aromobatidae y Dendrobatidae de Grant *et al*, 2006) de Colombia (Figura 2)

##### Región ethmoidal

**Cartilago suprarostralis.** En las ranas venenosas de la familias Dendrobatidae el *cartilago suprarostralis* que soporta el supraqueratostoma está dividido en cuatro partes cartilaginosas, dos barras centrales que conforman las *partes corpora* y dos laminas cóncavas, una a cada lado de la *pars corporis*, las cuales constituyen la *pars alaris*.

Cada barra de las *partes corpora* es levemente inclinada ventralmente y generalmente están en contacto distalmente (o ventralmente), pero no se fusionan, formando una V invertida en vista anterior (*A. cepedai*, *A. wayuu*, *Aromobates*, *Rheobates*, *Colostethus*, *Hyloxalus italo*, *H.pulchellus* y *P.terribilis*) o una V invertida muy abierta, igual a un margen recto (*H. subpunctatus*, *P. aurotaenia*, *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*); sin embargo, en cinco especies de *Allobates* (excepto *A.cephedai* y *A.wayuu*), dos *Epipedobates* (*E. narinensis* y *E. boulengeri*) y dos *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*), las barras de las *partes corpora* están separadas distalmente y en uno de estos *Allobates* (*A. marchesianus*), ambos *Epipedobates*

y una *Ameerega* (*A. hahneli*), se presentan una barra transversal que une las barras de las *partes corpora* (Figura 3).

La barra transversal en *A. marchesianus* es más proximal (o dorsal) sobre las *partes corpora*, en *A. hahneli* es a media altura las *partes corpora* y en los dos *Epipedobates* es distal en las *partes corpora*, pero inmediatamente arriba de sus extremos (Figura 3D, E, F). En un renacuajo en estadio 35 de *A. marchesianus* también se presentó una línea delgada transversal distal en las *partes corpora* (azul de alcian positivo) pero fue ausente en estadio 28.

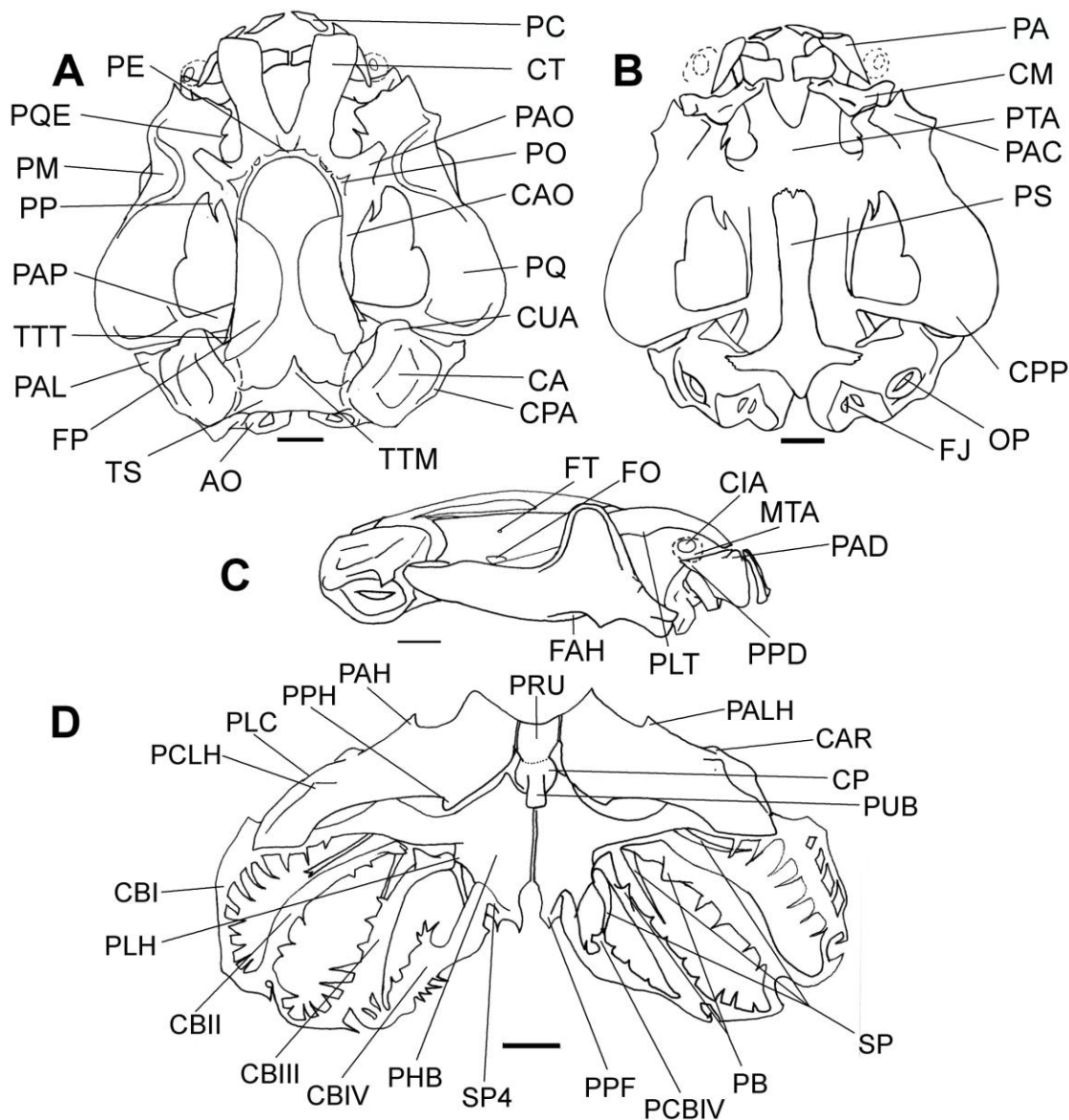


Figura 2. Condrocráneo de *Rheobates palmatus* (estadio 34, ICN 55302), mostrando las partes del neurocráneo en vista dorsal (A), ventral (B) y lateral (C), y las partes del *apparatus hyobranchialis* en cara ventral (D). Abreviaturas: AO *arcus occipitalis*, CA *capsula auditiva*, CAO *cartílago orbitalis*, CAR *condylus articularis*, CBI–IV *ceratobranchial I–IV*, CIA *cartilago interno adrostral*, CM *cartilago Meckeli*, CP *copula posterior*, CPA *crista parótica*, CPP *curvatura posterior del palatoc cuadrado*, CT *cornu trabeculae*, CUA *cúpula anterior de cápsula auditiva*, FAH *fascies articularis hyalis*, FJ *foramen jugulare*, FO *foramen opticum*, FP *frontoparietales*, FT *foramen trochlearis*, MTA *masa de tejido adrostral*, OP *operculum*, PA *pars alaris*, PAC *pars articularis cuadrati*, PAD *processus anterior dorsalis*, PAH *processus anterior hyalis*, PAL *processus anterolateralis de la capsula auditiva*, PALH *processus anterolateralis hyalis*, PAO *processus antorbitalis*, PAP *processus ascendens*, PB *processus branchialis*, PC *pars corporis*, PCBIV *proyección del ceratobranchial IV*, PCLH *processus de la crista lateralis hyalis*, PE *planum ethmoidale*, PHB *planum hypobranchiale*, PLC *processus lateralis del ceratohyal*, PLH *processus lateralis hyalis*, PM *processus muscular quadrati*, PO *processus orbitonasalis*, PP *processus pseudopterygoideus*, PPD *processus posterior dorsalis*, PPF *parte posterior flexible del planum hypobranchiale*, PPH *processus posterior hyalis*, PQ *palatoc cuadrado*, PQE *processus quadratoethmoidalis*, PRU *pars reuniens*, PS *paraesfenoides*, PTA *planum trabeculae anticum*, PUB *processus urobranchialis*, SP *espícula 1–4*, SP4 *espícula 4*, TTM *taenia tecti medialis*, TS *tectum synoticum*, TTT *taenia tecti transversalis*. Líneas igual a 1 mm.

En cinco especies de *Allobates* (*A. cepedai*, *A. femoralis*, *A. juanii*, *A. talamancae* y *A. trilineatus*) el margen proximal del borde interno de cada barra de la *pars corporis* es desde dentada (*A. femoralis*, *A. talamancae* y *A. trilineatus*) hasta con un evidente proceso (*A. cepedai* y *A. juanii*) direccionado entre sí, pero no en contacto. Este proceso o margen dentado está a la misma altura y lugar de la barra transversal de *A. marchesianus*. Esta condición también se presenta en *Ameerega trivittata* y en *Phyllobates aurotaenia* (Figura 3C, D, E). En las demás especies (incluyendo *A. wayuu* y *P. terribilis*) y géneros (*Aromobates*, *Rheobates*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus*, *Ranitomeya*, *Dendrobates* y *Oophaga*) de Dendrobatidae, el margen interno de la *pars corporis* es liso (Figura 3A, B, F, G).

Comúnmente, las puntas distales de cada *partes corpora* son ensanchadas, pero en algunos casos las puntas distales son del mismo ancho que el resto de la barra (*Colostethus mertensisi*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. italoii* y todas las especies de *Ranitomeya*, *Dendrobates* y *Oophaga*) (Figura 3A, B). En estas especies las barras de su *pars corporis* son moderadamente anchas (el ancho de cada barra es 1/2 o más que el ancho máximo de la *pars alaris*, en *C. mertensisi*, *H. subpunctatus*, en *H. italoii* y *Ranitomeya*), muy gruesas (el ancho de cada barra es apenas menor que el ancho máximo de la *pars alaris*, *Dendrobates* y *Oophaga*), en comparación con las mayoría de las especies y/o géneros que poseen *partes corpora* como barras delgadas (el ancho de cada barra es 1/3 o menos que el ancho máximo de la *pars alaris*) y puntas ensanchadas. *Allobates cepedai* e *H. pulchellus* tienen un *pars corporis* moderadamente ancho con puntas distales ensanchadas.

La *pars corporis* está en contacto y articula con la *pars alaris* proximalmente, pero en cuatro especies de *Allobates* (*A. femoralis*, *A. juanii*, *A. marchesianus* y *A. trilineatus*) y dos *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*) la *pars corporis* se fusiona a la *pars alaris*, es decir, en especímenes transparentados y doblemente tinturados, hay un continuo de cartílago entre la *pars corporis* y la *pars alaris* y estos dos elementos (*pars corporis* y *pars alaris*) se observan con una sola estructura (Figura 3D, E). Esta condición fue variable en *A. juanii*, ya que entre los estadios 26 a 34 no hay fusión, pero si hay contacto con células entre ambas partes (débilmente tinturas de azul de alcian) y en estadio 36 es fusionado. Las otras especies en las cuales se observo la fusión, no fue variable a pesar de estadios tempranos (p.ej., estadio 28 en *A. marchesianus*, *A. trilineatus* y ambas *Ameerega*).

El *cartilago suprarostralis* se articula con el *cornu trabeculae* por medio de la *pars corporis* y la *pars alaris*, es decir que cada parte está en contacto con el *cornu trabeculae*; pero, en *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*, Figura 3E), solo la *pars corporis* articula con el *cornu trabeculae* y la *pars alaris* está libre.

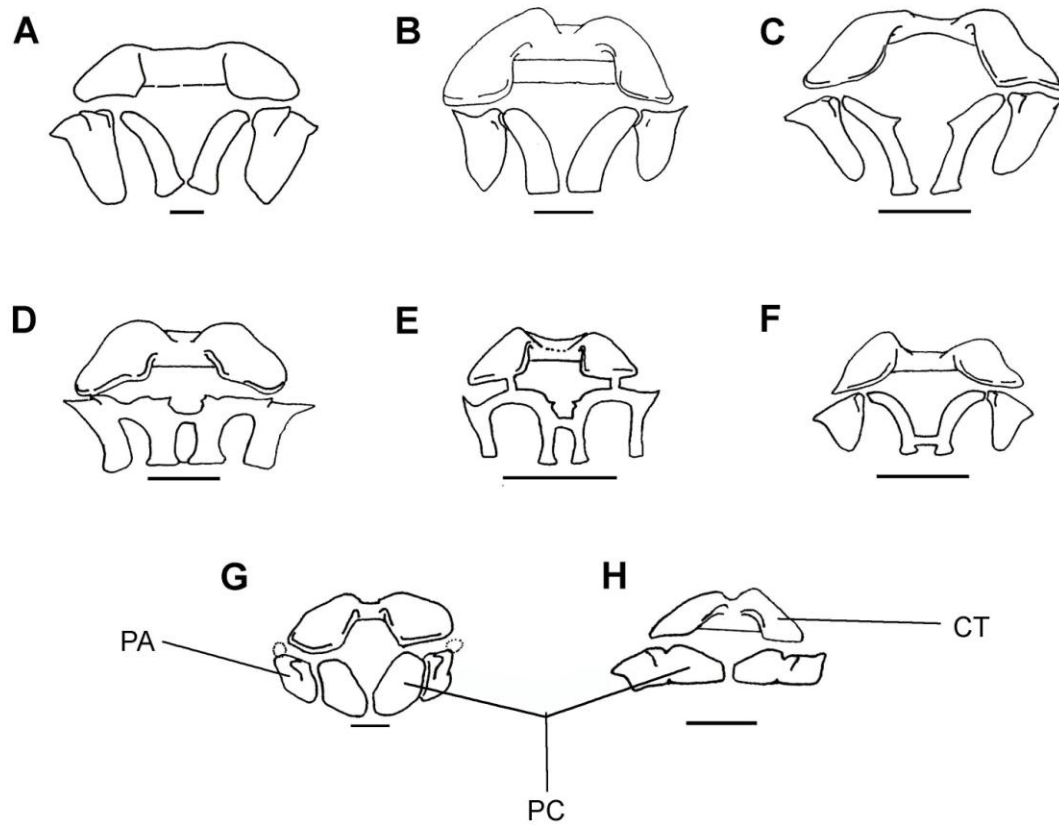


Figura 3. Variación de las estructuras del *cartilago suprarostralis* y su articulación con los *cornua trabeculae* (vista anterior). A. *Rheobates palmatus* (estadio 34, ICN 55302), B. *Hyloxalus subpunctatus* (estadio 35, ICN 32500), C. *Allobates talamancae* (estadio 36, ICN 46099), D. *Allobates marchesianus* (estadio 35, ICN 54969), E. *Ameerega hahneli* (estadio 35, ICN 55105), F. *Epipedobates narinensis* (estadio 35, JJM 716a), G. *Dendrobates truncatus* (estadio 33, ICN 40749), H. *Oophaga histrionica* (estadio 37, OLA-ZCALI 02). Abreviaturas: CT *cornu trabeculae*, PA *pars alaris*, PC *pars corporis*. Líneas bajo las figuras igual a 0.5 mm.

Cada lámina de la *partes alares* tiene un margen dorsal más o menos recto y un borde ventral apenas o ampliamente curvado (en forma de U) o los márgenes laterales forman un ángulo agudo (forma triangular invertida en vista lateral), excepto en *Ameerega*, *Ranitomeya*, *Dendrobates* y *Oophaga*, los cuales presentan un margen ventral más o menos recto. En *Ameerega* la *pars alaris* es un rectángulo alargado verticalmente y más delgado que el de *Ranitomeya*, *Dendrobates* y *Oophaga* que es un rectángulo robusto y

amplio. Sobre el extremo anterodorsal de la *pars alaris*, en el sitio donde es confluyente con la *pars corporis*, la *pars alaris* de Dendrobatidae tiene una proyección lateral (no reportada en Haas 1995, o *processus anterior dorsalis* en Vera Candiotti 2007), que varía interespecíficamente, desde bajo a moderado en la mayoría de especies y géneros, pero, en las especies de *Ranitomeya*, *Dendrobates* y *Oophaga* esta proyección es gruesa, mucho más notable y es levantada verticalmente.

La *pars alaris* posee un notable proceso en su extremo posterodorsal, conocido como *processus posterior dorsalis* (PPD). El tamaño del proceso varía entre las especies observadas. Para cuantificar su longitud, se tomo como referencia la débil ondulación del margen dorsal de la *pars alaris*, formada por la unión del PPD con la *pars alaris* y el margen posterior de la *pars alaris* cuando este fue lo suficientemente inclinado verticalmente. Entonces, un proceso corto (es decir el PPD es menor que la mitad del ancho máximo de la *pars alaris*) fue presente en *Allobates cepedai*, *Mannophryne obliterata*, *Colostethus mertensi* y en todas las especies de *Hyloxalus*, *Epipedobates*, *Ranitomeya*, *Dendrobates* y *Oophaga* (Figura 4D, E); un proceso de longitud moderada, donde PPD es igual o mayor que la mitad del ancho máximo de la *pars alaris*, lo presentan *Aromobates*, *Rheobates*, la mayoría de *Allobates* (excepto *A. cepedai*), tres *Colostethus* (*C. fraterdanieli*, *C. imbricolus* y *C. ruthveni*) y *Phyllobates* (Figura 4A, B); y un proceso largo, fue detectado en ambas *Ameerega* las cuales tiene un PPD igual o mayor que el ancho máximo de la *pars alaris* (Figura 4C).

En la mayoría de especies y géneros, la *pars corporis* y la *pars alaris* son separados distalmente, pero en *Ranitomeya*, *Dendrobates* y *Oophaga* no demuestran espacio distal entre la *pars corporis* y la *pars alaris*, puesto que ambas partes son unidas enteramente (Figura 3G, H). En el estadios 35 y 37 de *O. histrionica* la *pars corporis* y la *pars alaris* son fusionados distalmente (Figura 3H). En *Allobates marchesianus* este espacio distal, aparentemente varía a través de los estadios de desarrollo; así, en estadio 26 el espacio distal es más ancho que una barra de la *pars corporis*, en estadio 29 es igual al ancho de una barra de la *pars corporis* y en estado 33 a 36 es menor que el ancho de una barra de la *pars corporis*, sin embargo, el espacio distal es amplio.

Por otro lado, las larvas de Dendrobatidae tienen una masa de tejido pequeña y redonda, algunas veces transparente—masa de tejido adrostral (adrostral tissue mass, en ingles),

y en su interior lleva consigo, un cartílago pequeño y redondo—cartílago interno adrostral (internal adrostral cartilage, en ingles), los cuales se encuentran arriba del *processus posterior dorsalis* de la *pars alaris* (Figura 2C). Ambas estructuras puede o no observarse en especímenes transparentados doblemente tinturados, debido a una adecuada o inadecuada pigmentación de azul de alcian.

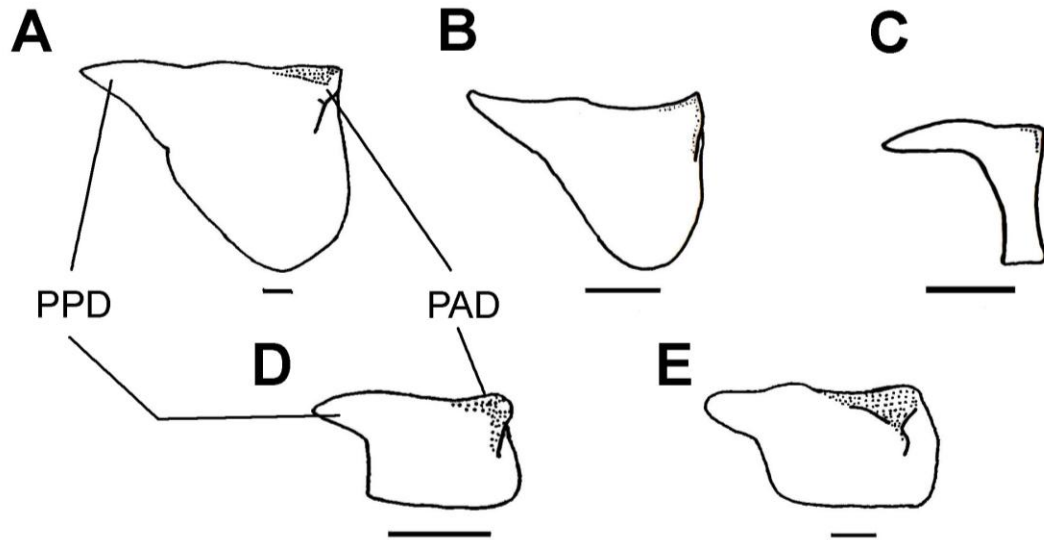


Figura 4. Variación en la forma de la *pars alaris* y del tamaño del *processus posterior dorsalis*. *Pars alaris* derecho en vista lateral. A. *Rheobates palmatus* (estadio 34, ICN 55302), B. *Phyllobates terribilis* (estadio 33, OLA 026), C. *Ameerega hahneli* (estadio 35, ICN 53105), D. *Ranitomeya minuta* (estadio 33, ICN 46096), E. *Dendrobates truncatus* (estadio 33, ICN 40749). Abreviaturas: PAD *processus anterior dorsalis*, PPD, *processus posterior dorsalis*. Líneas igual a 0.25 mm.

**Los cornua trabeculae.** Los *cornua trabeculae* son dos barras de cartílago moderadamente robustos que se proyectan anteriormente desde el *planum trabeculae anticum* y que soportan el *cartilago suprarostralis*. Cada cornu (o horn, termino en ingles) es levemente curvado ventralmente y por lo general es más ancho distalmente que proximalmente o en algunas ocasiones es del mismo ancho (p.ej., *Phyllobates terribilis*, *Ranitomeya* y *Dendrobates*). El margen anterior del *cornu trabeculae* es desde truncado a subtruncado y ventralmente, en el primer tercio proximal de cada *cornu trabeculae* hay

un *processus lateralis trabeculae*—un proceso triangular al cual se une el *ligamentum quadratoethmoidale*.

En las larvas de dendrobátidos, los *cornua trabeculae* son desde cortos hasta moderados en longitud, alcanzando desde 1/3–1/6 de la longitud del condrocraqueo en *Allobates*, *Aromobates*, *Mannophryne*, *Rheobates*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus* (Figura 5A-E), *Dendrobates* y *Phyllobates* (Figura 6A–B), pero son más cortos en *Ameerega* (1/6–1/7 de la longitud del condrocraqueo) (Figura 5F), en *Ranitomeya* (1/6–1/8 de la longitud del condrocraqueo) y en *Oophaga histrionica* (1/10 de la longitud del condrocraqueo) (Figura 6C y 6D). Una débil variación en la longitud de los *cornua trabeculae* fue registrada en las larvas de *Phyllobates aurotaenia*, sus *cornua* son débilmente más largos entre los estadios 26–31, buscando 1/4–1/5 de la longitud del condrocraqueo y apenas más cortos entre los estadios 33 a 35 (1/6 de la longitud del condrocraqueo).

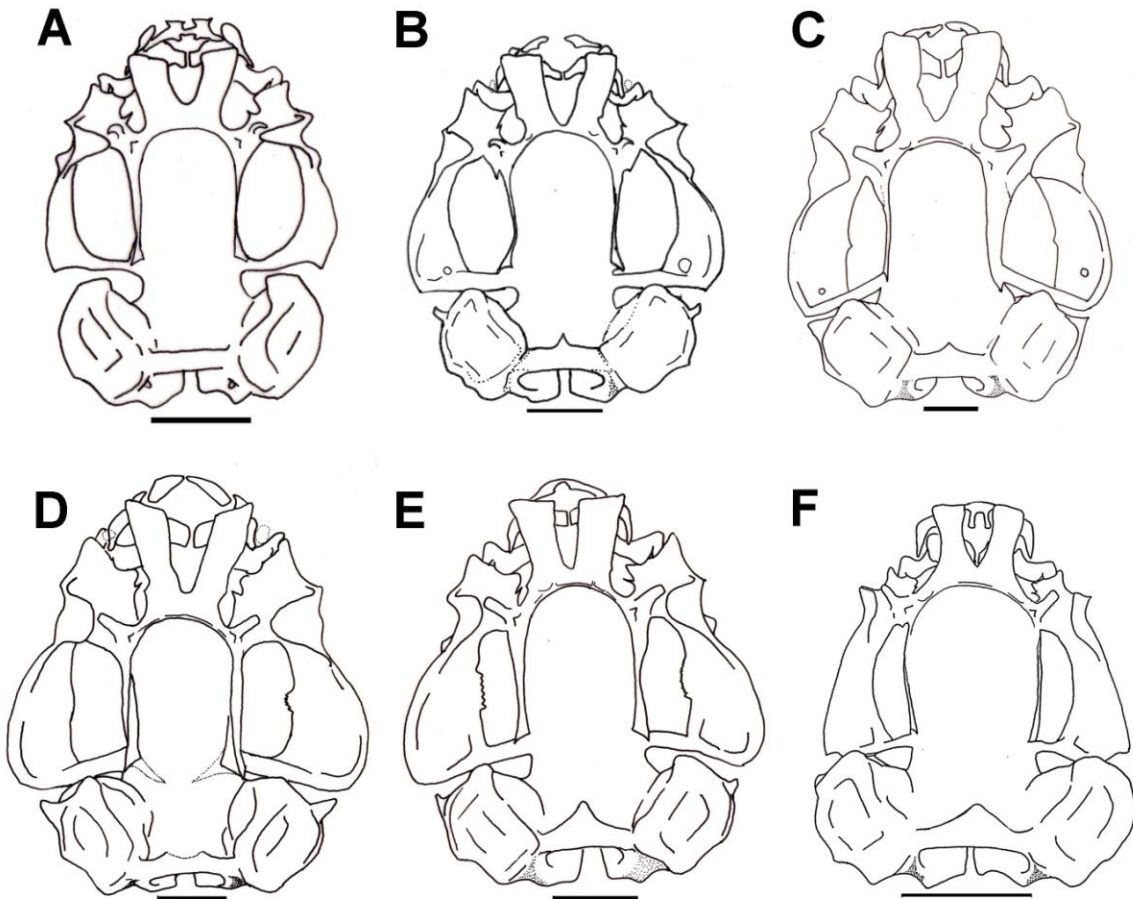




Figura 5. Neurocráneo en vista dorsal de seis especies de Dendrobatidae. A. *Allobates marchesianus* (estadio 35, ICN 54969), B. *A. juanii* (estadio 36, MAA 158b), C. *Aromobates aff. saltuensis* (estadio 36, GAB 142b), D. *Hyloxalus subpunctatus* (estadio 35, ICN 32500), E. *Epipedobates narinensis* (estadio 35, JJM 716a) y F. *Ameerega hahneli* (estadio 36, ICN 53105). Líneas igual a 1 mm.

***Planum trabeculare anticum, planum ethmoidale y la región nasal.*** El *planum trabeculae anticum* (PTA) es un cartílago delgado que se encuentra en la parte anteroventral de la cavidad condrocraNeal y es inmediatamente posterior a los *cornua trabeculae*, de forma que estos soporta cada *cornua trabeculae*. El *planum ethmoidale* se desarrolla sobre el PTA y entre los *cornua trabeculae*. El PTA no es diferenciable del *planum ethmoidale* en estadios tardíos, pero entre los estadios 25 a 31 el PTA es diferenciable ya que el *planum ethmoidale* no se ha desarrollado. El *planum ethmoidale* comienza a desarrollarse entre el estadio 28 a 31.

En la zona de confluencia entre la parte posterior del *planum ethmoidale* y la porción más anterior del *cartilago orbitalis* aparece en todos los renacuajos de vida libre (estadios 25–39) un proceso cónico corto, direccionado lateralmente, localizado arriba del *processus antorbitalis*, aquí considerado como *processus orbitonasalis* (nuevo termino empleado aquí) (Figura 2A y ver Figura 5). En general, el proceso es más largo o proyectado lateralmente en estadios moderadamente avanzados (entre estadio 30 a 39), aunque en estadios tempranos también es claramente visible, a pesar de no estar desarrollado el *planum ethmoidale* ni el *cartilago orbitalis*. En algunas especies se observa una pila ethmoidal (cf. Sokol 1981). El tamaño del *processus orbitonasalis* varía entre especies, desde bajo hasta bien proyectado, pero no está en contacto con el *processus muscular*. Las especies de los géneros *Allobates*, *Aromobates*, *Mannophryne*, *Rheobates*, *Ameerega*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus* y *Phyllobates* tiene el *processus orbitonasalis*, en cambio en las cinco especies de *Ranitomeya*, dos *Dendrobates* y una *Oophaga* no tienen *processus orbitonasalis* y la superficie de esta región es lisa (Figura 6B – C y Figura 11). Entre los estadios 25–39 de los dendrobátidos no se observo una *lamina orbitonasalis*.

El *foramen orbitonasalis* también se encuentra en la zona de confluencia del *planum ethmoidale* y el *cartilago orbitalis*. Entre los estadios 25 hasta 31 (aprox.), este foramen

es una hendidura abierta dorsalmente, ya que el *planum ethmoidale* no se ha desarrollado en su totalidad; después, entre los estadios 29 a/o 31 o más temprano en *Rheobates* (estadio 27), el *planum ethmoidale* se extiende posteriormente, cerrando el foramen orbitonasalis. El foramen en Dendrobatidae es un orificio pequeño y de forma ovalada. En *Phyllobates* (*P. terribilis* y *P. aurotaenia*) entre los estadios 30–35, el foramen aun es abierto dorsalmente.

El *tectum nasi*, el cual es una proyección anterolateral del *planum ethmoidale* solo fue observado en un renacuajo en estadio 40 de *Ranitomeya virolinensis* y en estadio 41 de *Rheobates palmatus*. Además, en ambas especies y también en estadio 40 de *Hyloxalus subpunctatus* se observa una *lamina orbitonasalis*, que es un delgado cartílago vertical el cual se extiende dorsalmente hasta estar en contacto con el *tectum nasi*. En los tres casos, la lámina no se fusiona pero está en contacto con el *processus antorbitalis*. En *Rheobates palmatus* e *Hyloxalus subpunctatus* la lámina “reemplaza” el *processus orbitonasalis*.

Por otro lado, en dos renacuajos de vida libre (estadio 34 y 36) de *Rheobates palmatus* (provenientes de Santander), a la altura del *processus orbitonasalis*, hay una masa de cartílago pequeña y redondeada, separada del proceso. Esta pequeña masa de cartílago también fue observada en un renacuajo en metamorfosis (estadio 40) de *Ranitomeya virolinensis*, aunque en esta especie, en sus estadios previos no muestra *processus orbitonasalis*. Excepcionalmente, un renacuajo de vida libre de *Ranitomeya fulgurita* (estadio 33<sup>1</sup>) también presenta *tectum nasi* (Figura 11B) y *lamina orbitonasalis* y asimismo, el renacuajos de *Oophaga histrionica* en estadio 37 tiene *lamina orbitonasalis*, las cuales son estructuras que aparecen en el metamorfosis.

---

<sup>1</sup> El estadio 33 de *Ranitomeya fulgurita* (OLA023) demuestra estructuras del condrocáneo de estadios avanzados, como *tectum nasi*, *lamina orbitonasalis* y también la fusión de la vertebra I y II; por lo tanto, pienso que este renacuajo está en estadio 40-42 y sus miembros posteriores, los cuales determinan el estadio de desarrollo Gosner, están retrasados en el desarrollo.

### Región orbitotemporal

La región orbitotemporal está localizada entre los *cartilago orbitalis* lateralmente y los cartílagos de la parte ventral de la cavidad craneal, entre ellos el *trabeculae cranii* y el *planum intertrabeculare*.

El *trabeculae cranii* en estadios tempranos de los renacuajos de Dendrobatidae es distinguido fácilmente de otras estructuras (p.ej., *cartilago orbitalis* y el *planum intertrabeculare*), puesto que se observa como dos barras robustas a cada lado del suelo craneal, que interconectan el *planum trabeculae anticum* desde la parte anterior con el *planum basale* en la parte posterior del condrocraqueo, delimitando la *fenestra basicranial* (Figura 6D y 9).

El *planum intertrabeculare* (PIT) es un cartílago laminar delgado, algunas veces translucido, que cubre la *fenestra basicranial*. Este cartílago no es desarrollado o pigmentado en estadios tempranos de los renacuajos en vida libre, después entre los estadios 30–33 el PIT comienza a cerrarse medialmente y llega a estar cerrado completamente entre los estadios 34–37; no obstante, en larvas de *Rheobates palmatus*, desde estadio tempranos (Gosner 26–28) el PIT es totalmente cerrado.

Dos orificios en el suelo craneal, el *foramen caroticum primarium* (FCP) y el *foramen craniopalatinum* (FCRP), no son cubiertos por el PIT (Figura 7). El *foramen caroticum primarium* está presente desde los estadios tempranos (25 o 26) y es redondeado comúnmente en todos los dendrobátidos evaluados. El *foramen craniopalatinum* es evidente con la formación-pigmentación del *planum intertrabeculare*, entre los estadios 26–28 en *Rheobates* o entre estadio 30–33 en las demás especies y géneros; además, la forma del FCRP varía entre especies y géneros, desde redondo u ovalado hasta alargado (redondo u ovalado para *Allobates cepedai*, *Aromobates*, *Colostethus*, *Hyloxalus*, *Epipedobates narinensis* [datos desconocidos para *E. boulengeri*], *Ranitomeya*, *Phyllobates terribilis*, *Dendrobates* y *Oophaga*; y alargado para cuatro especies de *Allobates* (*A. juanii*, *A. talamancae*, *A. marchesianus*, *A. wayuu* [datos desconocidos para *A. femoralis* y *A. trilineatus*]) y *Rheobates* y *P. aurotaenia* (Figura 7A-B).

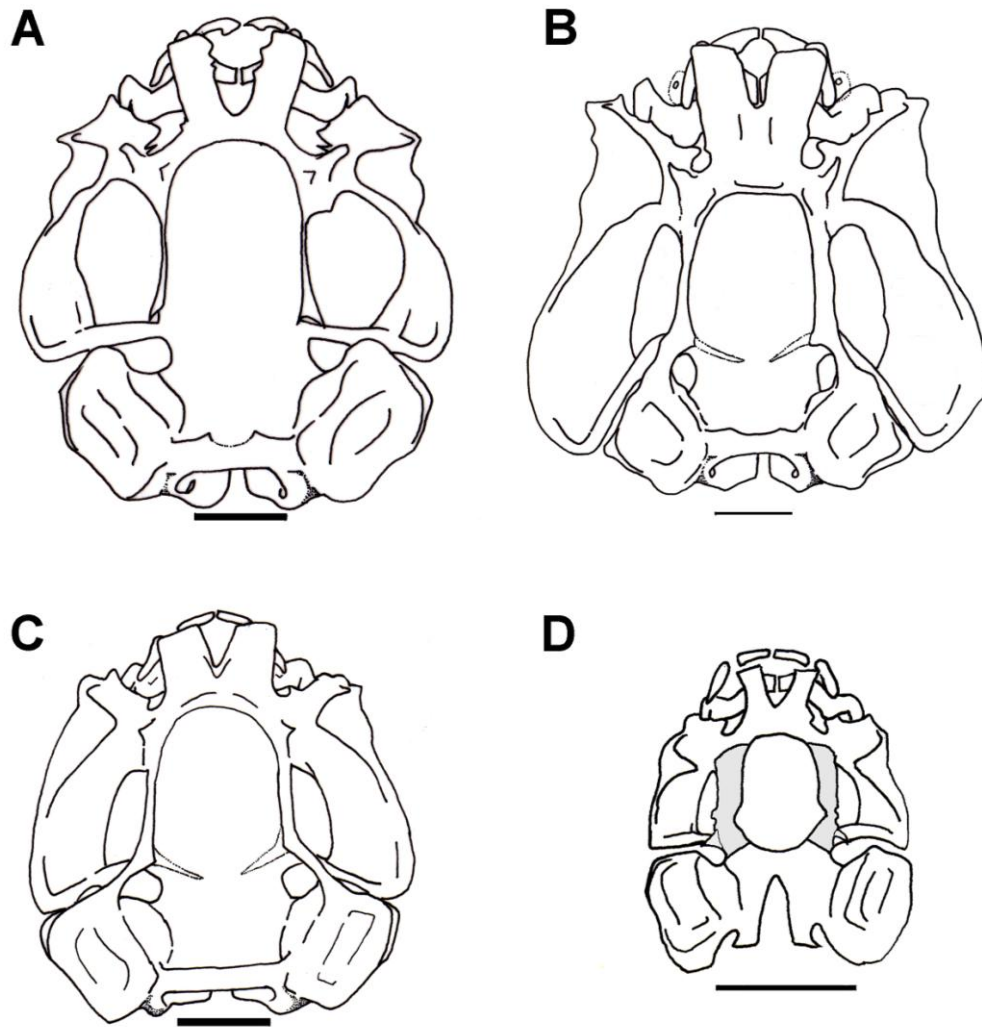


Figura 6. Neurocráneo en vista dorsal de tres especies de Dendrobatidae. A. *Phyllobates terribilis* (estadio 33, OLA 026), B. *Dendrobates truncatus* (estadio 33, ICN 40749), C. *Oophaga histrionicus* (estadio 35, OLA-ZCALI 03), D. renacuajo de la espalda de *O. histrionica* (estadio 24, OLA-ZCALI 01); *trabeculae cranii* en gris. Líneas de A–C igual a 1 mm y D igual a 05 mm.

El *cartilago orbitalis* (CAO) es la pared lateral del cavidad craneal (o *cavum cranii*) y confluye con el *planum ethmoidale* (anteriormente), el *foramen* o *fissura prootica* (posteriormente) y el *trabeculae cranii* (ventralmente). El *cartilago orbitalis* está conformado por la *pila antotica*—que es el margen posterior del CAO, la *pila metoptica*—una barra que separa dos forámenes (el *foramen opticum* y el *foramen oculomotorium*) y tres forámenes del CAO—*foramen opticum*, el *foramen oculomotorium* y el *foramen trochleare*.

El desarrollo (pigmentación) del *cartilago orbitalis* y sus estructuras varían a través de los estadios Gosner, en todos los dendrobátidos observados. Así, es común que en los estadios tempranos de los renacuajos de vida libre (25 a 26), el CAO y todas sus estructuras no están desarrolladas/pigmentadas; pero, el *foramen opticum* y el *foramen oculomotorium* ya están presentes desde muy temprano en la vida larvaria, como dos hendiduras en la parte posterodorsal del *trabeculae cranii*, en otras palabras, estas foramina son abiertas dorsalmente ya que el CAO no se encuentra desarrollado (Figura 8E y 9). La *pila antotica* es la primera estructura a formarse–pigmentarse del CAO. Esta pila es una proyección baja de cartílago entre estadios 25 a 27, confluyente con el *processus ascendens* del *palatoc cuadrado*. El desarrollo/pigmentación total de la *pila antotica* varía en los estadios de desarrollo entre las especies; por ejemplo, en el género *Allobates* es totalmente desarrollada/pigmentada en estadio 34 en larvas de *Allobates cepedai* y de *A. juanii*, en estadio 28 de *A. trilineatus* o más tarde, en estadio 34 de *A. wayuu*; en *Rheobates*, la pila está desarrollada entre estadio 26–28; en el género *Ranitomeya*, la *pila antotica* de *R. minuta* alcanza su desarrollo en estadio 25 pero en las otras especies como *R. ventrimaculata* y *R. virolinensis* varía entre estadios 27–28; por otro lado, en las cuatro especies de *Colostethus* (*C. fraterdanieli*, *C. imbricolus*, *C. mertensi* y *C. ruthveni*) está totalmente desarrollada en estadio 33.

La amplia variación descrita en la formación/pigmentación de la *pila antotica*, también fue observada en la formación del *cartilago orbitalis* y sus estructuras (*pila metoptica* y los tres forámenes); sin embargo, la formación/pigmentación del CAO tiene dos aparentes patrones: (a) el primero es el desarrollo del CAO desde sus extremos hacia el centro, con la pigmentación inicial de su margen dorsal, y (b) el segundo es desde la región ventral del CAO hacia el extremo dorsal y el margen dorsal es el último en pigmentarse. El primer patrón fue observado en dos *Allobates* (*A. cepedai* y *A. juanii*), en *Aromobates*, *Rheobates*, *Hyloxalus* (*H. italo*), *Colostethus* (*C. fraterdanieli* y *C. ruthveni*), *Epipedobates narinensis*, *Ameerega hahneli* y *Phyllobates aurotaenia*. Las demás especies de estos géneros no presentaron pigmentación total del CAO o no hubo disponibilidad de estadios para hacer esta observación. El segundo patrón lo presentaron *Ranitomeya virolinensis*, *Ranitomeya ventrimaculata* y *Dendrobates truncatus*, en las otras especies de estos tres géneros (*Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*) el CAO ya está formado desde muy temprano (p.ej., *R. minuta*) o no se tubo estadios para verificar el patrón (p.ej., *R. fulgurita*).

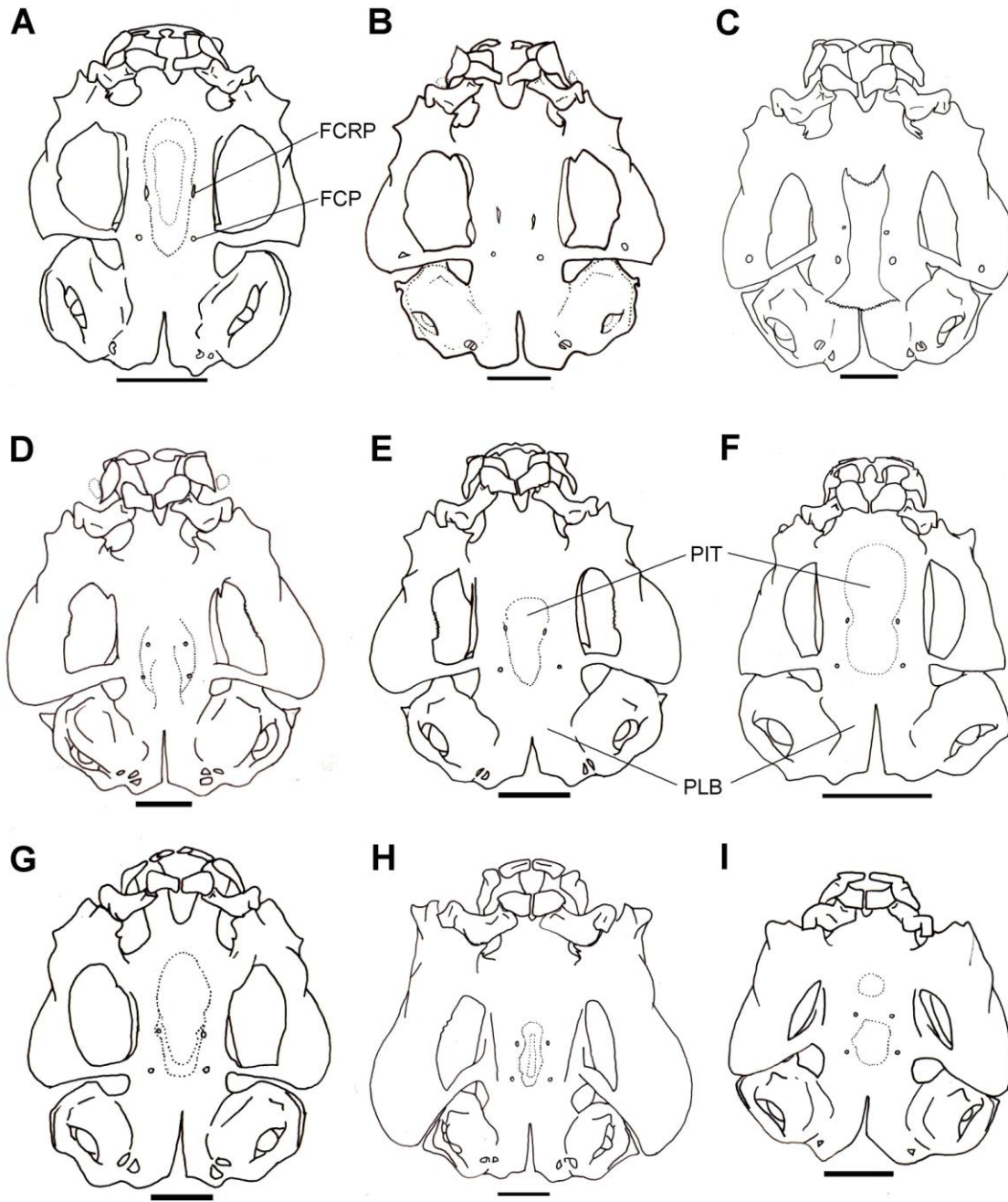


Figura 7. Neurocráneo en vista ventral de especies de Dendrobatidae. A. *Allobates marchesianus* (estadio 35, ICN 54969), B. *A. juanii* (estadio 36, MAA 158b), C. *Aromobates* aff. *saltuensis* (estadio 36, GAB 142b), D. *Hyloxalus subpunctatus* (estadio 35, ICN 32500), E. *Epipedobates narinensis* (estadio 35, JJM 716a), F. *Ameerega hahneli* (estadio 36, ICN 53105), G. *Phyllobates terribilis* (estadio 33, OLA 026), H. *Dendrobates truncatus* (estadio 33, ICN 40749), I. *Oophaga histrionica* (estadio 35, OLA-ZCALI 03). Líneas igual a 1 mm.

El *foramen opticum* es anterior al *foramen oculomotorium*, los cuales están separados por la *pila metoptica*. Una vez el *cartilago orbitalis* ha comenzado su desarrollo, este cierra ambos forámenes dorsalmente. El *nervus opticus* (*nervio craneal* II de Schlosser y Roth 1995) y el *nervus oculomotorius* (*nervio craneal* III de Schlosser y Roth 1995) perforan parte del *trabeculae cranii* y parte del CAO; mientras que, el *nervus trochlearis* (*nervio craneal* IV de Schlosser y Roth 1995) es un perforación del *cartilago orbitalis* únicamente. En todos los dendrobátidos observados, el *foramen trochleare* es anterodorsal al *foramen opticum*, pero este puede estar en la región media del CAO (*Allobates cepedai*, *A. juanii*, *A. talamancae*, *Aromobates*, *Rheobates*, *Colostethus*, *Epipedobates narinensis*, *Hyloxalus*, *Epipedobates narinensis*, *Ameerega* y *Oophaga*) (Figura 8A–D, O) o estar sobre su margen dorsal del CAO (*Dendrobates* y *Ranitomeya*) (Figura 8G). Por falta de estadios o de pigmentación del CAO, la posición del *foramen trochleare* no se pudo determinar en cuatro *Allobates* (*A. marchesianus*, *A. femoralis*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*) y en *Epipedobates boulengeri*.

Además, el *foramen trochleare* es el más pequeño de los tres forámenes del CAO, en cambio, el *foramen opticum* (FOP) y el *foramen oculomotorium* (FOCU) presentan variación entre especies (pero no variación ontogenética) en el tamaño y la forma. En tamaño, tres modos se observan en larvas de dendrobátidos: (1) el FOP es más grande que el FOCU (la mayoría de *Allobates*, *Aromobates*, *Colostethus fraterdanieli*, *Epipedobates*, *Phyllobates aurotaenia* y *Ranitomeya opisthomelas*), (2) el FOP es igual al FOCU (*A. wayuu*, *Rheobates*, *C. ruthveni*, *Ameerega*, *P.terribilis*, *R. ventrimaculata* y *Dendrobates*), y (3) el FOP es menor que el FOCU (*Hyloxalus* y *R. minutus*). Solo en *R. virolinensis* se observó variación en el tamaño del FOP y del FOCU. Entre los estadios 27 y 28 de *R. virolinensis* el FOP es menor que el FOCU (modo 3) y en estadio 35 el FOP es igual al FOCU (modo 2). En *C. mertensi* y *C. imbricolus* no se pudo determinar el modo por la falta de pigmentación del CAO.

En forma, el FOP puede ser desde redondeado hasta ovalado y el FOCU es redondeado comúnmente (la mayoría de dendrobátidos) y alargado raramente (en *Colostethus fraterdanieli*). El *foramen trochleare* es redondeado comúnmente. Por otra parte, la forma y el tamaño del FOP y el FOCU son afectados por el comienzo de la metamorfosis, efecto que fue observado en estadio 39 de *Allobates cepedai*, estadio 39 y 41 de *Rheobates palmatus*, estadio 39 de *Colostethus fraterdanieli*, estadio 40 de *Hyloxalus subpunctatus* y estadio 40 de *Ranitomeya virolinensis*.

En vista lateral, el margen dorsal del *cartilago orbitalis* de Dendrobatidae está a la misma altura de la punta del *processus muscular* (Figura 8A–G) o en *Oophaga histrionica*, el *processus muscular* no alcanza el margen dorsal del CAO (Figura 8H). Comúnmente, el cerebro se extiende más allá del margen dorsal del CAO; sin embargo, el cerebro de estas larvas (especímenes transparentados y doblemente tinturados) no siempre es extendido dorsalmente, sino también por efectos de fijación, se recoge internamente. La relación entre el margen dorsal del CAO y la punta del *processus muscular* es constante a través de los estadios de desarrollo en las larvas de vida libre, una vez el CAO haya comenzado a formarse/pigmentarse. Adicionalmente, el CAO de *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* aparentemente es más bajo en comparación con el CAO de los otros géneros, como *Allobates*, *Aromobates*, *Ameerega*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus*, *Mannophryne*, *Phyllobates* y *Rheobates*; sin embargo, fue difícil establecer puntos de comparación para definir los estados de esta condición.

Arriba de la *pila antotica*, se observa un cartílago pequeño y bajo, apenas proyectado medialmente, conocido como *taenia tecti transversalis* (TTT) (Figura 5, 6A–C, 8), vestigial en Dendrobatidae. La presencia del TTT como un pequeño cartílago es variable en la ontogenia de dendrobátidos, ya que es ausente en los estadios tempranos y su formación como cartílago vestigial comienza en los estadios avanzados (p.ej., estadio 33 en *Allobates* y *Colostethus*, estadio 35 en *Aromobates* y *Ameerega*, estadio 28 y 29 en *Rheobates* y *Epipedobates*, estadio 31 y 32 en *Hyloxalus* y *Phyllobates*, estadio 33 o 35 en *Ranitomeya* y en *Dendrobates* desde estadio 26). Por otra parte, en larvas de *R. palmatus* el TTT varía de tamaño en los estadios, ya que el TTT se proyecta cada vez más hacia la mitad (proyección medial) desde su aparición (en estadio 28) hasta el estadio 41, donde el TTT es casi completo, alcanzando el nivel del *taenia tecti medialis* (TTM, ver adelante para descripción), pero sin estar en contacto con el TTM y sin evidente formación y separación de la *fenestra frontal* y *fenestra parietales*. Igualmente, en estadio 36 de *R. virolinensis* y en estadio 35 y 37 de *Oophaga histrionica*, el TTT es bien proyectado medialmente, casi a la altura del TTM, pero sin evidente separación total de las fenestras (*frontal* y *parietal*).

En la mayoría de las larvas revisadas, la presencia del TTT está relacionada con la formación total de la *pila antotica*; no obstante, tan temprano como el estadio 29 de *Epipedobates narinensis*, ya hay un pequeño TTT, aunque la *pila antotica* no busca su altura total. El



TTT no fue presente en *Allobates marchesianus*, *A. femoralis*, *A. trilineatus* por ausencia de estadios donde se exprese el *taenia*.

Entre la parte posterior del *cartilago orbitalis* y la parte anterior de la *capsula auditiva* hay una gran abertura (o *fissura prootica*) (Figura 8C), puesto que el CAO no está fusionado a la *capsula auditiva* en todos los estadios de los renacuajos de vida libre de *Allobates*, *Ameerega*, *Aromobates*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus*, *Mannophryne*, *Phyllobates* y *Rheobates*, a diferencia de *Ranitomeya*, *Dendrobates* y *Oophaga* en los cuales la parte dorsal del CAO se fusiona con la cúpula anterior de la *capsula auditiva*, dejando un orificio más pequeño—*foramen prooticum* (Figura 8G). Interesantemente, en dos renacuajos de espalda, uno de *Ranitomeya fulgurita* (estadio 25) y otro de *Oophaga histrionica* (estadio 24), el CAO no es completamente desarrollado/pigmentado y no hay fusión con la *capsula auditiva* (es decir hay una *fissura prootica*) (Figura 9), pero en renacuajos de vida libre en estadio 25 y 26 de *Ranitomeya* y *Dendrobates* ya hay fusión y asimismo un *foramen prooticum*.

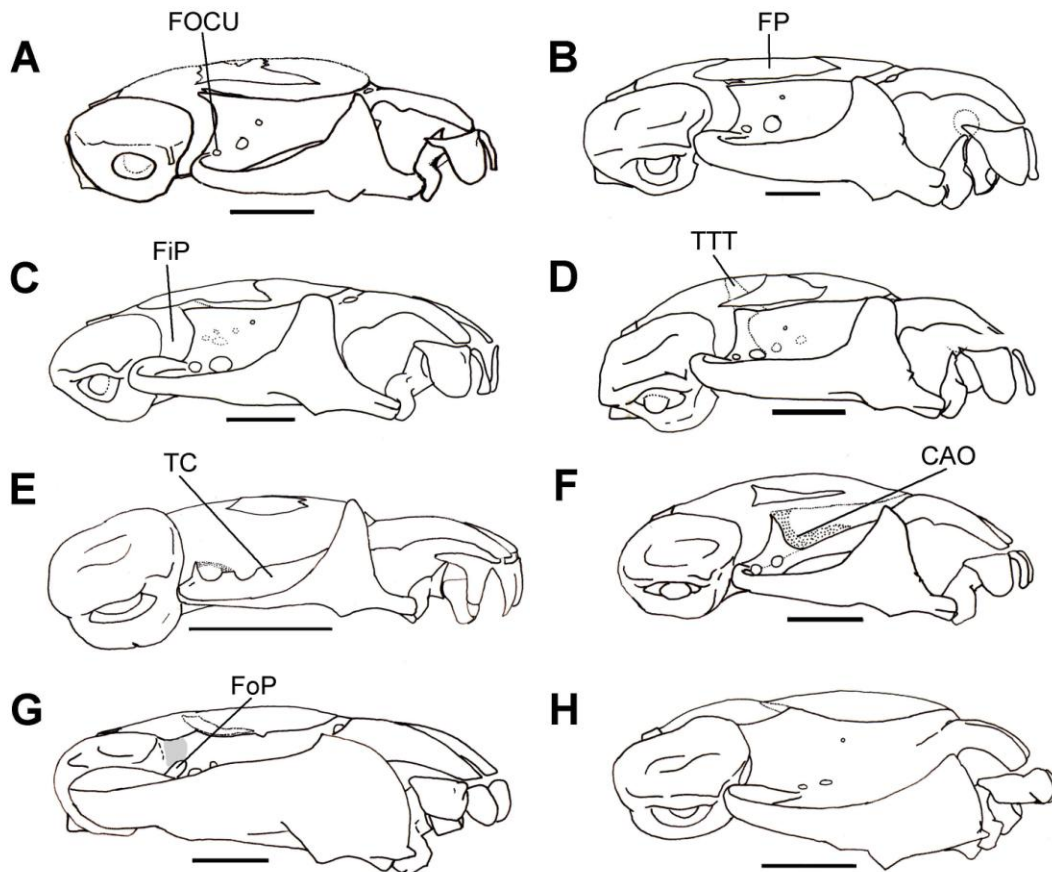


Figura 8. Neurocráneo en vista lateral de especies de Dendrobatoidea. A. *A. juanii* (estadio 36, MAA 158b), B. *Aromobates* aff. *saluensis* (estadio 36, GAB 142b), C. *Colostethus fraterdanieli* (estadio 33, MAA 231), D. *Hyloxalus subpunctatus* (estadio 35, ICN 32500), E. *Ameerega hahneli* (estadio 36, ICN 53105), F. *Phyllobates terribilis* (estadio 33, OLA 026), G. *Dendrobates truncatus* (estadio 33, ICN 40749); en gris, fusión entre la *capsula auditiva* y el *cartílago orbitalis*, H. *Oophaga histrionica* (estadio 35, OLA-ZCALI 03). Abreviaturas: CAO *cartílago orbitalis*, FiP *fissura prootica*, FOCU *foramen oculomotorium*, FoP *foramen prooticum*, FP *frontoparietal*, TC *trabeculae cranii*, TTT *taenia tecti transversalis*. Líneas igual a 1 mm.

### Región otooccipital

Esta región está enmarcada lateralmente por las *capsulae auditivae*, el *planum basale* y el *tectum synoticum* que interconecta las *capsulae* ventral y dorsalmente y el *arcus occipitalis* posterior a las *capsulae auditivae*.

El *planum basale* (Figura 7E y 7F) es la base posterior de la cavidad craneal, que desde estadios tempranos (25 a 27) está bien formado, uniendo los *trabeculae cranii* y el *planum intertrabeculare* anteriormente y las *capsulae auditivae* lateralmente. En la mitad posterior del *planum basale* hay una notable hendidura y su profundidad varía ontogénicamente. Esta variación fue observada en *Aromobates* aff. *saluensis*, *Ameerega hahneli*, *Dendrobates truncatus*, *Epipedobates narinensis*, *Phyllobates aurotaenia* y *Ranitomeya virolinensis*. Se presenta una hendidura profunda en estadios tempranos hasta una hendidura medianamente profunda en estadios avanzados y/o tardíos de *A. aff. saluensis*, *A. hahneli*, *D. truncatus* y *P. aurotaenia* (i. e., la profundidad es de un 80% a un 60%–50% de la longitud del *planum basale*), en cambio, en *E. narinensis* la hendidura es medianamente profunda en estadios tempranos hasta ser más profunda en estadios avanzados y/o tardíos (la profundidad es de un 60% a un 75% de la longitud del *planum basale*).

El *tectum synoticum* es una lámina alarga de cartílago que une las *capsulae auditivae* dorsalmente. Sobre el margen anterior del *tectum synoticum* hay una pequeña proyección anterior delgada de cartílago o *taenia tecti medialis* vestigial (TTM) (Figura 5). En los renacuajos de vida libre la presencia del TTM es variable a través de los estadios entre especies y dentro del género. Por ejemplo, en *Allobates* puede estar presente

desde estadio 34 (*A. cepedai*) o desde 36 (*A. juanii* y *A. talamancae*), o más temprano desde estadio 28 en *A. marchesianus*, al igual que *Rheobates palmatus* quien presenta TTM desde estadio 26 en adelante; en resumen, hay especies que presentan un TTM desde estadio tempranos, entre 25–29 (*A. marchesianus*, *Ameerega trivittata*, *Epipedobates narinensis* y *R. palmatus*), o desde estadios avanzados, estadio 33–36 (*A. cepedai*, *A. juanii*, *A. talamancae*, *A. hahneli*, *Aromobates* aff. *saltuensis*, *Colostethus ruthveni*, *Hyloxalus subpunctatus*, *Phyllobates aurotaenia*, *P. terribilis*, *Ranitomeya fulgurita* y *R. opisthomelas*) o en unos pocos casos, solo en estadios tardíos, 39–40 (*C. fraterdanieli* y *R. virolinensis*).

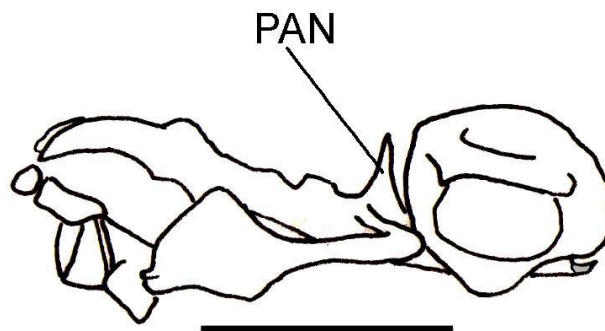


Figura 9. Neurocráneo (vista lateral) del renacuajo de espalda de *Oophaga histrionica* (estadio 24, OLA-ZCALI 01), mostrando *fisura prootica*, una *pila antotica* (PAN) parcialmente formada, el *foramen opticum* y *oculomotorium* sobre el *trabeculae cranii* y el *arcus occipitalis* como un proceso (en gris). Escala igual a 0.5 mm.

Al igual que el *taenia tecti transversalis* (TTT), el TTM de *Rheobates palmatus* es más proyectado anteriormente a medida avanzan los estadios, así en estadio 25 tiene un tamaño moderado y en estadio 41 es más proyectado anteriormente (no vestigial) alcanzando el nivel transversal a la altura del TTT, pero si evidente separación de las fenestras (*parietal* y *frontal*). Igualmente, se detecto este patrón en *Aromobates* aff. *saltuensis*, ya que en estadio 36 el TTM llega al nivel del TTT, en comparación con el estadio 35 donde es la mitad de este tamaño.

El TTM no fue observado en tres *Allobates* (*A. femoralis*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*), dos *Colostethus* (*C. imbricolus* y *C. mertensis*), un *Epipedobates* (*E. boulengeri*), dos *Hyloxalus* (*H. italo* y *H. pulchellus*), dos *Ranitomeya* (*R. minuta* y *R. ventrimaculata*) y

dos *Dendrobates* (*D. auratus* y *D. truncatus*) y en *Oophaga histrionica*. En un renacuajo metamórfico (estadios 42) de *Dendrobates truncatus* el TTM fue ausente.

En las especies que fue observado el TTM, comúnmente es una delgada proyección anterior de cartílago que está restringida a una pequeña porción medial del *tectum synoticum*, pero en *Ameerega* (*A. hahneli*, *A. trivittata*), *Epipedobates narinensis* (Figura 5E y 5F) y en *Hyloxalus subpunctatus* el TTM cubre toda la superficie anterior del *tectum synoticum*, es decir, sus márgenes laterales se extienden hasta la unión del tectum con las *capsulae auditivae*; a pesar de esto, en *Allobates cepedai*, se observó ambas formas del TTM, puesto que en estadio 34 y 36 el TTM es delgado, mientras que en estadio 39 hay un TTM grueso.

Las *capsulae auditivae* tienen más o menos forma cuadrada, localizadas en la región postero-lateral del condrocraáneo y orientadas diagonalmente respecto al eje longitudinal. Cada capsula tiene asociada una cúpula anterior, la *crista parotica* y dos procesos, el *processus anterolateralis* de la *crista parotica* y un proceso (sin nombre) ubicado en la parte anteroventral de la capsula—proceso anteroventral de la *capsula auditiva*.

Como fue mencionado, la *capsula auditiva* está ligada al condrocraáneo por el *tectum synoticum* (dorsalmente), el *planum basale* (ventralmente) y el *arcus occipitalis* (posteriormente). La pared interna de la capsula es perforada por las *foramina acusticas*, que en especímenes transparentados y doblemente tinturados, se observan en estadios tempranos, entre los estadios 25–28 y en estadios posteriores comúnmente no son visibles.

En consecuencia, entre los estadios 25–28 en las especies de los géneros *Allobates*, *Aromobates*, *Rheobates*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus*, *Ameerega*, *Ranitomeya* (*R. fulguritus*, *R. minutus*, *R. virolinensis* y *R. ventrimaculata*), *Dendrobates* (*D. auratus* y *D. truncatus*) y *Phyllobates aurotaenia* hay un gran *foramen acusticum*, un *foramen endolymphaticum*, un *foramen perilymphaticum inferior* y *superior* y el *foramen jugulare*; sin embargo, en estadios avanzados de algunas especies de dendrobátidos, donde fue posible observar las foramina, se detectaron otras foramina. Por ejemplo, en tres *Allobates* (*A. femoralis*, *A. marchesianus* y *A. talamancae*, estadios 33–35), en *C. imbricolus* (en estadio 31 y 33), en *H. subpunctatus* (estadio 35), en *A. hahneli* (estadio 35 y 36) y en *R. ventrimaculata* (estadio 33) presentan dos *foramen acusticum* (anterior y

posterior), y en *A. aff. saltuensis* (en estadio 30), en *A. juanii* (estadio 34) y en *P. aurotaenia* (estadio 33) hay tres *foramen acusticum* (anterior, medio y posterior).

A diferencia de todas las demás especies observadas en este estudio, en un renacuajo de espalda de *Ranitomeya fulgurita* (estadio 25) el *foramen jugulare* es abierto posteriormente, puesto que el *arcus occipitalis* no está desarrollado y este define su límite posterior. En otro renacuajo de espalda de *Oophaga histrionica* (estadio 24) el *arcus occipitalis* no está desarrollado (Figura 9).

Además, en la parte ventrolateral del lado externo de la *capsula auditiva* está la *fenestra ovalis*, quien es cubierta parcialmente por el *operculum*—un cartílago ovalado, algunas veces no pigmentado (azul de alcian negativo) o que en algunos casos solo se observa en estadios avanzados (desde estadio 30 en *Aromobates*, desde estadio 31 en *Allobates*, *Rheobates*, la mayoría de *Colostethus* y en *Dendrobates truncatus*, desde estadio 33 en *Hyloxalus*, *Phyllobates*, en dos *Ranitomeya* (*R. fulgurita* y *R. minuta*) y en *D. auratus*, o desde estadio 35 en otras tres *Ranitomeya* (*R. opisthomelas*, *R. ventrimaculata* y *R. virolinensis*). A diferencia de lo anterior, el *operculum* fue visible en todos los estadios observados de *Epipedobates narinensis* (estadio 26–37) o por el contrario no se observó en todos los renacuajos de *Ameerega* y de *Colostethus ruthveni*. Adicionalmente, dentro de la *capsula auditiva* hay un cartílago pequeño llamado *pars interna plectri*, que igualmente, es difícil observar en especímenes transparentados.

El *foramen perilymphaticum inferior* es separado del *foramen perilymphaticum superior* y también del *foramen jugulare* por el *arcus praeoccipitalis*. Este es un arco delgado de cartílago (o una lamina en estadio 28 de *Mannophryne obliterata*) que surge desde el *planum basale* y se une a la región posteroventral de la cara interna de la *capsula auditiva*, entre el *foramen perilymphaticum inferior* y el *foramen perilymphaticum superior*. En vista ventral, el *arcus praeoccipitalis* tiene dirección posterolateral (Figura 10A) o dirección posterior (paralelo al axis longitudinal) (Figura 10B). En la dirección posterolateral, el *arcus praeoccipitalis* es evidentemente proyectado o bien alargado en la misma dirección, mientras que en dirección posterior, el arco es escasamente prolongado, apenas visible en vista ventral. La dirección posterior solo fue observada en las dos especies de *Dendrobates* y todas las demás especies y géneros poseen un arco con dirección posterolateral. Además de estas dos características, en *Oophaga*

*histrionica*, el *arcus praeoccipitalis* no es visible desde vista ventral, puesto que este es direccionado hacia el dorso del neurocráneo, paralelo al eje vertical (Figura 10C).

Complementariamente, en la parte media del *arcus praeoccipitalis* de las larvas de Dendrobatidae hay una proyección baja de cartílago orientada posteriormente, que en algunas especies y/o géneros es apenas notable (p.ej., *Allobates marchesianus*, *Mannophryne oblitterata*, *Hyloxalus subpunctatus*, *Ameerega* y *Ranitomeya*) (Figura 10A y 10B). A diferencia, en *Oophaga histrionica*, la proyección es ausente y el arcus es enteramente liso (Figura 10C).

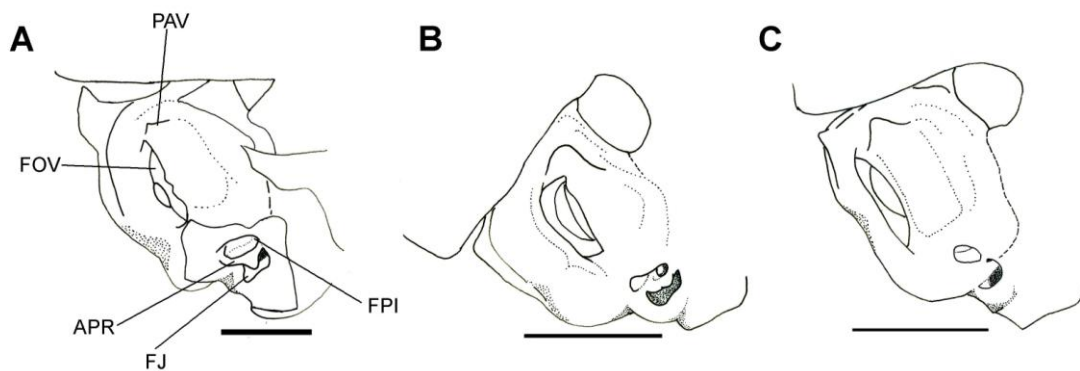


Figura 10. Capsula auditiva en vista ventrolateral de *Rheobates palmatus* (A, estadio 34, ICN 55302), *Dendrobates truncatus* (B, estadio 33, ICN 40749) y *Oophaga histrionica* (C, estadio 37, OLA-ZCALI 02). Observar que el *arcus praeoccipitalis* es apenas visible en *O. histrionica*. Abreviaturas: APR *arcus praeoccipitalis*, FJ *foramen jugulare*, FOV *fenestra ovalis*, FPI *foramen perilymphaticum inferior*, PAV *processus anteroventralis* de la capsulae auditiva. Línea igual a 1 mm.

El *arcus occipitalis* une posteriormente el *planum basale* y las *capsulae auditivae*. Entre la unión del *planum basale* con el *arcus occipitalis* están los *condylus occipitalis*. La extensión dorsal del *arcus occipitalis* sobre las *capsulae auditivae* varía a través de los estadios de desarrollo en los renacuajos de vida libre de Dendrobatidae; de esta forma, entre los estadios 25 a/o 26 el arcus es una barra delgada oblicua que únicamente interconecta el *planum basale* con las *capsulae auditivae*, inmediatamente, en estadio 26 a/o 27 el *arcus occipitalis* cubre la parte posterior de la *capsula auditiva*, es decir que rodea el *foramen magnum* como una lamina, y finalmente, desde el estadio 30 o antes, el *arcus* se fusiona con la parte lateral del *tectum synoticum*, rodeando totalmente el

*foramen magnum*. Variaciones a este patrón fueron observadas en *Rheobates palmatus*, *Hyloxalus italo*, *Phyllobates aurotaenia* y en *Dendrobates auratus*, donde el *arcus occipitalis* está totalmente desarrollado desde estadios 26 y/o 27.

En un renacuajo de espalda de *Ranitomeya fulgurita* (estadio 25) y otro de *Oophaga histrionica* (estadio 24), pero no en un renacuajo de espalda de *Phyllobates terribilis* (estadio 25), el *arcus occipitalis* es un proceso bajo del *planum basale* que se proyecta dorsalmente, pero que aun no se fusiona con las *capsulae auditivae* (Figura 6D y 9).

Una *crista occipitalis lateralis* es la continuación posterior del borde lateral del *arcus occipitalis*. En larvas de Dendrobatidae transparentadas y doblemente pigmentadas, la *crista occipitalis lateralis* se observa como una borde translucido, difícil de observar hasta algunas veces no visible (p.ej., *Allobates wayuu*). La crista es más fácil de observar entre los estadios 28–35.

Sobre el borde dorsolateral del lado externo de la *capsula auditiva* se encuentra la *crista parotica*, la cual es un borde laminar que se extiende desde la cúpula anterior hasta la parte posterior de la *capsula auditiva*. En la parte anterior de la *crista parotica* se encuentra un *processus anterolateralis*. Este proceso es direccionado hacia la curvatura posterior del *palatoc cuadrado*, pero no está en contacto con este, sin formar *processus oticus larvario*.

El grado de desarrollo (o de su proyección lateral) de la *crista parotica* es variable a través de los estadios de desarrollo en los renacuajos de Dendrobatidae; puesto que en estadios tempranos (25 y 26) la crista es apenas prominente, a tal punto de ser indistinguible del borde lateral de la capsula en algunas especies (p.ej., *A. talamancae*, *Aromobates aff. saltuensis*), después del estadio 29 la crista se proyecta lateralmente y se diferencia de la *capsula auditiva*, desarrollándose completamente. Sin embargo, una vez desarrollada o en estadios avanzados y tardíos, en las especies del género *Allobates* y *Ameerega* es débilmente prominente, casi indistinguible del margen lateral de la *capsula auditiva*; a diferencia de los otros géneros y especies de dendrobátidos, donde su crista es bien proyectada lateralmente en los estadios tardíos.

El *processus anterolateralis* (de la *capsula auditiva*) tiene forma triangular o forma de barra delgada alargada. El *processus anterolateralis* es bien desarrollado en renacuajos

jóvenes (o estadios tempranos, 25–27) de Dendrobatidae y no varía ontogenéticamente, aunque la *crista parotica* sea baja o casi indistinta en los estadios tempranos. En vista dorsal, el *processus anterolateralis* (de la *capsula auditiva*) es bien notable con dirección anterolateral, pero en seis *Allobates* (*A. femoralis*, *A. juanii*, *A. marchesianus*, *A. talamancae*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*) el proceso aparentemente es bajo; no obstante, cuando se observa el proceso de estas seis especies en un ángulo posterolateral, este es proyectado en dirección ventral, a diferencia del *processus anterolateralis* direccionado anterolateralmente, que aunque se observe desde el ángulo posterolateral no es proyectado ventralmente.

Adicionalmente, en algunas especies el *processus anterolateralis* (de la *capsula auditiva*) tiene su punta o extremo más anterior curvado ventralmente. Esto se presentó en especies con proceso direccionado ventralmente (*Allobates talamancae* y *A. juanii*) o especies con proceso direccionado anterolateralmente (*A. cepedai*, *Aromobates aff. saltuensis*, *Colostethus ruthveni*, *Hyloxalus italis*, *Epipedobates* y *Phyllobates aurotaenia*).

En algunas especies o estadios, en la parte posterior de la *crista parotica*, sobre el borde dorsolateral de la capsula se observó un proceso bajo el cual se puede interpretar como un *processus posterolateralis* de la *capsula auditiva*. Este proceso tiene dirección ventrolateral y fue observado en *Rheobates palmatus* (todos los estadios), *Aromobates aff. saltuensis* (estadios 26–31), *Allobates juanii* (estadios 30–36) y en *Colostethus fraterdanieli* (estadios 32–35).

Además, en la parte anteroventral de la *capsula auditiva* hay una protuberancia o proceso bajo (proceso anteroventral de la *capsula auditiva*. Figura 10A), direccionado hacia la curvatura posterior del *palatoc cuadrado* en estadios avanzados de las especies de *Allobates* (estadios 28–39), *Aromobates* (estadios 30–36), *Ameerega* (estadios 31–36), *Colostethus* (estadios 32–39), *Hyloxalus* (estadios 34–40), *Epipedobates* (estadios 30–37), *Rheobates* (estadios 26–41), *Mannophryne* (estadio 38) y en ambos *Phyllobates* (estadios 31–35), ausente en los estadios de desarrollo previos de estos géneros. Al contrario, en las cinco especies de *Ranitomeya* (estadios 33–40), dos *Dendrobates* (estadios 27–36) (Figura 10B) y en *Oophaga histrionica* (estadios 35 y 37) (Figura 10C),



este proceso es prominente, más largo y robusto, que también es presente en sus estadios tempranos (25–28) de *Dendrobates* y *Ranitomeya* como un proceso bajo.

### Viscerocráneo

Esta región comprende las estructuras anatómicas implicadas en el sistema respiratorio y el sistema alimenticio de las larvas de los anuros. Las estructuras son el *palatoc cuadrado*, el *cartílago Meckeli*, el *cartilago infrarostralis* y el *apparatus hyobranchialis*.

El *palatoc cuadrado* (PQ) es un cartílago curvado, amplio o moderado, que se extiende separadamente lateral al neurocráneo y está unido al neurocráneo por el *processus ascendens* posteriormente y por la *commissura quadratocranialis anterior* anteriormente. El *palatoc cuadrado* está dividido (desde la parte anterior a la posterior) en la *pars articularis quadrati*—parte más anterior y sitio de articulación del *cartilago Meckeli*, la *commissura quadratocranialis*—cartílago que une el PQ con la base anterior del neurocráneo, el *processus muscular quadrati*—estructura opuesta a la *commissura quadratocranialis*, el *arcus subocularis*—encierra la fenestra subocular (termino de Sokol 1981), la curvatura posterior del PQ—la región del confluencia entre el *arcus subocularis* y el *processus ascendens*—una varilla de cartílago que une el PQ posteriormente. Ventralmente, en el *palatoc cuadrado* está la *fascies articularis hyalis*—el sitio de inserción del *ceratohyal*.

El *pars articularis quadrati* (PAC) es la extensión anterior del PQ que permite la articulación con el *cartilago Meckeli*. El margen anterior del PAC, más o menos en su centro es débilmente cóncavo, puesto que es donde se articula el *processus retroarticularis* del *cartilago Meckeli*.

Inmediatamente posterior al PAC se encuentra la *commissura quadratocranialis anterior*, la cual se extiende dorsolateralmente desde el margen interno del PQ hasta la base anterior del neurocráneo, uniéndose al *planum trabeculae anticum* y a la parte anterior del *trabeculae cranii*. En esta zona de confluencia se encuentra el *processus antorbitalis* y arriba de este se encuentra el *processus orbitonasalis*. Además, aproximadamente en la mitad del borde anterior de la *commissura quadratocranialis*, se forma el *processus quadratoethmoidalis* y en su borde posterior está el *processus pseudopterygoideus*.

Todas las especies de ranas venenosas (Dendrobatidae) observadas tienen un evidente *processus antorbitalis* (PAO), excepto en *Oophaga histrionica*, la cual posee un proceso

cónico, bajo, que apenas sobresale de la superficie. El PAO es direccionado hacia el *processus muscular quadrati* (PM), pero sin estar en contacto con este; no obstante, en *Ranitomeya opisthomelas* y en *R. virolinensis* hay fusión entre la punta del PAO y la punta de PM (Figura 11C). Esta fusión fue presente en todos los estadios evaluados de *R. virolinensis* (estadio 27–40).

Adicionalmente en vista dorsal, el PAO tiene dirección anterolateral (comúnmente) y (cuando es posible determinar) en vista lateral es direccionado anteriormente o anterodorsalmente, variando inter-específicamente (p.ej., direccionado anterior en *Allobates juanii*, en *Ranitomeya virolinensis* y en *Epipedobates* o anterodorsal en *A. talamancae*, en *R. minuta*, en todos los *Hyloxalus*). Por otro lado, en cuatro especies del actual género *Allobates* (*A. juanii*, *A. talamancae*, *A. marchesianus* y *A. femoralis*) el *processus antorbitalis* es más corto que los otros dendrobátidos (excluyendo a *Oophaga histrionica* donde es muy bajo) y la parte anterior del proceso es curvada hacia el PM, en forma de “garra” (Figura 5A y 5B); a diferencia, de los demás géneros y especies evaluadas, incluyendo tres especies de *Allobates* (*A. cepedai*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*), donde el PAO es largo y relativamente recto.

El *processus quadratoethmoidalis*, como se menciono anteriormente, en los dendrobátidos es posicionado sobre la mitad del margen anterior del *commissura quadratocranialis anterior* y es direccionado hacia el *processus lateralis trabeculae* puesto que ambas estructuras están unidas por el *ligamentum quadratoethmoidale*. Este proceso es evidente desde estadios tempranos hasta los estadios finales de la vida larvaria de la mayoría de dendrobátidos; pero, en tres *Ranitomeya* (*R. fulgurita*, *R. minuta* y *R. ventrimaculata*), en ambos *Dendrobates* y en *Oophaga histrionica* no hay *processus quadratoethmoidalis*, es decir, en el margen anterior de la *commissura quadratocranialis anterior* no hay proyección o proceso, aunque si hay *ligamentum quadratoethmoidale*. En las especies que es presente el *processus quadratoethmoidalis* es desde bajo (p.ej., *R. virolinensis*, *R. opisthomelas* y *Ameerega hahneli*) hasta bien prolongado (p.ej., *Aromobates*, *Rheobates*, *Colostethus*, *Epipedobates* e *Hyloxalus*).

El *processus pseudopterygoideus* se extiende internamente dentro de la *fenestra subocularis*. Cuando este fue presente, presenta desde variación ontogenética hasta variación interpoblacional e interespecífica. La variación ontogenética fue registrada en

larvas de *Colostethus fraterdanieli* (provenientes del departamento de Antioquia), ambas especies de *Ameerega* y en *Epipedobates narinensis* ya que fue ausente en estadios tempranos y después presente entre los estadios 33–39, 35–36 y 33–37, respectivamente. La variación interpoblacional fue registrada en *Rheobates palmatus* y *Colostethus fraterdanieli*, como sigue: el proceso fue ausente en las poblaciones de *R. palmatus* del Meta y también ausente en *C. fraterdanieli* de Caldas, y fue presente en las otras poblaciones de cada especie. Dentro del género también se presentó variación entre especies, por ejemplo, en *C. ruthveni* y *C. imbricolus* fue ausente en todos los estadios, a diferencia de *C. mertensi* y *C. fraterdanieli* (Antioquia) y así mismo en *Allobates*, presente en seis especies (*A. femoralis*, *A. juanii*, *A. marchesianus*, *A. talamancae* y *A. trilineatus*) y ausente en *A. cepedai*. Por último, el *processus pseudopterygoideus* fue ausente en todas las especies de *Aromobates*, *Mannophryne*, *Hyloxalus*, *Phyllobates*, *Ranitomeya*, *Dendrobates* y en *Oophaga histrionica*. Similarmente, la forma y el grado de desarrollo del *processus pseudopterygoideus* es ampliamente variable en las larvas de ranas venenosas evaluadas.

El *processus muscular quadrati* (PM) se levanta del borde externo de *palatocuadrado*, a la altura y, opuesto a la *commissura quadratocranialis*. En la parte ventral del margen anterior del PM está el *processus lateralis* del PM, que es una proyección lateral del PM la cual define el extremo anterior del PM, a diferencia, el margen posterior del PM es inclinado posteriormente, decreciendo leve (*Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*) o abruptamente (la mayoría de géneros evaluados) hasta estar al nivel del *palatocuadrado*; sin embargo, no hay puntos o estructuras que definan el extremo posterior del PM.

En todos los dendrobátidos evaluados, la punta del PM alcanza el nivel del margen dorsal del *cartilago orbitalis*, pero en *Oophaga histrionica* el PM no alcanza este margen (Figura 8). Comúnmente el PM es inclinado internamente hacia neurocráneo y en *Dendrobates* y *Ranitomeya* es muy inclinado, generando un PM arqueado en vista anterior (Figura 12A, B, D, E). Alternativamente, en *Ameerega hahneli* el PM no es inclinado hacia el neurocráneo y forma un ángulo recto con el plano horizontal en vista anterior (Figura 12B). En dos *Ranitomeya* (*R. virolinensis* y *R. opisthomelas*) la punta del PM está en contacto y es fusionada con el *processus antorbitalis* (Figura 12C), en las demás especies y géneros no hay fusión.

En vista lateral, el PM es desde delgado o moderado hasta ancho. Es ancho en las especies con un margen posterior levemente inclinado que se extiende bien posterior sobre el *palatoc cuadrado* y que el *processus lateralis* del PM es anterior al nivel del *processus lateralis trabeculae* y que busca el margen anterior de la *pars articularis quadrati* (i.e., *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*); mientras que, en las demás especies y géneros se presenta un PM delgado (*Allobates juanii*, *A. marchesianus*, *A. femoralis* y *Ameerega hahneli* y *A. trivittata*) o moderado (las demás especies), pero fue difícil establecer puntos o estructuras precisas que permitan diferenciar discretamente ambas condiciones (delgado y moderado).

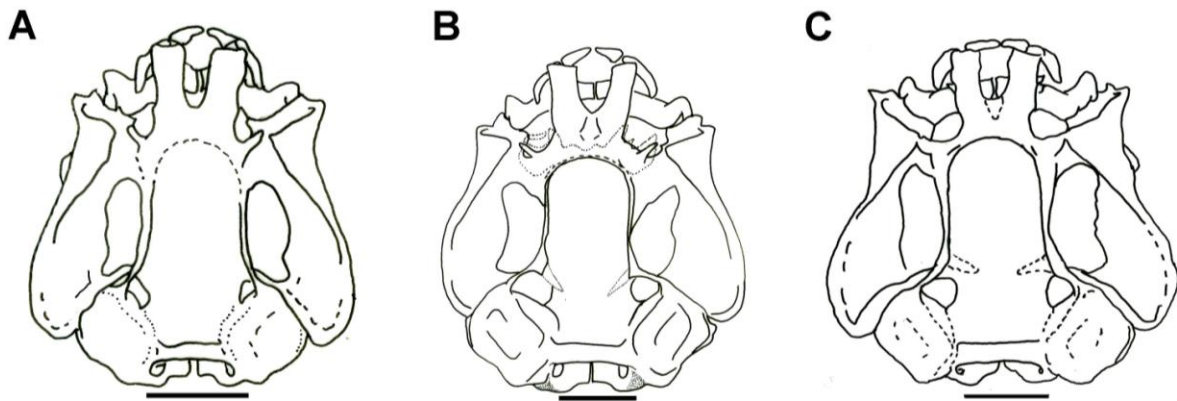


Figura 11. Neurocráneo en vista dorsal de tres especies de *Ranitomeya*. A. *R. minuta* (estadio 33, ICN 46096), B. *R. fulgurita* (estadio 33, OLA 023) y C. *R. virolinensis* (estadio 36, ICN 28409). Notar la fusión entre el *processus antorbitalis* y el *processus muscular quadrati* de *R. virolinensis* y el *tectum nasi* (en línea punteada) de *R. fulgurita*. Líneas igual a 1 mm.

En la mayoría de dendrobátidos evaluados (excepto en *Ranitomeya* y *Oophaga*) la punta del PM está más allá o sobrepasa la altura del nivel del *processus antorbitalis* (PAO) y en *Ranitomeya* y *Oophaga* el PM y el PAO son al mismo nivel (Figura 12). El *processus lateralis* del PM es desde bajo (comúnmente) hasta muy notable (*Ranitomeya* y *Dendrobates*). Este proceso es interconectado y/o continuo con el margen anterior del PM que es levantado lateralmente.

Posterior al *processus muscular quadrati*, el *palatoc cuadrado* es arqueado externamente, bien separado del neurocráneo, formando el *arcus subocularis*. Este arco encierra la

*fenestra subocularis*. Algunas veces sobre el margen interno del *arcus subocularis* hay una proyección que puede ser desde un margen dentado hasta a una baja proyección triangular. La variación en esta estructura no pudo ser atribuida a desarrollo ontogenético, ni a variación intra- o interespecífica.

La parte más posterior del *palatoc cuadrado* está constituida por su curvatura posterior del *palatoc cuadrado* que es dirigida hacia el neurocráneo y que a su vez está unida al *processus ascendens* quien conecta el PQ con el neurocráneo posteriormente. En vista dorsal, el *processus ascendens* de Dendrobatidae es dirigido lateralmente, formando un ángulo de 90° respecto al eje horizontal (*Allobates*, excepto *A. cepedai*), o postero-lateralmente, con un ángulo de 95°–110° (*A. cepedai*, *Ameerega*, *Aromobates*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Mannophryne*, *Rheobates*, *Hyloxalus*, *Oophaga histrionica* y *Phyllobates*) o un ángulo de 140°–145° respecto al eje horizontal (*Ranitomeya* y *Dendrobates*); sin embargo, en larvas de *Phyllobates aurotaenia* el *processus ascendens* fue dirigido lateralmente (90°) en los estadios 26 y 27 o postero-lateralmente (95°–110°) en los estadios 31–35; así mismo, en un renacuajo de espalda de *Oophaga histrionica* (estadio 24) el *processus ascendens* es dirigido lateralmente, mientras que en estadio 37 es posterolateral formando un ángulo de 105° respecto al eje horizontal.

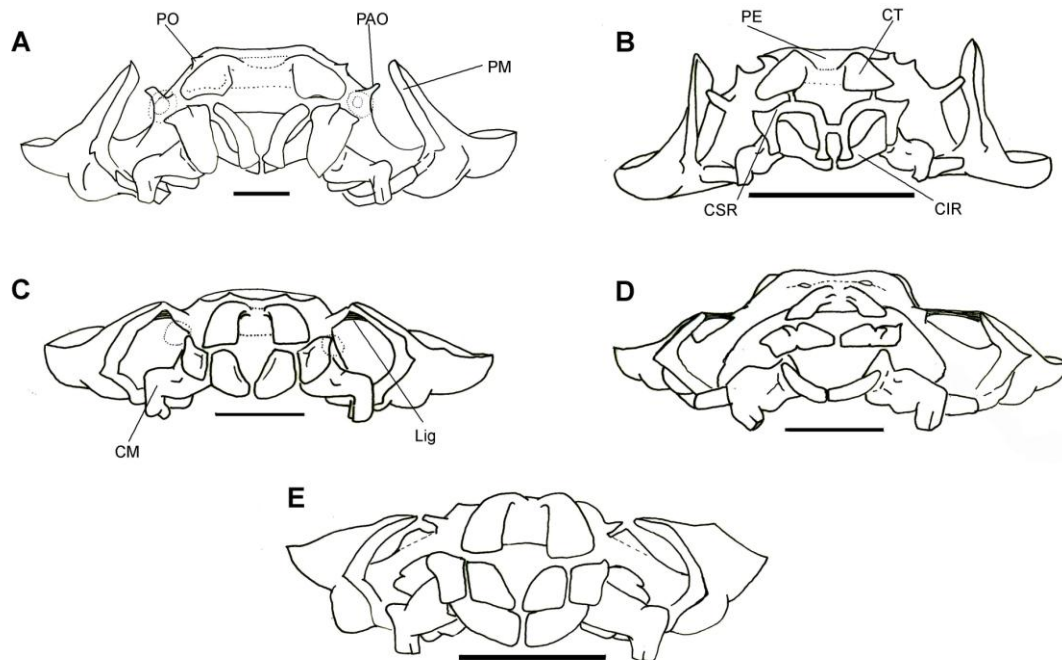


Figura 12. Neurocráneo en vista anterior de cinco especies de dendrobátidos. A. *Rheobates palmatus* (A, estadio 34, ICN 55302), B. *Ameerega hahneli* (estadio 36, ICN 53105), C. *Ranitomeya virolinensis* (estadio 36, ICN 28409), D. *Oophaga histrionica* (estadio 37, OLA-ZCALI 02), E. *Dendrobates truncatus* (estadio 33, ICN 40749). Abreviaturas: CIR *cartilago infraostralis*, CM *cartilago Meckeli*, CT *cornu trabeculae*, CSR *cartilago suprarostralis*, Lig *ligamentum tecti*, PAO *processus antorbitalis*, PE *planum ethmoidale*, PM *processus muscular quadrati*, PO *processus orbitonasalis*. Líneas igual a 1 mm.

Cuando las especies presentan un *processus ascendens* dirigido lateralmente, la curvatura posterior del *palatoc cuadrado* está al nivel de la *pila antotica* (*Allobates juanii*, *A. marchesianus*, *A. trilineatus*) o puede alcanzar la cúpula anterior de la *capsula auditiva* (*A. femoralis*, *A. talamancae*, *A. cepedai*, *A. wayuu*), esta última característica también es presente en las especies con un ángulo de 95°–110° (Figura 10A), en contraste, en las especies con ángulos de 140°–145°, la curvatura posterior del *palatoc cuadrado* va más allá del borde anterior de la *fenestra ovalis* (Figura 10B). En *Phyllobates auratoenia* y *Oophaga histrionica* la curvatura posterior del *palatoc cuadrado* siempre alcanza la cúpula anterior de la *capsula auditiva*.

El sitio de unión del *processus ascendens* al neurocráneo es la parte posterodorsal del *trabeculae cranii* más que la *pila antotica*. Esta condición es fácil de observar en estadios tempranos de renacuajos de vida libre (25–26) y en renacuajos de espalda (24 a/o 25) de Dendrobatidae, a diferencia de estadios avanzados donde se observa la confluencia con la *pila antotica*, pero no se puede discriminar en donde es la unión del *processus ascendens*. Anterior al sitio de inserción del *processus ascendens* está el *foramen oculomotorium*. El sitio de inserción del *processus ascendens* puede variar respecto al *foramen oculomotorium*, a esta relación, se le conoce como *Suspensorium* (Sokol 1981, modificado por Larson & de Sá 1998). De esta forma, en *Aromobates aff. saltuensis*, *Colostethus ruthveni* e *Hyloxalus italo* la posición varía a través de los estadios de desarrollo.

En (a) *Aromobates aff. saltuensis* entre los estadios 26–30 el *processus ascendens* se inserta al mismo nivel del *foramen oculomotorium*, es decir el *suspensorium* está al nivel; después, en estadio 31 a 36 el *processus ascendens* se inserta por debajo del *foramen*

*oculomotorium–suspensorium* bajo; en (b) *Colostethus ruthveni* entre los estadios 26–28 el *suspensorium* es al nivel del *foramen oculomotorium*, pero desde estadio 34 a 36 es bajo respecto al *foramen oculomotorium* y en (c) *Hyloxalus italoii*, en estadio 27 a 33 es al mismo nivel y en estadio 34 es bajo. En resumen, en estas tres especies el *suspensorium* es inicialmente al nivel y después es bajo respecto al *foramen oculomotorium*.

En las demás especies no se observó variación a través de los estadios de desarrollo pero sí se detectó variación interespecífica. El *suspensorium* fue bajo respecto al *foramen oculomotorium* en un *Allobates* (*A. cepeda*), tres *Colostethus* (*C. fraterdanieli* [renacuajos de Caldas], *C. imbricolus* y *C. mertensi*), dos *Hyloxalus* (*H. subpunctatus* y *H. pulchellus*), *Oophaga histrionica* y en todas las *Ranitomeya* y *Dendrobates* evaluados; por otro lado, el *suspensorium* fue al mismo nivel del *foramen oculomotorium* en seis especies de *Allobates* (*A. juanii*, *A. femoralis*, *A. marchesianus*, *A. talamancae*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*), en *Rheobates palmatus*, *Colostethus fraterdanieli* (renacuajos de Antioquia), en dos *Epipedobates* (*E. boulengeri* y *E. narinensis*), dos *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*) y dos *Phyllobates* (*P. aurotaenia* y *P. terribilis*) (Figura 8).

El margen lateral y posterior de la curvatura posterior del *palatoc cuadrado* es abruptamente levantada hacia arriba y forma un margen abultado y la superficie de esta región es cóncava, lo cual es característico para la mayoría de los dendrobátidos revisados (menos para *Allobates marchesianus* y *Ameerega hahneli*). Este rasgo no varía en la ontogenia, es decir en renacuajos de espalda de *Ranitomeya fulgurita* (estadio 25), *Phyllobates terribilis* (estadio 25) y en *Oophaga histrionica* (estadio 24) el margen también es levantado y su superficie es cóncava. En contraste, en *A. marchesianus* y *Am. hahneli* la curvatura posterior del *palatoc cuadrado* es aparentemente plana o apenas cóncava sin margen levantado, pero esta característica varía en el desarrollo de cada especie. Así, en estadio 28 de *A. marchesianus* la superficie de la curvatura posterior del *palatoc cuadrado* es apenas cóncava con un margen levemente levantado y en estadio 35 es plana sin margen levantado; en *Am. hahneli*, en estadio 28 la curvatura posterior del *palatoc cuadrado* es plana sin margen levantado, pero en estadio 30 la superficie es plana con un borde posterior apenas levantado, y en estadio 35 y 36 la superficie es débilmente cóncava con un borde posterior apenas levantado.

Adicionalmente, en algunas especies del género *Allobates* (*A. juanii*, *A. marchesianus* y *A. trilineatus*) sobre el margen externo de la curvatura posterior del *palatoc cuadrado* hay una pequeña proyección que es direccionada hacia el *processus anterolateralis* de la *capsula auditiva* e interconectadas por el *ligamentum quadratooticum*, de igual forma, no hay *processus oticus larvario*. Además, en *A. juanii* (todos los estadios) y en algunos estadios de *A. talamancae* (estadio 26, 36), *A. trilineatus* (estadio 28), *Ameerega trivittata* (estadio 28, 31, 35), *Am. hahneli* (estadio 28, 30) y *Oophaga histrionica* (estadio 37) hay una perforación redonda sobre la superficie de la curvatura posterior del *palatoc cuadrado*, exactamente en el sitio de inserción del *Musculus levator mandibula posterior superior* (de Haas 1996 o *Musculus levator longus superficialis* de Haas 2001).

Sobre la superficie ventral del *palatoc cuadrado*, al nivel del *processus muscular quadrati* está la *fascies articularis hyalis*. Esta es una entrada cóncava en la parte ventral del PQ, en forma de U-invertida, donde se articula el *ceratohyal*.

**El cartilago Meckeli y el cartilago infrarostralis.** El arco mandibular de las larvas de las ranas venenosas está conformado por el robusto *cartilago Meckeli* y el *cartilago infrarostralis* quien suporta el infraqueratostoma. El *cartilago Meckeli* tiene forma de V o L, orientado transversamente hacia el *cartilago infrarostralis*, que es más anterior a este, y posteriormente articula con la *pars articularis quadrati*. En general, el *cartilago Meckeli* guarda la misma apariencia entre las especies evaluadas, i. e., sus procesos y su forma (más adelante especificados) son constantes, pero características como la robustez y la longitud del *cartilago Meckeli* varían entre los renacuajos de vida libre de las especies de Dendrobatidae, sin embargo, no se detectaron estados discretos ya que no hay evidentes puntos de referencia que permitieran establecerlos, y una perspectiva cuantitativa no es el enfoque y alcance de este trabajo.

Tres procesos se identifican en el *cartilago Meckeli* de las ranas venenosas, el *processus retroarticularis* (PRA), el *processus dorsomedialis* (PDM) y el *processus ventromedialis* (PVM). El PDM y el PVM forman la sinuosidad anterior del *cartilago Meckeli* donde se asienta el *cartilago infrarostralis*; entretanto, el PRA que se extiende ventro-posteriormente y una protuberancia baja (opuesta al PRA) están en contacto y articulan con la *pars articularis quadrati* (Figura 13).



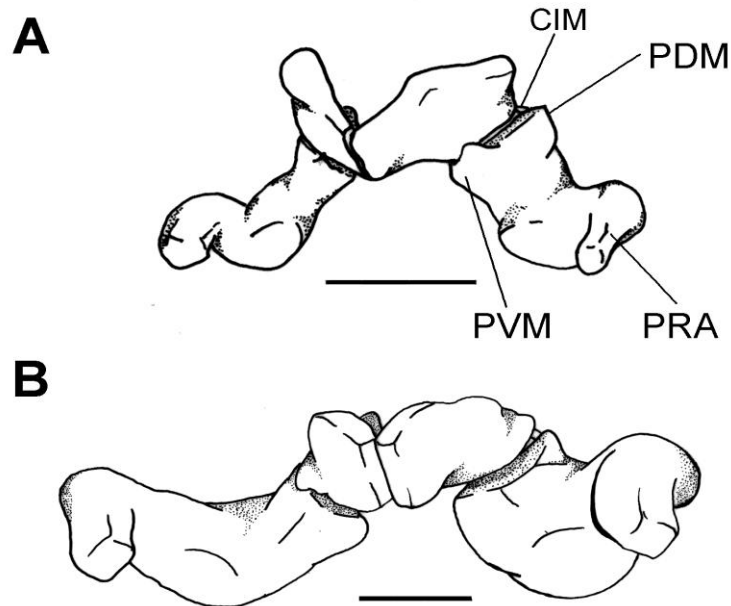


Figura 13. *Cartilago de Meckeli* y *cartilago infraorbitalis* de dos ranas venenosas. A. *Epipedobates narinensis* (estadio 37, JJM 716) y B. *Dendrobates truncatus* (estadio 31, ICN 48946). Abreviaturas: CIM *commissura intramandibularis*, PDM *processus dorsomedialis*, PRA *processus retroarticularis*, PVM *processus ventromedialis*. Líneas igual a 0.5 mm.

El *processus ventromedialis* se divide en un extremo interno y otro externo, cumpliendo la misma función—articulación y soporte del *cartilago infraorbitalis*; sin embargo, en las especies de *Epipedobates* (*E. Boulengeri* y *E. narinensis*) se distingue que el borde externo del PVM es bien extendido anteriormente, pasando la articulación entre el *cartilago Meckeli* y el *cartilago infraorbitalis*, aparentando en vista lateral, una “supuesta” fusión entre ambas estructuras (i.e., el *processus ventromedialis* con el *cartilago infraorbitalis*), pero, en vista ventral se observa que no hay fusión (Figura 13A). A diferencia, en todas las demás especies y géneros de *Dendrobatidae*, el borde externo del PVM es corto y no se extiende más allá de la articulación.

Además, desde el *processus dorsomedialis* del *cartilago Meckeli* se extiende la *commissura intramandibularis* hasta el *cartilago infraorbitalis* interconectando ambas estructuras. La *commissura intramandibularis* está presente en todos los estadios evaluados de los renacuajos de vida libre de todas las especies observadas.

El *cartilago infrarostralis* está dividido en dos partes iguales y en la mitad, donde es evidente la división, hay una sínfisis elástica, también conocida como *copula basimandibulare*, la cual une cada parte del *cartilago infrarostralis*. En la mayoría de los géneros de Dendrobatidae, cada parte del *cartilago infrarostralis* es medialmente más delgada que sus extremos laterales, los cuales son más altos o robustos (Figura 13A); sin embargo, en *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* cada parte es medialmente alta o robusta en comparación con sus extremos laterales, que son más delgados (Figura 13B). En ambos casos, el *cartilago infrarostralis* tiene forma de U o V.

### **Aparato hyobranchial**

El *apparatus hyobranchialis* está conformado por dos grandes estructuras cartilaginosas, el *ceratohyal* y el *planum hypobranchiale*. El *ceratohyal* (Figura 16) es una estructura compleja, que se extiende lateralmente desde su porción medial hasta el *processus lateralis* del *ceratohyal*, y verticalmente desde el *processus anterior hyalis* hasta el *processus posterior hyalis*. En el margen anterior del *ceratohyal*, además del *processus anterior hyalis* (PAH), está el *processus anterolateralis hyalis* (PALH). El PAH y el PALH son bien extendidos anteriormente con una punta desde acuminada hasta apenas redondeada; el PALH alcanza la mitad o un poco menos de la mitad del PAH en la mayoría de géneros observados, pero en *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* el PALH es mucho más corto (Figura 17), puesto que apenas sobresale del margen anterior del *ceratohyal*, como una leve y amplia saliente, y su PAH es un poco más corto en comparación con el PAH de los otros géneros.

La base del margen externo del PALH de *Aromobates* aff. *saltuensis* es convexo (a diferencia de los otras especies y géneros, donde es recto o cóncavo), formando una protuberancia baja en los estadios 26 (renacuajo con TL 19.2 mm), 30 y 35 o una notable protuberancia en otros estadios 26 (renacuajo con TL 34.2 mm) y 31, hasta una protuberancia con proyecciones anteriores en estadio 36 (Figura 14).

En la región externa de la cara ventral del *processus lateralis* del *ceratohyal* (PLC) de las larvas de ambas especies de *Dendrobates* hay un proceso alargado y cónico dirigido anteriormente (o *processus de la crista lateralis hyalis*, término empleado aquí); este proceso está asociado a una cresta de cartílago baja que se extiende hacia el borde externo del PLC (*crista lateralis hyalis*, término de Haas 1996). En *Dendrobates*, tanto la cresta como el proceso no son variables a través de los estadios de desarrollo de los renacuajos de vida

libre. Por otro lado, en las demás especies y géneros evaluados, el proceso al igual que la cresta son bajos y en algunas especies (*Allobates cepedai*, *A. juanii*, *Aromobates* aff. *saltuensis*, *Rheobates palmatus*, *Colostethus fraterdanieli*, *Epipedobates narinensis*, *Ameerega hahneli* e *Hyloxalus italo*) hay variación a través de los estadios. En estas especies, entre los estadios 25 a 30 (o 31) solo se presenta la cresta sin proceso evidente, después el proceso aparece entre los estadios 30 (o 31) a 34 y la cresta es más notable. En *Ranitomeya minuta*, *R. fulgurita*, *R. virolinensis*, *Phyllobates aurotaenia* y en *P. terribilis* la cresta y el proceso (bajo) son presentes desde estadios tempranos (25 a/o 27).

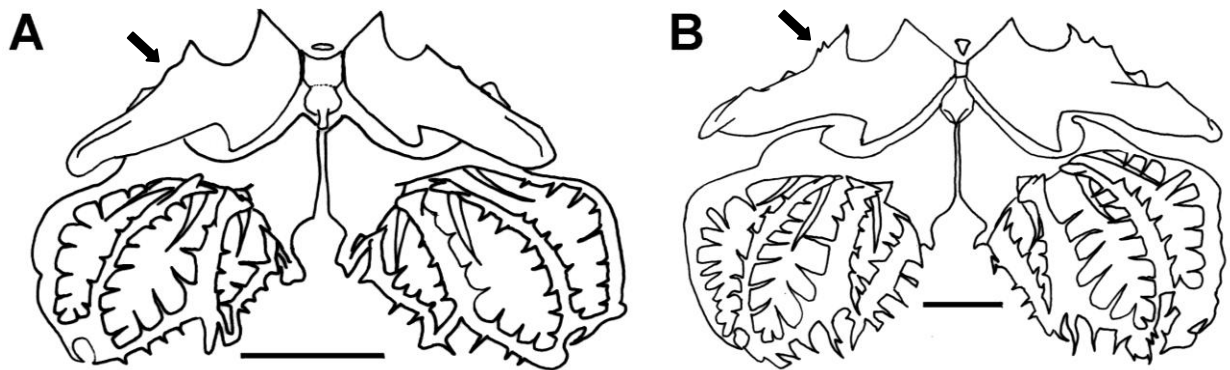


Figura 14. *Apparatus hyobranchialis* de *Aromobates* aff. *saltuensis*, A. estadio 26 (GAB 130) y B. estadio 36 (GAB 142b). Flechas muestran la base el *processus anterolateralis hyalis*, convexo o proyecciones. Líneas igual a 1 mm.

Todos los renacuajos de las ranas venenosas observadas tienen un robusto *processus posterior hyalis* con punta redondeada a subacuminada. Además, el *processus lateralis* del *ceratohyal* de las especies de los géneros *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* es bastante robusto y amplio, puesto que es expandido en forma circular (Figura 17), a diferencia de las demás especies y géneros donde su *processus lateralis* del *ceratohyal* es más bien alargado y moderadamente delgado (Figura 16).

El *ceratohyal*, en su cara dorsal sobre el *processus lateralis* del *ceratohyal*, posee una *condylus articularis* que le permite articularse con el *palatocadrado* por medio de la *fascies articularis hyalis* (Figura 15). El *condylus articularis* se extiende hacia el interior del condrocáneo y comúnmente su extremo interno se proyecta anteriormente, generando una forma de “L”. Solo el extremo interno del *condylus articularis* es visible en vista ventral a

través del *processus lateralis* del *ceratohyal* (comúnmente), pero en dos especies de *Epipedobates* (*E. boulengeri* y *E. narinensis*) no es visible (Figura 16E), puesto que el extremo interno del *condylus* es corto. Otro caso presentan las dos especies de *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*), donde el borde externo del *condylus* también es visible en vista ventral a través del *processus lateralis* del *ceratohyal* y al igual que los demás especies y géneros su *condylus* tiene forma de “L” (Figura 16F). El *condylus articularis* de *Allobates trilineatus* solo articula con el *palatoc cuadrado* por medio de su extremo interno y el extremo externo está por fuera de la articulación, ya que esta especie demuestra un *condylus* notablemente alargado.

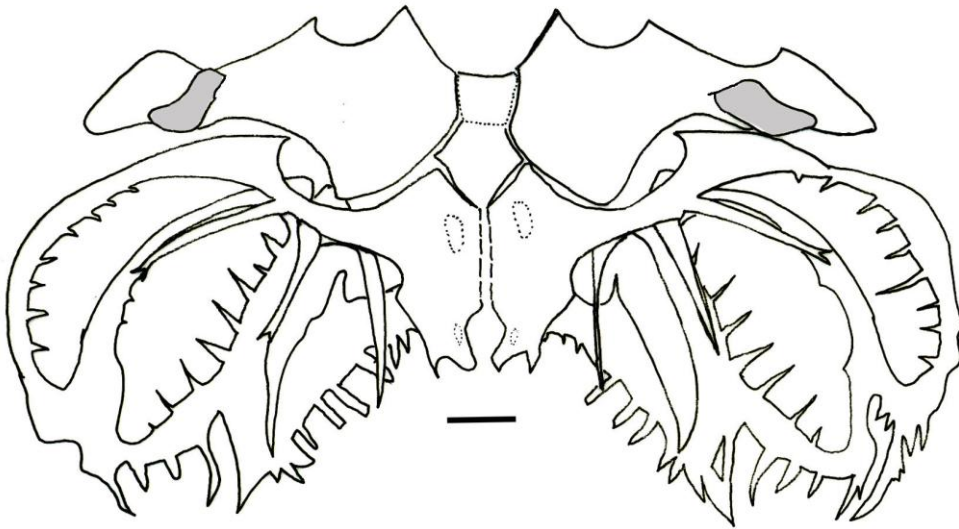


Figura 15. Cara dorsal del *apparatus hyobranchialis* de *Rheobates palmatus* (A, estadio 34, ICN 55302). *Condylus articularis* en gris. Línea igual a 1 mm.

Anterior a la *pars reuniens* y entre los *processus anterior hyalis* (izquierdo y derecho) hay una pequeña y ovoide *copula anterior* (o también conocida como *copula I* o *basihyal I*). La variación (presencia o ausencia) de la *copula anterior* es afectada por el desarrollo o por la inadecuada pigmentación de azul de alcian. De esta forma, en renacuajos bien pigmentados de *Aromobates aff. saltuensis*, de cuatro *Colostethus* (*C. fraterdanieli*, *C. imbricolus*, *C. mertensi* y *C. ruthveni*), de tres *Hyloxalus* (*H. italoii*, *H. pulchellus* y *H. subpunctatus*) y cuatro *Ranitomeya* (*R. fulgurita*, *R. minuta*, *R. ventrimaculata* y *R. virolinensis*) la *copula anterior* es visible desde los estadios 30 o 34, pero las larvas de *Rheobates palmatus* presentan *copula anterior* desde estadios tempranos (estadio 26).

Posterior a la *pars reuniens* se encuentra la *copula posterior* (*copula* II o *basibranchial*) la cual une al *planum hypobranchiale* con la *pars reuniens*. La forma de la cúpula es ampliamente variable, ya que puede ser redondeada (p.ej., *Allobates trilineatus*, *Rheobates palmatus* y las especies de *Ameerega*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus*, *Ranitomeya* y *Oophaga*), en forma de “gota de agua” (en *A. cepedai*), triangular (p.ej., *Aromobates aff. saltuensis* y *R. minuta*), hasta rectangular (p.ej., *A. femoralis*, *A. juanii*, *A. marchesianus*, *A. talamancae*). La longitud de la *copula posterior* varía (respecto a la longitud de la *pars reuniens*) de forma interespecífica en las larvas de Dendrobatidae. En la mayoría de las especies y géneros (*A. cepedai*, *A. trilineatus*, *A. wayuu*, *Aromobates*, *Mannophryne*, *Rheobates* y en toda la familia Dendrobatidae de Grant *et al*, 2006), la *copula* es igual o más o menos igual a la longitud de la *pars reuniens*; en contraste, la *copula posterior* es dos veces o más que la longitud de la *pars reuniens* en *A. femoralis*, *A. juanii*, *A. marchesianus* y *A. talamancae*. Además, en la cara ventral de la *copula posterior* hay una largo *processus urobranchialis* con punta redondeado o acuminada, dirigido ventralmente.

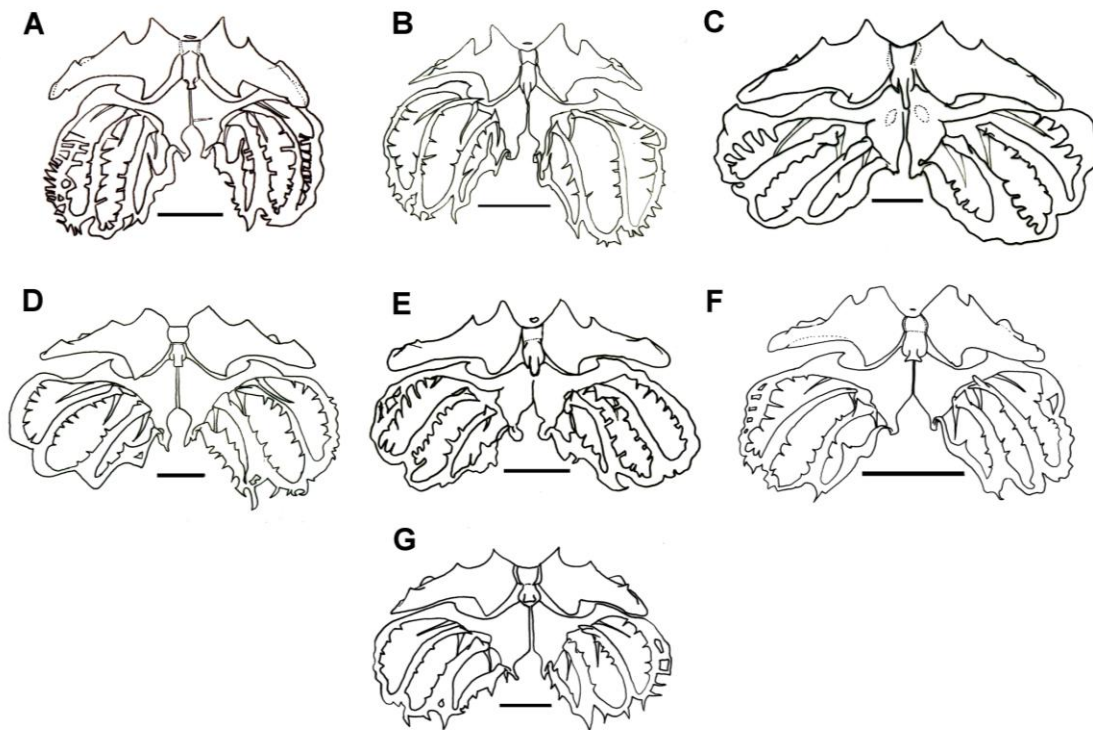


Figura 16. *Apparatus hyobranchialis* de siete especies de dendrobátidos (cara ventral). A. *Allobates juanii* (estadio 36, MAA 158b), B. *Allobates marchesianus* (estadio 35, ICN 54969), C. *Colostethus fraterdanieli* (estadio 33, MAA 231), D. *Hyloxalus subpunctatus*

(estadio 35, ICN 32500), E. *Epipedobates narinensis* (estadio 35, JJM 716a), F. *Ameerega hahneli* (estadio 36, ICN 53105), G. *Phyllobates terribilis* (estadio 33, OLA 026). Líneas igual a 1 mm.

El *plana hypobranchiales* son dos porciones delgadas, con su mitad flexible que separan el lado izquierdo del derecho. Cada porción se proyecta verticalmente, desde la unión con la *copula posterior* hasta la parte posterior flexible del *planum*. Desde la parte anterior del *planum*, se extiende lateralmente un proceso alargado, conocido como *hypobranchial I*, el cual es fusionado con el *ceratobranchial I*. Los *ceratobranchialia* (CB I–IV) se encuentran en la región poterolateral al *planum hypobranchiale*.

Más o menos en la mitad del borde externo del *planum hypobranchiale*, a la altura del CBIII, se encuentra el *processus lateralis hypobranchialis* (PLH). El PLH expresa diversa variación en tamaño y forma en las larvas de Dendrobatidae; por ejemplo, es notable en *Aromobates aff. saltuensis*, *Allobates cepedai* y *A. juanii* o es bajo en las especies del género *Rheobates* y *Ranitomeya*, en ambos casos el procesos tiene punta acuminada; pero, en la mayoría de las especies de *Allobates* (*A. femoralis*, *A. marchesianus*, *A. talamancae*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*) tiene punta redondeada. En *Colostethus fraterdanieli* (de Caldas) y en ambas especies de *Epipedobates*, el PLH es un proceso bajo y bifurcado. El PLH no está en contacto ni es fusionado con ningún CBs.

Los *ceratobranchialia* (CB I–IV) están unidos entre sí posteriormente por las *commissurae terminales*. Cada *ceratobranchial* tiene en su parte más anterior una *espicula* (I–IV), que es una proyección larga continua con el *ceratobranchial*, pero en *Dendrobates* (*D. auratus* y *D. truncatus*) la *espicula* del CBIV es más corta en comparación con las especies de los otros géneros (comparar Figura 16 y 17). Las *espiculas* están direccionadas dorso-posteriormente hacia el interior de la cámara branquial. Como se menciona, el CBI es fusionado al *hypobranchial I* y su *espicula* surge desde esta zona de unión. El CBII y III son libres anteriormente, es decir no están fusionadas anteriormente al *planum hypobranchialis*. El CBIV por medio de su *espicula* está o no fusionado a la parte posterior flexible del *planum*; así, en Dendrobatidae (excepto *Dendrobates*) se encuentra esta fusión, donde la *espicula* y la parte posterior flexible del *planum* forma un único elemento (Figura 16), o en *Dendrobates auratus* y *D. truncatus* la *espicula* IV no está fusionada a la parte posterior flexible del *planum* que es

un delgado elemento, apenas unido al *planum hypobranchiale* (Figura 17c). En dos especies de *Ranitomeya* (aunque las cinco especies del género presentan fusión entre la *espícula* IV y la parte posterior flexible del *planum*) la fusión puede ser parcial (*R. minuta* y *R. ventrimaculata*), puesto que la fusión se presenta en una pequeña región de la *espícula* IV y también de la parte posterior flexible del *planum* y es posible diferenciar una estructura de la otra (Figura 17a).

Inmediatamente después y arriba de la zona de unión del *hypobranchial* I con el CBI, hay una lamina que se proyecta anteriormente desde el margen anterior del CBI, la cual tiene asociado un proceso que generalmente es curvado medialmente, a esta estructura (la lamina + proceso) se le conoce *processus anterior branchialis* (PAB). La lamina y el proceso no varían ontogenéticamente, pero si hay diferencias entre especies en el tamaño del proceso del PAB (pero no en la lamina); en consecuencia, en *Rheobates palmatus* (poblaciones de Villavicencio), *Ranitomeya fulgurita*, *R. opisthomelas*, *R. ventrimaculata*, *R. minuta* y en ambas especies de *Dendrobates* y en *Oophaga histrionica* el proceso es indistinto de la lamina, mientras que el proceso es bajo o corto en dos especies de *Allobates* (*A. femoralis* y *A. marchesianus*), dos *Colostethus* (*C. imbricolus* y *C. mertensi*), una *Ranitomeya* (*R. virolinensis*), tres especies de *Hyloxalus* (*H. italoj*, *H. pulchellus* e *H. subpunctatus*) y en los dos *Phylllobates*. En el resto de especies evaluadas, el proceso es bastante notable.

Todas las especies evaluadas de Dendrobatidae tienen *processus branchialis* abiertos sobre el CBII y CBIII, es decir, los procesos son direccionados entre sí, pero no están en contacto ni se fusionan en una comisura. De igual forma, en la parte más anterior del CBII y el CBIII hay un proceso en el margen externo e interno de cada CB, respectivamente; los cuales son direccionados entre sí, pero no fusionados. Estos procesos están en el lugar donde hay la *commissura proximalis* en larvas de géneros de otras familias (p.ej., *Crossodactylus*, *Physalaemus*), por lo cual aquí se consideran como *processus proximalis* vestigiales. Los *processus branchialis* del CBII y CBIII son notables con punta redondeada o acuminada; mientras que, el *processus proximalis* del CBIII es desde bajo hasta aparentemente ausente (p.ej., *Hyloxalus italoj*, *Oophaga histrionica* y ambos *Dendrobates*), en cambio el *processus proximalis* del CBII es evidente.

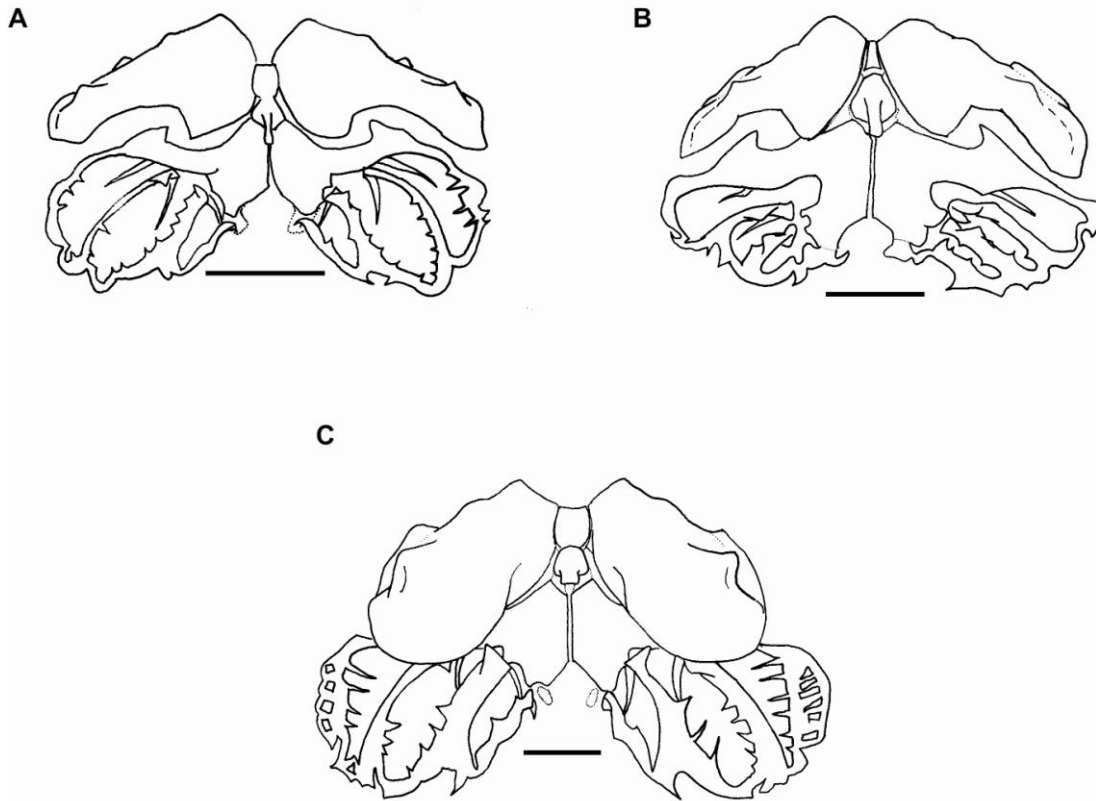


Figura 17. *Apparatus hyobranchialis* de tres especies de dendrobátidos (cara ventral). A. *Ranitomeya minuta* (estadio 33, ICN 46096), B. *Oophaga histrionica* (estadio 35, OLA-ZCALI 03), C. *Dendrobates truncatus* (estadio 33, ICN 40749). Líneas igual a 1 mm.

Entre los demás CBs (I–II y III–IV) de las larvas dendrobátidas no hay *processus branchialis* ni *processus proximalis*. No obstante, en todos los estadios de *Aromobates* aff. *saltuensis* sobre el margen externo de la parte más anterior del CBIV hay un proceso notable direccionado hacia el CBIII, pero no hay proceso sobre el margen interno del CBIII (Figura 14). Adicionalmente, en larvas de cinco especies de *Allobates* (*A. trilineatus*, *A. talamancae*, *A. juanii*, *A. marchesianus* y *A. femoralis*) (Figura 16A y 16B), tanto en estadios tempranos como tardíos, a la mitad del CBIV, su margen externo es dividido, formando una proyección de cartílago larga direccionada hacia el CBIII pero sin haber contacto, generando una forma de “Y” en el CBIV; en las demás especies y géneros, esta proyección es baja hasta casi indistinguible.

Por último, la *espícula* I–III comúnmente terminan en una punta, pero la *espícula* I y II en algunos estadios de *Rheobates* y de *Colostethus* son bifurcadas. La terminación que



forma la *espicula* IV con la parte flexible posterior del *planum* varia en forma, desde redondeada, subtruncada hasta acuminada o en dos notables puntas.

### **3.1.2. Comparación y discusión de la variabilidad anatómica del condrocráneo de Dendrobatidae (Dendrobatoidea de Grant *et al*, 2006) con larvas del grupo ajeno de la familia Hylodidae, Bufonidae y la subfamilia Leiuperinae.**

A continuación se discute la variación observada y descrita anteriormente de las características del condrocráneo de las especies aquí evaluadas de Dendrobatidae, y también se contrasta con las descripciones disponibles del condrocráneo para algunos dendrobátidos descritos previamente por Haas (1995, 7 especies) y de Sá y Hill (1998, 1 especie), con el fin detectar características comunes y/o compartidas entre especies, grupos y/o géneros (o familias de Grant *et al*, 2006); inmediatamente, esta variación discreta es comparada con la anatomía del condrocráneo del grupo ajeno. Las características que no presentaron variación en los dendrobátidos y que tampoco varían fuera de esta familia, no son discutidas, debido al enfoque del estudio (identificación de caracteres derivados (compartidos) en Dendrobatidae). La secuencia de discusión sigue la propuesta de la descripción.

#### **Región ethmoidal**

*Cartilago suprarostralis*. El *cartilago suprarostralis* de todas las larvas de las ranas venenosas es cuadripartito (dos elementos de la *partes corpora* y dos elementos de la *partes alares*), la *pars corporis* está distalmente separado de la *pars alaris* comúnmente y ambas partes articulan con los *cornua trabeculae*. Esta afirmación fue propuesta por Haas (1995) para Dendrobatidae (o Dendrobatoidea de Grant *et al*, 2006); sin embargo, la descripción del *cartilago suprarostralis* y de sus partes en las especies de ranas venenosas demuestra que hay una amplia variabilidad interespecífica (forma, articulación, estructuras adicionales, etc.) en los renacuajos de estas ranas.

Las dos especies del grupo hermano (*Crossodactylus gaudichaudi* e *Hylodes nasus*, Hylodidae) y las onces especies del grupo ajeno de la familia Bufonidae y La subfamilia Leiuperinae, también tienen un *cartilago susprarostralis* cuadripartito, además esta característica se encuentra en otras ranas neotropicales de la familia Hylidae (*Hypsiboas*

*lanciformis*, de Sá 1998; *Lysapsus* y *Pseudis*, Alcalde y Barg 2006), Hemiphractidae (*Gastrotheca riobambae*, Haas 1996) y Leptodactylidae (*Leptodactylus*, Larson y de Sá 1998).

A continuación son analizadas y discutidas las estructuras del *cartilago suprarostralis* en las ranas venenosas:

*Pars corporis*. Comúnmente las barras de las *partes corpora* de las larvas de las ranas venenosas están en contacto o son separadas ventral/distalmente (*Allobates femoralis*, *A. juanii*, *A. marchesianus* *A. talamancae* y *A. trilienatus*; *Ameerega hahneli*, *A. trivittatus* y *Epipedobates boulengeri* y *E. narinensis*); en este último caso, sus extremos más distales no están en contacto, no se detectó variación (ontogenética, intra-específica) en esta característica (i.e, de estar en contacto hasta separado, o viceversa), pero si se identificaron barras transversales que unen cada parte de la *partes corpora*, lo cual es discutido más adelante.

En las especies de *Allobates* y *Ameerega* que presentan las *partes corpora* separado ventralmente, en el extremo proximal del margen interno de cada barra de las *partes corpora* hay una proyección de cartílago o procesos, dirigidos entre sí, que no están en contacto (*A. femoralis*, *A. juanii*, *A. marchesianus* *A. talamancae*, *A. trilineatus* y *Ameerega*) o que son fusionados entre sí (*A. marchesianus*) formando una barra transversal dorsal. Estas proyecciones dorsales de la *pars corporis* también se presentaron en *Phyllobates aurotaenia* quien tiene las *partes corpora* en contacto distalmente.

Por otro lado, *Ameerega hahneli* tiene una barra transversal a la altura media de la *partes corpora* (barra transversal medial de las *partes corpora*), que une cada una de sus partes; esta barra transversal medial de las *partes corpora* no es presente en *A. trivittata*. Además, en ambos *Epipedobates* (*E. boulengeri* y *E. narinensis*), inmediatamente arriba de los extremos distales de las *partes corpora*, también se presenta una barra transversal que une cada parte de la *pars corporis* (barra transversal distal de las *partes corpora*).

Una larva de *Allobates marchesianus* en estadio 35 presenta una delgada línea, azul de alcian positivo, que une las *partes corpora* bien distalmente, pero esta "línea" fue ausente en su estadio 28. Debido a la variabilidad en estadios encontrada en esta "línea" de células y además por su posición en las *partes corpora*, se interpreto como no homóloga

(por similitud) con la barra transversal distal de *Epipedobates* que no varía a través de los estadios y que es inmediatamente posterior a los extremos distales.

Haas (1995: 242) menciona que las *partes corpora* convergen distalmente (i. e., en contacto), sin mencionar alguna variación en las siete especies que él evaluó, incluyendo tres especies de *Epipedobates* (*E. anthonyi*, *E. boulengeri* y *E. tricolor*); aunque, reporta que en estadios avanzados de estas tres especies, y *Dendrobates tinctorius*, hay cartílago hialino en las *partes corpora* que confluye medialmente. de Sá y Hill (1998) no mencionan nada respecto a esto para *D. auratus*, ni para *E. tricolor* el cual fue usado para analizar la secuencia del desarrollo del esqueleto.

En las especies del grupo ajeno, en *Hylodes nasus* y *Crossodactylus gaudichaudii* (Hylodidae), las *partes corpora* convergen o están en contacto distalmente, sin haber fusión entre sí (Figura 18); pero, en todas las especies y géneros de Leiuperinae y Bufonidae evaluados, hay fusión distal entre las *partes corpora* que en algunas ocasiones se muestra como una barra transversal corta (p.ej., *Engystomops pustulosus*, *Pseudopaludicola pusilla*) la cual está ubicada y une los extremos más distales de las *partes corpora* (Figura 20D, 21B). En *Pseudopaludicola pusilla* se observó la siguiente variación a través de los estadios de desarrollo larvario: en estadios 26 y 27 las *partes corpora* son apenas separadas distalmente (no fusionadas), en estadio 30 los extremos distales de las *partes corpora* están en contacto y parcialmente fusionados (hay algunas células positivas al azul de alcian entre las partes), y finalmente en estadio 40, las *partes corpora* están fusionados distalmente por medio de una barra transversal corta. Respecto al margen interno dorsal las *partes corpora* en el grupo hermano y ajeno, todas las especies de Hylodidae, Bufonidae y Leiuperinae evaluadas tienen un margen dorsal liso y no hay proyecciones, procesos o barras transversales dorsal evidentes, así las *partes corpora* son dorsalmente lisos y separados entre sí.

En resumen, (1) la amplia separación distal las *partes corpora* con sus extremos distales libres, la cual está restringida a cinco especies de *Allobates*, dos *Ameerega* y ambos *Epipedobates* no puede ser evaluada en el grupo ajeno, ya que no se puede definir si la fusión distal las *partes corpora* que algunas veces se observan como una barra transversal en Leiuperinae y Bufonidae, corresponda a una fusión distal de las *partes corpora* o a un espacio amplio entre las *partes corpora* con el reemplazo de este espacio

por una barra distal. (2) la barra transversal medial solo fue identificada en *Ameerega hahneli* y ninguna otra especies fuera y dentro del grupo propio demuestra está barra, y (3) dada las diferencias en posición de la barra transversal distal las *partes corpora* de *Epipedobates*, la cual es inmediatamente posterior a los extremos distales las *partes corpora* y la barra transversal distal de Leiuperinae y Bufonidae que está sobre los extremos distales las *partes corpora*, en este trabajo se consideran como no homólogas (con base en similitud), ya que los extremos distales de las *partes corpora* de *Epipedobates* son libres y separados, a diferencia de los extremos distales fusionados de Leiuperinae y Bufonidae.

*Grosor del pars corporis.* El grosor (ancho) de cada parte del *pars corporis* varía entre las especies del grupo de estudio (Dendrobatidae). Esta característica fue determinada por comparación del ancho de la *pars corporis* a media altura contra el ancho máximo de la *pars alaris*. Las dos características comunes de las ranas venenosas en cuanto a grosos de la *pars corporis*, es tener un *pars corporis* delgado (*pars corporis* 1/3 o menos que el ancho máximo de la *pars alaris*) o un *pars corporis* moderado (*pars corporis* 1/2 o más que el ancho máximo de la *pars alaris*), pero las dos especies de *Dendrobates* (*D. auratus* y *D. truncatus*) y *Oophaga histrionica* tiene un *pars corporis* ancho (*pars corporis* apenas menor que el ancho máximo de la *pars alaris*). De esta característica, nada fue mencionado en Haas (1995) o en de Sá y Hill (1998). El grupo hermano, *Crossodactylus gaudichaudii* e *Hylodes nasus* tiene un *pars corporis* moderado y en el grupo ajeno se encuentran *pars corporis* delgados (*Engystomops pustulosus*, *Chaunus marinus*, *C. humboldti*, *Dendrophryniscus minutus* y *Rhinella* sp.B) o moderados (*Physalaemus fischeri*, *Pseudopaludicola pusilla* y *Ps.boliviana*, *Pleurodema brachyops*, *Rhinella* sp.A y *Rhaebo glaberrimus*).

*Forma de la pars alaris.* Dos formas claras de la *pars alaris* fueron identificadas, una para las dos especies de *Ameerega* y otra para *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*. Tanto en *Ameerega* como en *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* la *pars alaris* es rectangular, ya que su margen ventral forma ángulos más o menos rectos con los márgenes laterales, pero la diferencia radica en su grosor; de esta forma, en *Ameerega* la *pars alaris* es un rectángulo delgado y alargado, mientras que en *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* este es una rectángulo amplio y robusto. En las demás especies del grupo de interés, la *pars alaris* se asemeja a un triangulo invertido, donde su margen

ventral es desde débilmente curvado a bien curvado (en forma de U), sin formar ángulos rectos con los márgenes laterales, o en algunas ocasiones sus márgenes laterales forman un ángulo agudo. Estas tres últimas características fueron difíciles de distinguir la una de la otra.

Aunque la forma de la *pars alaris* no fue considerada en las descripciones de Haas (1995) o de Sá y Hill (1998), en sus figuras se puede determinar la forma de la *pars alaris*. Triangular para *Phyllobates bicolor* (márgenes laterales formando un ángulo agudo) y *Epipedobates anthonyi* (margen ventral formando una U amplia) (Haas 1995: Fig. 2a y 5a) y rectangular amplio y robusto en *Dendrobates tinctorius* (Haas 1995: Fig. 7a) y en *D. auratus* (de Sá y Hill 1998: Fig.2a)

La *pars alaris* del grupo hermano (*Crossodactylus* e *Hylodes*) se asemeja al de *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* (Figura 10C), y el de Bufonidae y Leiuperinae al tipo triangular (Figura 20C, 22B).

*Tamaño del processus posterior dorsalis de la pars alaris.* Tres tamaños del *processus posterior dorsalis* fueron encontrados en las especies de Dendrobatidae, respecto al ancho máximo de la *pars alaris*. Un proceso corto (el proceso es menor que la mitad de la *pars alaris*) presente tanto en especies con *pars alaris* triangular como en especies con *pars alaris* rectangular robusto y amplio. Un proceso moderado solo se presentó en algunas especies de los géneros *Allobates* (excepto *A. cepedaí*), *Aromobates* aff. *saltuensis*, *Rheobates palmatus*, tres *Colostethus* (*C. fraterdanieli*, *C. imbricolus* y *C. ruthveni*) y dos *Phyllobates*. Las dos *Ameerega* tienen un proceso largo, ya que este es igual o más largo que el ancho de la *pars alaris*.

Igual que para la forma de la *pars alaris*, nada es mencionado respecto al tamaño del *processus posterior dorsalis* en Haas (1995) o de Sá y Hill (1998) y sus figuras pueden dar información errada, dado el ángulo de sus imágenes.

En el grupo hermano, aunque tanto *Crossodactylus gaudichaudii* e *Hylodes nasus* tienen un *pars corporis* robusto, la primera tiene *processus posterior dorsalis* moderado y en la segunda es corto. En Leiuperinae y en Bufonidae también se presentan las condiciones moderado (*Physalaemus fischeri*, *Engystomops pustulosus*, *Chaunus humboldti*, *Rhinella*

sp. B) y corto (*Pseudopaludicola pusilla* y *Ps.boliviana*, *Pleurodema brachyops*, *Chaunus marinus*, *Dendrophryniscus minutus*, *Rhinella* sp. A y *Rhaebo glaberrimus*).

*Articulación entre la pars corporis y la pars alaris.* En dendrobátidos es común que la *pars corporis* esté articulado dorsal/proximalmente, haciendo contacto con la *pars alaris*. Esta articulación es fusionada en *Allobates femoralis*, *A. juanii*, *A. marchesianus*, *A. trilineatus*, *Ameerega hahneli* y *Am.trivittata*, es decir que hay continuidad cartilaginosa entre la *pars corporis* y la *pars alaris*, mientras que en el otro caso la separación entre ambas partes es evidente. El contacto fue observado en el grupo hermano (*Crossodactylus* e *Hylodes*) y la fusión en todos las especies de Leiuperinae y Bufonidae. Haas (1995) reporta el 'contacto' para las siete especies y menciona que entre la articulación de ambas partes (*pars corporis* y *pars alaris*) hay pocas células (azul de alcian negativas) y de Sá y Hill (1998) no mencionan nada de esta característica.

Distal/ventralmente, la *pars alaris* y la *pars corporis* están comúnmente ampliamente separados, pero en *Ranitomeya* y en *Dendrobates* están cercanos, dejando una delgada línea de separación a través de todo el margen interno de la *pars corporis* y la *pars alaris*, y en estadio 35 y 37 de *Oophaga histrionica* hay fusión distal entre la *pars corporis* y la *pars alaris*. La 'amplia separación' y la 'cercanía' no varía a través de los estadios, pero en un renacuajo de espalda de *O. histrionica* (estadio 24) no hay fusión y este tiene condición semejante a *Dendrobates* y *Ranitomeya*. La condición que presentan *Ranitomeya* y *Dendrobates* ('cercanos') fue reportada por Haas (1995) para *D. tinctorius* y también la condición 'ampliamente separados' para sus otras seis especies, pero solo considera la ultima condición en su lista de caracteres para dendrobátidos. de Sá y Hill (1998) no menciona algo pertinente a esto. En el grupo hermano, Hylodidae (*Crossodactylus* e *Hylodes*), la *pars corporis* y la *pars alaris* distalmente son cercanos, con una delgada línea de separación (igual a *Dendrobates* y *Ranitomeya*) (Figura 18); en cambio, todos los Bufonidae tienen separado ampliamente la *pars corporis* y la *pars alaris* (Figura 22A). Los Leiuperinae *Physalaemus fischeri* y *Engystomops pustulosus* tiene *pars corporis* y *pars alaris* 'ampliamente separados', pero los otros dos géneros (*Pseudopaludicola* y *Pleurodema*) tiene una fusión distal (Figura 21B).

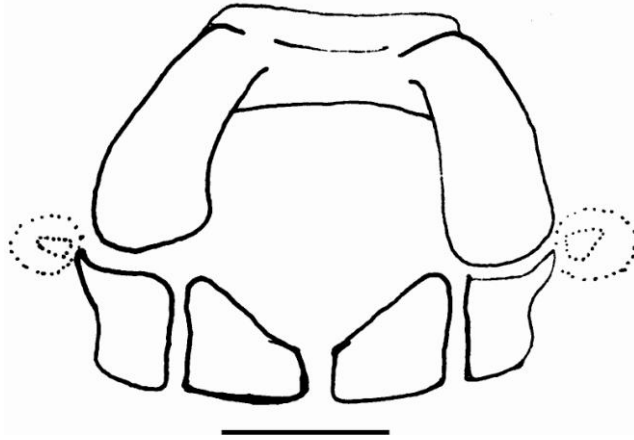


Figura 18. *Cartilago suprarrostralis* su articulación con los *cornua trabeculae* de *Hylodes nasus* (estadio 26, ICN 55426).

Al comparar la fusión distal de la *pars corporis* y de la *pars alaris* de *Oophaga histrionica* con *Pleurodema* y *Pseudopaludicola*, dos diferencias son notables a la vista. La primera es debido al desarrollo, ya que en *O. histrionica* se pasa de *pars corporis* y *pars alaris* distalmente cercanos (en estadio 24) a fusionados (en estadio 35, 37); pero, en toda la serie de desarrollo observada en *Pleurodema* (estadio 28–41) y *Pseudopaludicola* (estadio 26–40) no se observó variación en la fusión. La segunda diferencia radica en la apariencia de la fusión, así en *O. histrionica* (estadio 35, 37) la fusión de la *pars corporis* con la *pars alaris* forman un margen distal continuo; en cambio, en *Pleurodema* y *Pseudopaludicola* hay una entrada evidente en el margen distal entre ambas partes y la fusión es inmediatamente dorsal.

*Articulación del cartilago suprarrostralis con el cornu trabeculae.* En Dendrobatidae el *cartilago suprarrostralis* está articulado al *cornu trabeculae* por medio de la *pars corporis* y la *pars alaris*. En las dos especies de *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*), la *pars alaris* no está en contacto con el *cornu trabeculae* y la articulación del *cartilago suprarrostralis* es solo por medio de la *pars corporis*.

Haas postuló que para las siete especies de dendrobátidos que él observó, el *cartilago suprarrostralis* articula al *cornu trabeculae* tanto por la *pars corporis* como por la *pars alaris* (1995: 255), y así mismo concluyó de Sá y Hill (1998) para *Dendrobates auratus*. En ambos trabajos no se incluyeron especies de *Ameerega*.

Fuera del grupo propio, el *cartilago suprarostralis* de *Pseudopaludicola* (*P. boliviana* y *P. pusilla*), *Engystomops pustulosus* (Figura 20D) y *Pleurodema brachyops* articula con el *cornu trabeculae* solo por la *pars alaris*, es decir que su *pars corporis* no está en contacto con el *cornu trabeculae*. Por otro lado, todas las demás especies del grupo ajeno (Hylodidae, Leiuperinae, Bufonidae) tienen la *pars alaris* articulado con el *cornu trabeculae*.

*Masa de tejido adrostral y cartilago adrostral interno.* En especímenes transparentados y doblemente tinturados, método empleado en este trabajo, la masa de tejido adrostral (ATM, del inglés) es difícil de observar, por lo cual algunas veces es presente y en otras ausente, sin patrón de variabilidad (i. e., variación ontogenética, intra- o inter-específica) evidente y confiable, debido a que la ATM no es afín al pigmento azul de alcian. El *cartilago adrostral interno* (IAC, del inglés) algunas veces es positivo a azul de alcian y en otras ocasiones no, demostrando un patrón inestable de variación lo cual también establece inseguridad en la codificación. Además, se observó que los renacuajos con cierto tiempo de preservación (más de 10 años) el ATM y IAC no son visibles o son difícil de observar.

Es de resaltar que en *Mannophryne obliterata* el IAC es grande (aprox. 2 a 3 veces) en comparación con otras larvas y/o especies donde fue detectado este cartilago. Sin embargo, las observaciones realizadas en el presente trabajo para el grupo propio no permiten deducir o concluir con seguridad a qué tipo de variación corresponde la variabilidad encontrada.

Haas (1995) afirmó que la ATM es presente en todas las siete especies que evaluó y que *Dendrobates tinctorius* es la única especies que no tiene IAC, proponiendo así un carácter para IAC con dos estados (presencia y ausencia). En este estudio, la ATM fue identificada en al menos una larva de cada uno de los géneros evaluados. En cuanto al IAC, esta fue presente en *D. auratus* y *D. truncatus*, al igual que en algunas larvas de otros géneros de ranas venenosas. de Sá y Hill (1998) no describen ninguna de las dos estructuras (ATM y AIC) para *D. auratus*.

En las dos especies de Hylodidae, cinco Leiuperinae y seis Bufonidae, tanto el ATM y IAC fueron presentes en al menos una larva y/o especies, pero la variabilidad es amplia



al igual que la registrada en Dendrobatidae. En *Hylodes nasus* también se identificó una AIC grande.

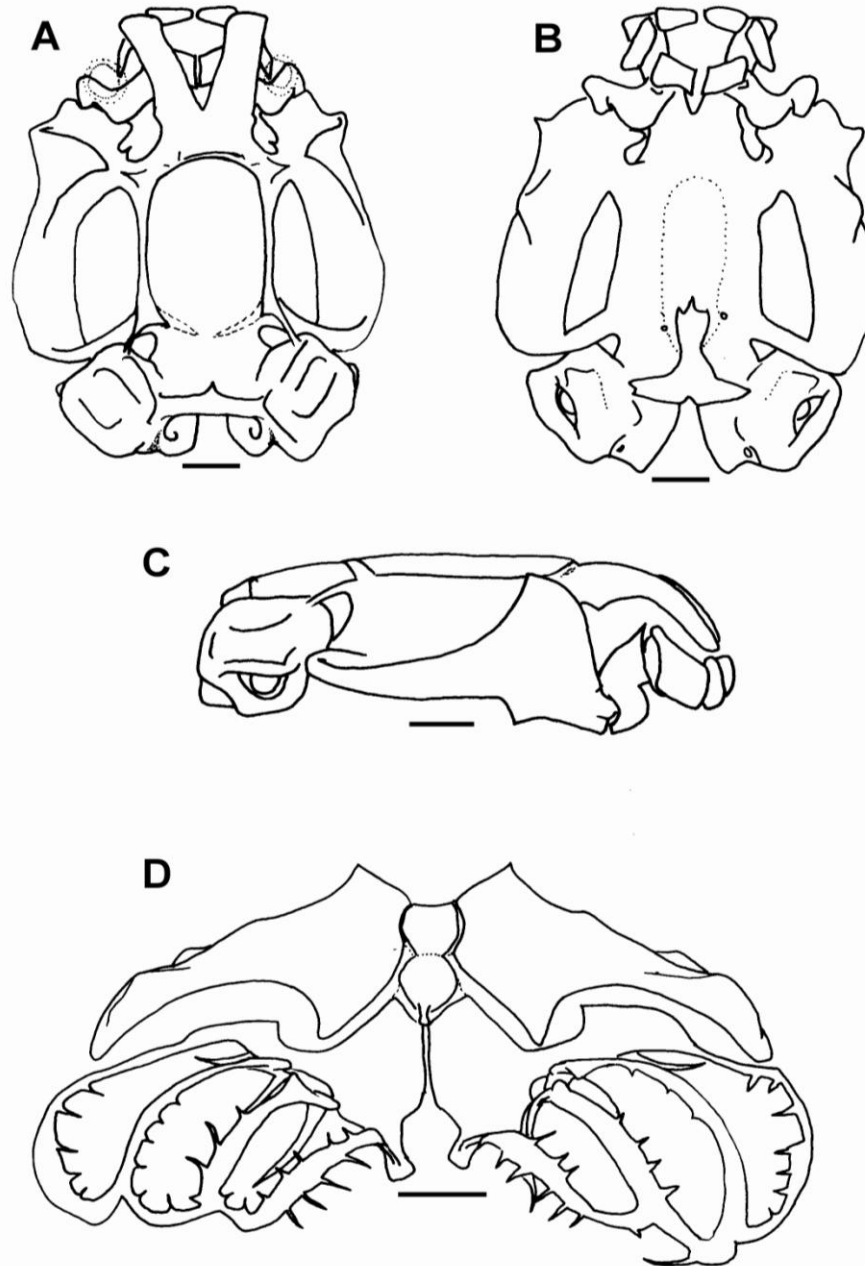


Figura 19. Condrocráneo de *Hylodes nasus*: neurocráneo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y aparato hyobranchial (D). Líneas igual a 1 mm.

Los *cornua trabeculae*. Haas (1995) define *cornua trabeculae* cortos para dendrobátidos, ya que comprenden  $1/5$ – $1/6$  de la longitud de condrocáneo; pero, la longitud de los *cornua* registrada aquí varía desde un tercio hasta un decimo de la longitud de condrocáneo. Las especies con *cornu trabeculae* más largos son *Allobates cepedai*, *Aromobates* aff. *saluensis*, *Rheobates palmatus* y las cuatro especies de *Colostethus*, con  $1/3$ – $1/5$  (de la longitud de condrocáneo) y en el otro extremo está *Oophaga histrionica* con los *cornua trabeculae* más cortos ( $1/10$  de la longitud de condrocáneo), seguido por *Ameerega* y *Ranitomeya* ( $1/6$ – $1/7$  y  $1/6$ – $1/8$  de la longitud del condrocáneo, respectivamente). de Sá y Hill (1998) también diagnosticaron *cornua trabeculae* cortos para *Dendrobates auratus* ( $1/9$  de la longitud condrocáneas), pero al remedir estos en su gráfica 1 (extremo anterior del *cornu* hasta la curvatura medial que une cada *cornua*), se encontró que su longitud es  $1/7$  de la longitud craneal, lo cual está más acorde con la medida de la longitud de los *cornua trabeculae* de los *D. auratus* empleados en este trabajo ( $1/6$  de la longitud de condrocáneo).

Fuera de Dendrobatidae, la longitud de los *cornua trabeculae* está entre  $1/4$ – $1/5$  para ambos Hylodidae (Figura 19A), todos los Bufonidae y parte de Leiuperinae (*Physalaemus fischeri*, *Pleurodema brachyops* y *Pseudopaludicola boliviana* (Figura 21A)) o  $1/6$ – $1/7$  en *Engystomops pustulosus* y *Ps. pusilla*. De esta forma, ‘*cornua trabeculae* cortos’ de Haas no está restringida solo a Dendrobatidae y su rango de variación es mayor.

*El processus orbitonasalis*. Tres renacuajos que están en metamorfosis exhibieron una *lamina orbitonasalis* completa (estadio 41 de *Rheobates palmatus* y estadio 40 de *Hyloxalus subpunctatus*) o parcial (estadio 40 de *Ranitomeya virolinensis*); así, la lamina fue ausente en los estadios previos de éstas tres especies y también en todas las demás especies evaluadas. Entre este rango de estadios donde los renacuajos son nadadores libres (es decir 25–39), en la mayoría Dendrobatidae (excepto en *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*), se observa una *processus orbitonasalis* (y no una lamina).

En las larvas de las especies del grupo hermano y del grupo ajeno el *processus orbitonasalis* fue ausente, es decir que no presentan un proceso cónico arriba del *processus antorbitalis*, pero hay que tener precaución, puesto que en algunas especies

(p.ej., *Engystomops pustulosus* (Figura 20C, D, A), *Pleurodema brachyops*, *Chaunus humboldti* y *Dendrophryniscus minutus*) el desarrollo de la *lamina orbitonasalis* puede comenzar tempranamente, entre los estadios 33, 35 y 36 y confundirse con el *processus orbitonasalis*; sin embargo en estas etapas, la lámina es un cartílago delgado y alargado dorsalmente.

Por otro lado, la pequeña masa de cartílago que se encuentra a la altura del *processus orbitonasalis* en larvas de *Rheobates palmatus* y *Ranitomeya virolinensis*, que está separada del neurocráneo, puede inferirse como inicios de la formación de la lamina; sin embargo, dado que no se tienen una amplia serie de renacuajos en metamorfosis para las especies que presentan la estructura (*Rh. palmatus* y *Ra. virolinensis*) es prematuro concluir esta inferencia. Observaciones adicionales enfocadas en el desarrollo de la *lamina orbitonasalis* en dendrobátidos son necesarias para dilucidar el problema.

### **Region orbitotemporal**

*Foramen craniopalatinum*. La forma del *foramen craniopalatinum* expresa variabilidad discreta entre las especies de Dendrobatidae; no obstante, también expresa variabilidad a través de los estadios de desarrollo, ya que depende del desarrollo/pigmentación del *planum intertrabeculare*. El *foramen craniopalatinum* aparecen entre los estadios 26–28 o 30–33 (ver descripción) y una vez aparece este mantiene su forma. Las larvas de las ranas venenosas expresan la forma redondeada u ovalada y alargada. La forma redondeada no difiere mayormente de la ovalada y ambigüedades pueden surgir, pero la forma alargada es claramente diferenciable de las otras dos formas. De esta característica, nada fue mencionado por Haas (1995) ni tampoco en de Sá y Hill (1998). En las figuras de Haas (1995: Fig.1b, 4b, 6b) y en de Sá y Hill (1998: Fig.1b) es posible determinar que *Dendrobates auratus*, *D. tinctorius*, *Epipedobates anthonyi* y *Phyllobates bicolor* tienen foramen redondeado, lo cual coincide con los resultados encontrados aquí.

Dada la variabilidad ontogenética del *foramen craniopalatinum* y la reducida muestra en algunas especies, como *Allobates trilineatus*, *A. femoralis* y *Epipedobates boulengeri*, este atributo no fue codificado para estas especies; pero como se menciono antes, otro *Epipedobates* (*E. anthonyi*, Haas 1995) muestra la condición de *E. narinensis*, mientras que cuatro *Allobates* tiene un foramen alargado.

Tanto el grupo hermano (Hylodidae), como el grupo ajeno (Bufonidae (Figura 22E) y Leiuperinae) muestran un *foramen craniopalatinum* alargado. Para dos bufonidos (*Dendrophryniscus minutus* y *Rhinella* sp. B) no se codificó el estado debido a la inadecuada pigmentación del material larvario.

*Cartilago orbitalis*. Un *cartilago orbitalis* (CAO) bajo fue diagnosticado para dendrobátidos por Haas (1995: 247), pero para definir esta condición, él usó el margen dorsal de CAO y el cerebro, el cual se extiende más arriba que el CAO; sin embargo, el cerebro en los renacuajos transparentados doblemente pigmentados es afectado por los métodos de fijación y transparentación, es decir, que el cerebro puede estar embebido hacia el interior de la *fontanela frontoparietal*.

Al comparar las larvas de Dendrobatidae con larvas de Leiuperinae y Bufonidae, la altura del CAO y del *planum ethmoidale* (PE) es bajo, apenas proyectado dorsalmente del *planum trabeculae anticum* (Figura 20–22), a diferencia del CAO y PE de los bufónidos y los leiupérinos que son altos, donde el PE sobresale claramente del *planum trabeculae anticum*. Es de resaltar que el margen dorsal del CAO de la mayoría de los dendrobátidos está a la misma altura de la punta del *processus muscular* (PM); sin embargo, aunque *Oophaga histrionica* tiene un CAO y PE bajos, el PM está por debajo del margen dorsal del CAO. El CAO y PE bajo de los dendrobátidos también es una característica compartida con *Hylodes nasus* y *Crossodactylus gaudichaudii*.

*Posición del foramen trochleare sobre el cartilago orbitalis*. El *foramen trochleare* es afectado por el desarrollo/pigmentación del *cartilago orbitalis*, el cual es ampliamente variable en las larvas de las ranas venenosas (ver descripción). Una vez el *cartilago orbitalis* se ha formado, es posible observar el pequeño *foramen trochleare*. Las larvas de todas las ranas venenosas observadas, muestran un *foramen trochleare* anterior y dorsal (anterodorsal) al *foramen opticum* y este se ubica en la mitad del CAO (comúnmente) o sobre el margen dorsal del *cartilago orbitalis* (para *Ranitomeya* y *Dendrobates*).

Haas (1995) reporta que todas las siete especies tienen un *foramen trochleare* anterodorsal al *foramen opticum*, al igual que en la mayoría de anuros (excepto en *Pelobates syriacus*, Sokol 1975 y *Pelodytes punctatus*, Sokol 1981), pero no menciona

algo respecto a la posición de este sobre el CAO, aunque en su figura lateral de *Epipedobates anthonyi* y *Phyllobates bicolor* se puede observar que el *foramen trochleare* está en la mitad del CAO y en *Dendrobates tinctorius* está en el margen dorsal del CAO (Haas 1995: Fig. 2a, 5a y 7a). En cambio, de Sá y Hill (1998) si menciona que el *foramen trochleare* se observa como una leve entrada en el margen dorsal del CAO.

Las especies de los géneros de la familia Hyloidae, Bufonidae y Leuiperidae tienen el *foramen trochleare* en la mitad del *cartilago orbitalis* (Figura 20C, 21D, 22B).

La condición no fue determinada por ausencia de estadios avanzados, donde el *cartilago orbitalis* ya estuviera desarrollado/pigmentado en *Allobates marchesianus*, *A. femoralis*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*, o por la inadecuada pigmentación del CAO en *Epipedobates boulengeri* y *Rhaebo glaberrimus*; sin embargo, la condición para *Epipedobates* puede ser reafirmada en Haas (1995).

*Fusión entre el cartilago orbitalis y la capsula auditiva.* Una vez formada la *pila antotica* del *cartilago orbitalis* (dado que esta es la primera estructura en formarse del CAO) en los renacuajos de vida libre, es posible determinar si la parte posterior dorsal del CAO está o no fusionada con la *capsula auditiva* (ver descripción para la variación en la formación de la *pila antotica*). Así, en los dendrobátidos es común que la parte posterodorsal del CAO no está fusionada a la *capsula auditiva*, dejando una *fissura prootica* amplia; pero, en los géneros *Dendrobates*, *Ranitomeya* y en *Oophaga histrionica* hay fusión entre ambas estructuras y es evidente el orificio del *foramen prooticum*.

Dos renacuajos de espalda, uno de *Ranitomeya fulgurita* (estadio 25) y otro de *Oophaga histrionica* (estadio 24) no presentan fusión entre el CAO y la *capsula auditiva*; sin embargo, en estadios 25 y 27 de los renacuajos nadadores libres de otras *Ranitomeya* (*R. minuta* y *R. virolinensis*) el CAO es fusionado a la capsula. No hubo variación a través de los estadios de los renacuajos de vida libre en la fusión.

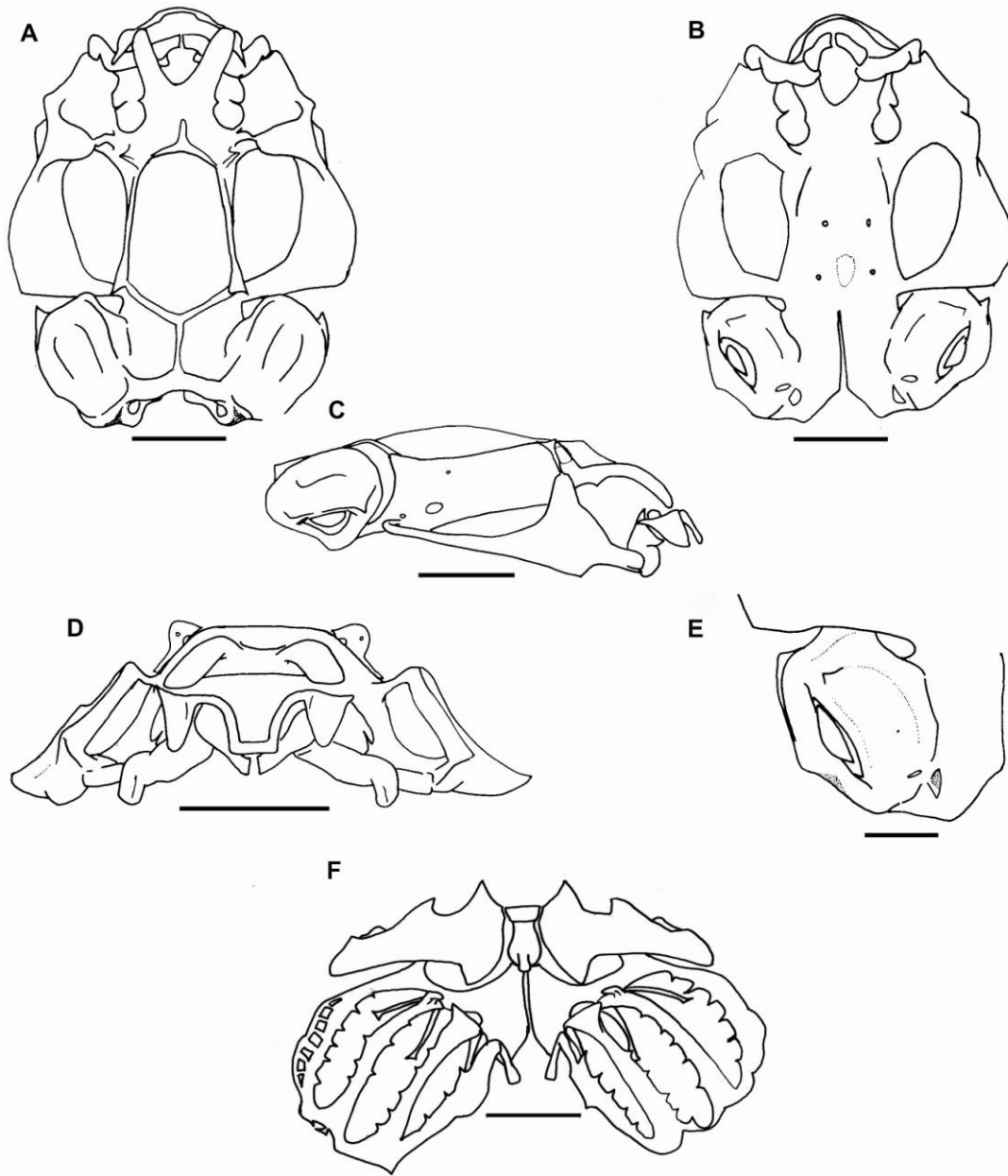


Figura 20. Condrocraqueo de *Engystomops pustulosus* (estadio 35, ICN 53873): neurocráneo en vista dorsal (A), en vista ventral (B), en vista lateral (C) y en vista anterior (D); capsula auditiva en vista ventral (E) y aparato hyobranchial (F). Línea igual a 1 mm.

Haas (1995) sugirió el término *fissura prootica* para la condición observada en seis especies que él analizó (*Colostethus nubicola*, *C. subpunctatus*, *Epipedobates anthonyi*, *E. tricolor*, *E. boulengeri* y *Phylobates bicolor*), donde el CAO no es fusionado a la *capsula auditiva*, a diferencia del *foramen prooticum* que se forma gracias a la fusión

entre el CAO y la *capsula auditiva* en *Dendrobates tinctorius*. Igual condición (*foramen prooticum*–fusión del CAO con la *capsulae auditivae*) reportó de Sá y Hill (1995) para *D. auratus*. Estas observaciones son concordantes con las encontradas aquí.

La condición presente en *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* también es compartida con las especies del grupo hermano, *Crossodactylus gaudichaudii* (estadio 29–34) e *Hylodes nasus* (estadio 26) (Figura 19A y 19C), y una especie del grupo ajeno de la subfamilia Leiuperinae, *Pleurodema brachyops* (estadio 36–41); pero, no hubo fusión en sus estadios previos (estadios 25–26, 25 y 28–33, respectivamente) sugiriendo variación a través de los estadios en esta condición (de *fissura* a *foramen prooticum*) en el grupo hermano y ajeno. El resto de los renacuajos de las especies del grupo ajeno evaluado, tienen una *fissura prootica* (p.ej., Figura 20C), sin fusión entre el CAO y la *capsula auditiva*.

Por otro lado, Haas (1995: 256) dice que la no fusión entre CAO y *capsulae auditivae* de los estadios avanzado de dendrobátidos es una característica paedomórfica ya que “es bastante inusual en anuros (cursiva corresponde a texto original)”. La transformación de ‘no fusión’ en los renacuajos de espalda a ‘fusión’ en los renacuajos de vida libre de *Ranitomeya* y *Oophaga*, que también se presenta en las otras tres especies fuera de Dendrobatidae (*Crossodactylus gaudichaudii*, *Hylodes nasus* y *Pleurodema brachyops*), pero en diferentes momentos de los estadios de desarrollo, pueden explicarse por un evento de heterocronía, con diferentes tasas de desarrollo en la fusión por lo cual otras especies no expresan la fusión en los estadios tardíos de la vida larvaria; pero para determinar si corresponde a paedomorfosis, es necesario explorar y determinar las variación en las fases del desarrollo no evaluado en el grupo propio (p.ej., renacuajos de espalda y metamorfosis) y del grupo ajeno. Además, la justificación imprecisa de Haas (1995), basado en que una ‘no fusión’ es inusual en Anura, no corresponde a la definición de paedomorfosis (ver Gould 1977 y Alberch *et al*, 1979).

### **Región ootoccipitalis**

*Taenia tecti transversalis* y *medialis vestigial* (TTT y TTM). La condición “vestigial” (igual a TTT y TTM reducido a un pequeño cartílago) fue descrita para los dendrobátidos por Haas (1995), quien además postulo esta condición (vestigial) como

una característica paedomórfica, debido a que representa la condición de los estadios juveniles de otros anuros (p.ej., estadios tempranos de *Rana temporaria* de de Jongh 1968, descripción usada como punto de comparación por Haas 1995), ya que en estas especies el TTT y TTM son completos y separan las *fenestras parietales* y la *fenestra frontal*. Haas (1995) no fue explícito sobre la variación en la formación del TTT y TTM; sin embargo, revisando de Jongh (1968), es evidente que el TTM es vestigial (corto y no completo) inicialmente (aprox., en estadios 35–36) y después es totalmente formado (completo) (aprox., en estadios 42). Esta variación también fue descrita en *Gastrotheca riobambae* por Haas (1996) y en algunas *Scinax* por Alcalde *et al* (2011) y *Pseudis* (Alcalde y Barg 2006).

En las larvas de ranas venenosas observadas en este trabajo, el TTT y TTM son cartílagos pequeños (=vestigial), una vez estos se desarrollan o pigmentan, y la *fontanela frontoparietal* es única y no dividida; sin embargo, en larvas de cuatro especies de ranas venenosas (*Aromobates* aff. *saltuensis*, *Rheobates palmatus*, *Ranitomeya virolinensis*, *Oophaga histrionica*) el TTT y/o el TTM aumentan de tamaño a través de los estadios de desarrollo (ver descripción), a tal punto de estar a la altura del uno con el otro (p.ej., *R. palmatus*), pero sin evidente fusión entre sí, y la *fontanela* es dividida pero no está separada totalmente en *fenestra frontal* y las *fenestras parietales*.

Adicionalmente, el momento de aparición/pigmentación del TTT y TTM “vestigiales” en dendrobátidos varía interespecíficamente, ya que entre los estadios 28 a 35 aparece el TTT y entre el 26 a 40 el TTM; no obstante, al observar las series de cada especie individualmente, los *taeniae* no aparecen en el mismo estadio, puesto que primero aparece el TTT y después el TTM; así por ejemplo, en *Allobates cepedai* el TTT aparece desde estadio 34 y el TTM desde estadio 39, en *A. jurnii* el TTT en estadio 34 y el TTM en estadio 36, en *Hyloxalus subpunctatus* el TTT en estadio 34 y el TTM en estadio 38, en *Colostethus fraterdanieli* (de Antioquia) el TTT en estadio 33 y el TTM después en estadio 39 y en *Ranitomeya virolinensis* solo se forma el TTT en estadios 35.

La variación ontogenética en el crecimiento y desarrollo de los *taeniae* (TTT y TTM) también se presentó en todas las especies analizadas fuera de Dendrobatidae, es



decir, se detecto el cambio desde la aparición del TTT y TTM como un cartílago pequeño (= vestigial) hasta la fusión entre sí y la formación y separación de las *fenestra frontal* y *parietales* en las dos especies de Hylodidae (*Hylodes* (Figura 19A,) y *Crossodactylus*), cinco Leiuperinae (*Engystomops* (Figura 20A), *Physalaemus*, *Pleurodema* y *Pseudopaludicola* (Figura 21A) y seis Bufonidae (*Chaunus* (Figura 22D), *Dendrophryniscus*, *Rhaebo* y *Rhinella*). Es de anotar, que la aparición/pigmentación de los *taeniae* en los estadios Gosner varía entre las especies del grupo ajeno y no está restringida a un rango determinado; por ejemplo, el TTT y el TTM están desde estadio 25 en *Hylodes nasus*, desde estadio 33 en *Physalaemus fischeri* y solo en estadios tardíos (Gosner 40) para *Pseudopaludicola pusilla*.

En trece especies del grupo interno, el TTM no fue determinado/observado/o fue ausente; sin embargo, esta “ausencia” al momento puede tener al menos tres explicaciones: (a) la ausencia es debida a la falta de estadios adecuados donde la característica se exprese, ya que para algunas especies el número de individuos evaluados fue limitado a cierto estadios Gosner (p.ej., *Allobates femoralis*, *A. trilineatus*, *A. wayuu*, *Colostethus imbricolus*, *C. mertensi*, *E. boulengeri*, *H. pulchellus*, *R. minuta* y *R. ventrimaculata*), (b) a pesar de la evaluación de diferentes estadios de desarrollo (desde tempranos hasta tardíos) para algunas especies, el TTM fue ausente (*Dendrobates auratus*, *D. truncatus* y *Oophaga histrionica*), o (c) por inadecuada pigmentación de azul de alcian (p.ej., *C. mertensi*, *H. italoii*, *H. pulchellus*). El caso del género *Dendrobates*, se opone a la observación de Haas (1995) hecha en *D. tinctorius*, quien si expresa TTM.

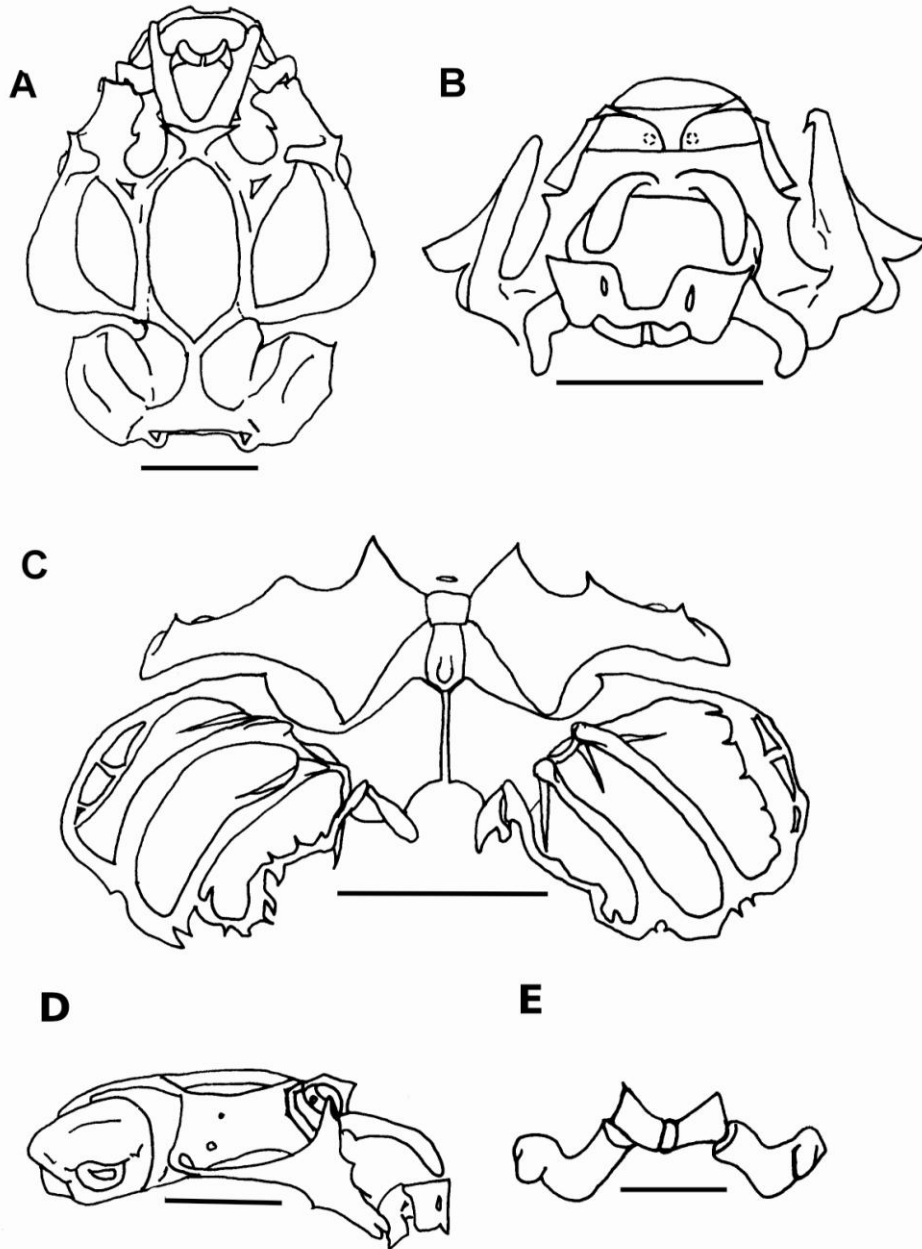


Figura 21. Condrocraqueo de *Pseudopaludicola boliviana* (estadio 40, ICN 46001): neurocráneo en vista dorsal (A), en vista anterior (B) y en vista lateral (D), aparato hyobranchial (C) y cartílago infrarostralis y cartílago Meckeli (E). Línea igual a 1 mm.

Si las observaciones y resultados son correctos, lo anterior demuestra que: la condición vestigial (—cartílagos pequeños y única fontanela frontoparietal) de los *taeniae* (TTT y TTM) para Dendrobatidae, no es una condición paedomórfica, como concluyo Haas (1995), puesto que al menos cuatro especies exhiben *taeniae* con tamaños considerables y la fontanela está dividida en fenestras (aunque no separadas totalmente) igual que los

estadios avanzados del ancestro—en este caso las especies del grupo hermano y ajeno; sino, por el contrario, este puede ser un fenómeno de heterocronía que afecta las observaciones y conclusiones, ameritando estudios adicionales de la forma, el tamaño y el tiempo (inicio y finalización) en el/y del desarrollo de los *taeniae* en Dendrobatidae y en Anura.

*Forma del taenia tecti medialis* (TTM). En las especies de ranas venenosas que se observo el TTM, se determino que hay variación en su forma, así *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*), *Epipedobates narinensis* e *Hyloxalus subpunctatus* tienen TTM grueso (que cubre toda la superficie anterior del *tectum synoticum*) y en las demás especies es delgado (puesto que solo cubre la parte medial del margen anterior del *tectum synoticum*); sin embargo, problemas como la ausencia de estadios adecuados (es decir estadios tardíos en el sistema Gosner) y pigmentación inadecuada de la estructura, limitaron la codificación para tres *Allobates* (*A. femoralis*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*), dos *Colostethus* (*C. imbricolus* y *C. mertensis*), un *Epipedobates* (*E. boulengeri*), dos *Hyloxalus* (*H. italo* e *H. pulchellus*), dos *Ranitomeya* (*R. minuta* y *R. ventrimaculata*) y dos *Dendrobates* (*D. auratus* y *D. truncatus*) y una *Oophaga* (*O. histrionica*); por lo tanto, en el momento, es preferible no considerar esta variación como un carácter hasta no tener la seguridad de la variación y estados (en los estadios y en la forma, etc.) del TTM en Dendrobatidae.

*Foramina acustica*. En el año 1995, Haas propuso que larvas de dendrobátidos poseían tres *foramina acústica* (*anterior*, *media* y *posterior*), *foramina perilymphatica* (*inferior* y *superior*), *foramen endolymphaticum* y el *foramen jugulare*, aunque también describió variación ontogenética y interespecífica para las *foramina acústica*. En el presente trabajo también se detecto variación a través de los estadios de desarrollo en el número de *foramina acústica* (de un *foramen* a dos o tres *foramina*) en algunos especímenes diafanizados, mientras que ambas *foramina perilymphatica* (*inferior* y *superior*) y el *foramen jugulare* están desde los estadios tempranos en los dendrobátidos. A pesar de esto, es necesario realizar observaciones con otras técnicas (p.ej., secciones seriales) ya que en muchas ocasiones la fuerte pigmentación de azul de alcian en los estadios finales o tardíos impiden la observación de estas foramina.

*Dirección del arcus praeoccipitalis.* En las larvas de las ranas venenosas el *arcus praeoccipitalis* es visible en vista ventral y este es direccionado posterolateralmente o posteriormente (paralelo al eje longitudinal); pero en *Oophaga histrionica*, el *arcus* no es visible en vista ventral, puesto que es direccionado dorsalmente (paralelo al eje vertical). Aunque se podría considerar y sugerir que la dirección “posterior” y “dorsal” no difieren la una de la otra, no hay razón para justificar esta decisión, ya que en ninguno de los dos taxones de *Dendrobates* que poseen la dirección posterior se observó variación (ontogenética o intraespecífica) y el ángulo de dirección se conserva a través de los estadios de los renacuajos nadadores libres.

La condición que expresa *Oophaga histrionica* (*arcus praeoccipitalis* con dirección dorsal) fue observada en cada una de los taxones del grupo hermano (Hylodidae) y del grupo ajeno (Bufonidae y Leiuperinae (Figura 20E)). Igualmente, en estas especies del grupo hermano y ajeno, la dirección del *arcus* no expreso variación a través de los estadios de desarrollo evaluados.

Haas (1995) describe el *arcus praeoccipitalis* pero no menciona algo respecto a su dirección y de Sá y Hill (1998) no describe el *arcus praeoccipitalis*.

*Proyección posterior sobre la mitad del arcus praeoccipitalis.* Todas las larvas de las especies de ranas venenosas evaluadas, tienen en la mitad del *arcus praeoccipitalis* una proyección que se orienta posteriormente, excepto en *Oophaga histrionica*. En larvas con condrocáneo pequeños (p.ej., *Allobates marchesianus*, *Ameerega hahneli*) o en larvas que tienen un *arcus praeoccipitalis* direccionados posteriormente (p.ej., *Ranitomeya*), es necesario una magnificación alta para observar la estructura, dado el reducido tamaño del *arcus* y asimismo de su proyección, y también la posición adecuada para observar la característica.

Igual que para la dirección del *arcus praeoccipitalis*, la proyección posterior del *arcus* no fue notada por Haas (1995), ni por de Sá y Hill (1998). Fuera de Dendrobatidae, tanto el grupo hermano (Hylodidae) como el grupo ajeno (Bufonidae y Leiuperinae (Figura 20E) presentan un *arcus praeoccipitalis* liso, es decir sin proyección alguna.

*Desarrollo de la crista parotica.* Variación a través de los estadios de desarrollo de la *crista parotica* fue descrita en las ranas venenosas evaluadas (ver descripción). Una vez la *crista* está desarrollada, desde el estadio 29 (aprox.) en adelante, los renacuajos de las ranas venenosas de *Allobates* y *Ameerega* presentan una *crista* indistinta, que no sobresale del margen lateral de la *capsula auditiva*; en cambio, el resto de las especies tienen una notable *crista parotica* que sobresale del margen lateral de la *capsula auditiva*. Haas (1995) nota diferencias en el desarrollo de la *crista parotica*, mencionando que solo es bien desarrollada en *Epipedobates anthonyi*, a pesar de emplear estadios de desarrollo avanzado (posteriores a estadio 29) de otras especies y también renacuajos de *E. boulengeri*, *E. tricolor* e *Colostethus subpunctatus* (ahora *Hyloxalus*). Las especies de *Epipedobates boulengeri*, *Hyloxalus subpunctatus* y las del género *Dendrobates* y *Phyllobates* empleadas aquí, tiene una *crista parotica* notable, que sobresale del margen lateral de la *capsula auditiva* como un borde laminar. Por otro lado, de Sá y Hill (1998) describen una *crista* ligeramente expandida para *D. auratus*.

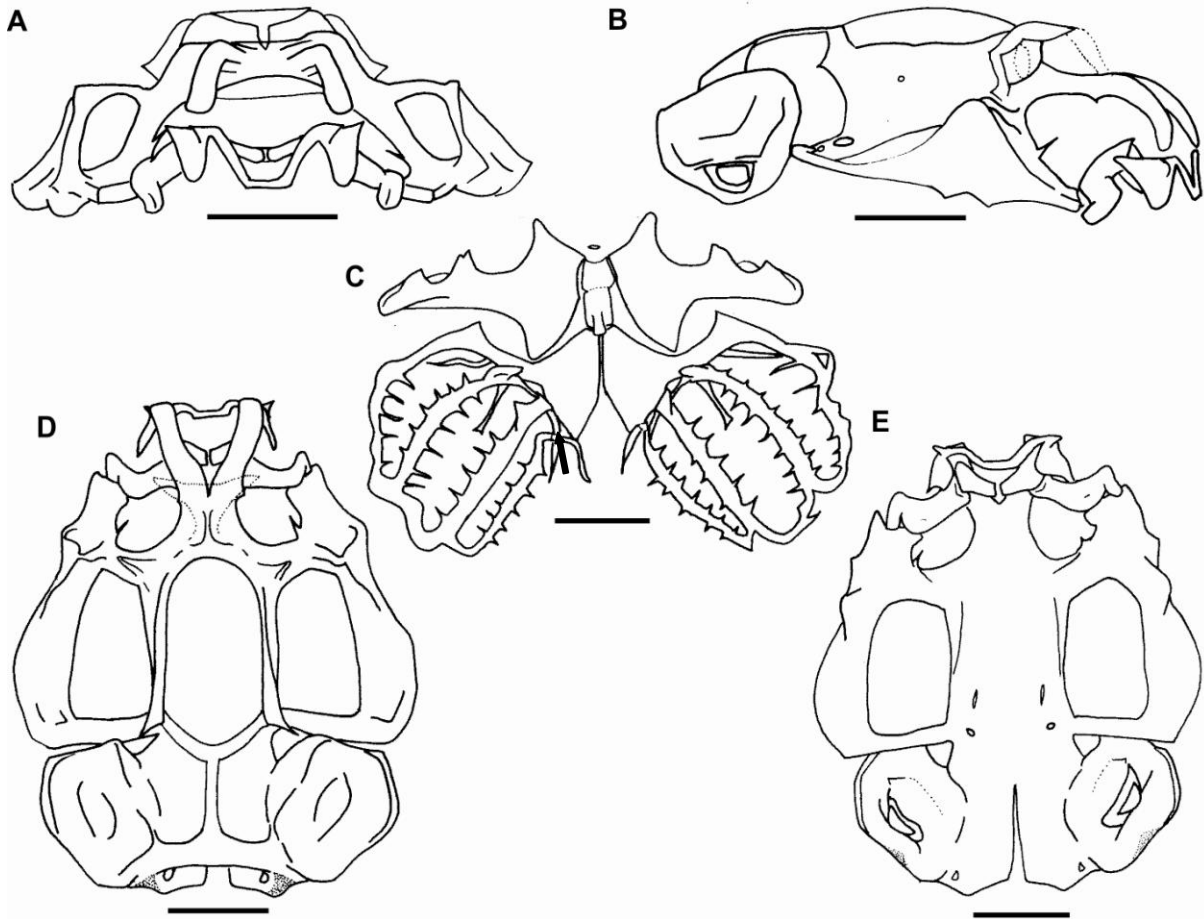
En *Hylodes nasus*, *Chaunus marinus* y *C. humboldti* se detecto variación del grado de desarrollo de la *crista parotica*. Esta fue indistinta en estadio 25 (renacuajo con TL 29.42 mm) de *H. nasus* y en estadio 26 a 28 para ambos *Chaunus*, después fue evidente (aunque baja) en estadios 25 (renacuajo de 38.20 mm de TL) y 26 de *H. nasus*, y desde 28 o 30 hasta 40 para los *Chaunus*. Las especies de Hylodidae, un solo Leiuperinae (*Engystomops pustulosus*) y los bufónidos del género *Chaunus*, *Rhaebo* y *Rhinella* sp.A tienen una *crista parotica* evidente, mientras que en los demás Leiuperinae (*Physalaemus fischeri*, *Pseudopaludicola pusilla*, *Ps.boliviana*, *Pleurodema brachyops*) y los bufónidos *Dendrophryniscus minutus* y *Rhinella* sp.B la *crista* es indistinta.

*El processus anterolateralis de la crista parotica y su dirección.* El *processus anterolateralis* de la *crista parotica* es presente en todos los estadios y especies de Dendrobatidae evaluadas, el cual no es fusionado con la curvatura posterior del *palatoc cuadrado* sin formar *processus oticus larvario*. Por el contrario, en algunas especies del grupo hermano (Hylodidae) y ajeno (Bufonidae y Leiuperinae) presentaron variación a través de los estadios, ya que en sus estadios tempranos hasta los estadios moderados el *processus* es ausente o indistinto (p.ej., *Crossodactylus gaudichaudii*, estadio 25 y 26; *Physalaemus fischeri* estadio 27 y 30; *Engystomops pustulosus* estadio 26; *Pseudopaludicola pusilla* estadio 26 y 27; *Chaunus marinus* estadio 26;

*Dendrophryniscus minutus* estadio 27–34); pero en sus estadios posteriores el *processus* fue presente y desarrollado. En *Pleurodema brachyops* y en *Chaunus humboldti* el *processus* fue presente en todos los estadios, pero este es más desarrollado (o prolongado anteriormente) en los estadios tardíos (s38 y 41, s36–40 respectivamente). Además, ninguna de las especies observadas fuera de Dendrobatidae expresaron *processus oticus larvario*.

Estas observaciones, son contradictorias respecto a las observaciones de Haas (2003). Por ejemplo, la variación ontogenética del *processus anterolateralis* registrada en este trabajo para el Hylodidae *Crossodactylus gaudichaudii*, confirman porque en el estudio de Haas (2003) se codificó la ausencia del *processus anterolateralis* para esta especie, ya que él empleo únicamente estadio 26, aunque él acepta la dificultad de codificación cuando el proceso es muy pequeño. Además, Haas reportó como ausente el *processus anterolateralis* en estadios tardíos (38, 39 y 40) de *Chaunus marinus*, pero las larvas de *C. marinus* empleadas en este trabajo poseen *processus anterolateralis* (excepto el estadio 26, Figura 22D). Los renacuajos empleados aquí provienen de una población *trans*-Andina (en la Cordillera Occidental, vertiente oriental) de Colombia, pero Haas no tienen localidad específica. La divergencia genética encontrada entre las poblaciones del occidente y de oriente de los Andes en *Chaunus marinus* (Slade y Morizt 1998) sugieren la posibilidad que cada región constituyen especies diferentes; sin embargo, para resolver esta ambigüedad, es necesario estudios adicionales de renacuajos (morfología interna y externa) y de adultos de esta especie que incluyan poblaciones *cis*- y *trans*-Andinas.

Respecto al *processus oticus larvario*, aunque no fue presente en las especies del grupo ajeno observado, este proceso fue reportado en *Physalaemus biligonigerus* (Haas 2003) y en *Pleurodema thaul* y *P. bufonium* (Barraso *et al*, 2012). Otras breves descripciones del condrocaneo de *Physalaemus*, reportan solo un *processus anterolateralis* presente (*P. barrioi*, Provete *et al*, 2012) o ausente (*P. moreirae*, Provete *et al*, 2011) sin rastros de *processus oticus larvario* (Provete *et al*, 2011, 2012).



**Figura 22** Condrocráneo de *Chaunus marinus* (estadio 39, MAA 253): neurocráneo en vista dorsal (D), en vista ventral (E), en vista lateral (B) y en vista anterior (A), y aparato hyobranchial (C). La flecha muestra el tejido transparente del *ceratobranchial* IV. Línea igual a 1 mm.

En los renacuajos de Dendrobatidae el *processus anterolateralis* es comúnmente direccionado anterolateralmente, hacia la curvatura posterior del *palatocadrado*; sin embargo, en seis especies de *Allobates* evaluadas (excepto *A. cepedaï*), el *processus anterolateralis* es direccionado ventralmente. En ambos casos, ambas estructuras están conectadas por el *ligamentum quadratooticum*. Todas las especies del grupo hermano y ajeno poseen *processus anterolateralis* (no *processus oticus*) direccionado anterolateralmente hacia la curvatura posterior del *palatocadrado*. Respecto a los estudios previos en condrocráneos de dendrobátidos (Haas 1995, de Sá y Hill 1998) ninguno incluyó especies del actual género *Allobates*.

*Proceso anteroventral de la capsula auditiva.* Haas (1995) detecto un proceso prominente en la parte anteroventral de las *capsulae auditivae* de *Dendrobates tinctorius* y también mencionó que en las otras especies, este proceso es una protuberancia (*knob* [termino en ingles], 1995: 249). En los dendrobátidos evaluados en este trabajo, también se observo ambas condiciones y la variación para ambas condiciones fue descrita. En el caso de las especies que demuestran el 'prominente proceso' (*Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*), en los estadios tempranos (Gosner 25–28), el proceso es bajo y después a través de los estadios es más alargado y robusto; a diferencia, en los estadios tempranos (Gosner 25–28) de los demás géneros de Dendrobatidae (*Allobates*, *Aromobates*, *Ameerega*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus*, *Mannophryne*, *Rheobates* y *Phyllobates*) no hay ni protuberancia ni proceso bajo, pero antes al/o después del estadios 28 (ver descripción para particularidad en cada género) expresan una protuberancia (*knob*, termino en ingles) o un proceso cónico bajo. El proceso bajo de este último caso es igual al proceso bajo de los estadios tempranos de *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*.

El grupo hermano (*Crossodactylus* e *Hylodes*) y dos especies de Leiuperinae (*Engystomops pustulosus* y *Pleurodema brachyops*) expresan un proceso cónico prominente, bien extendió anteriormente, y previamente en el desarrollo un proceso bajo; mientras que todos los Bufonidae y el resto de Leiuperinae evaluados presentan un proceso cónico bajo y ausentan de proceso en estadios tempranos después de que en etapas tempranas de desarrollo larvario ausentan de proceso. De esta forma, el patrón de variación a través de los estadios de desarrollo en el grupo hermano y ajeno es igual que en los dendrobátidos.

### **Viscerocranium**

*El processus antorbitalis y su forma.* El *processus antorbitalis* (PAO) fue presente en todos los renacuajos evaluados de Dendrobatidae. En *Oophaga histrionica* el PAO es apenas notable de la superficie de la *commissura quadratocranialis anterior*, pero en las demás especies de ranas venenosas, este es notable. Cuando fue notable, puede ser evidentemente alargado, recto y direccionado hacia el *processus muscular quadrati* (PM), con fusión (en *Ranitomeya virolinensis* y *R. opisthomelas*) o sin fusionarse al PM (comúnmente), o puede ser más corto y notablemente curvado hacia



el PM (en forma de “garra”). La forma del *processus antorbitalis* no fue mencionada por Haas (1995) ni por de Sá y Hill (1998).

Las especies del grupo hermano y ambas *Pseudopaludicola* (*P. boliviana* (Figura 21B) y *P. pusilla*) tienen un *processus antorbitalis* muy bajo apenas notable de la superficie (igual que *Oophaga histrionica*), mientras que las demás especies del grupo ajeno poseen un *processus* largo, recto y direccionado hacia el PM. Esta última condición, largo y recto, fue la considerada para las especies del grupo ajeno que presentan *commissura quadratoorbitalis* (ver discusión a continuación), pues en el mismo lugar donde comúnmente está el PAO, está la *commissura*.

*Fusión entre el processus antorbitalis y el proceso muscular quadrati.* En la mayoría de condrocraneos de las especies de dendrobátidos evaluados aquí, el *processus antorbitalis* (PAO) no está en contacto con el *processus muscular quadrati* (PM), sin embargo, en dos especies de *Ranitomeya* (*R. virolinensis* y en *R. opisthomelas*) hay contacto y fusión entre la punta del PAO con la punta del PM. La fusión no fue variable a través de los estadios (desde estadio 27–40) en *R. virolinensis*.

Ninguna de las siete especies evaluadas por Haas (1995) ni la de de Sá y Hill (1998) presentan fusión entre la punta del PM y el PAO; excepto, la *commissura* aberrante formada por la confluencia del PM y el PAO sobre un lado del cuerpo de *Colostethus nubicola* (ahora *Silverstoneia*) reportada por Haas. Por otro lado, al igual que la mayoría de los dendrobátidos, las especies del grupo hermano (*Crossodactylus gaudichaudii* e *Hylodes nasus*) y las especies de *Pseudopaludicola* (*Ps. boliviana* y *Ps. pusilla*) no presentaron fusión. En cambio, todos los bufonidos de los géneros *Chaunus*, *Dendrophryniscus* (Figura 23B), *Rhaebo*, *Rhinella* y los géneros *Engystomops*, *Physalaemus* (Figura 23A) y *Pleurodema* de Leiuperinae si presentan una conexión entre el PAO y el PM. Esta fusión es conocida comúnmente como *commissura quadratoorbitalis*.

No obstante, en el grupo ajeno se observaron dos tipos de fusión: (a) en *Physalaemus fischeri* (Figura 23A) la unión se presenta entre la punta del PAO con la parte interna inmediatamente ventral a la punta del PM, es decir, la punta del PM esta libre y un ligamento (*¿ligamentum tecti?*) une la punta del PM con la *pila ethmoidale* (termino de Sokol 1981), y en el caso de las demás especies (b) tanto en Leiuperinae

(*Engystomops pustulus*, *Pleurodema brachyops*) como en Bufonidae (*Chaunus marinus*, *C. humboldti*, *Dendrophryniscus minutus*, *Rhinella* sp.A y *Rhinella* sp.B) la punta del PAO está fusionada con la punta del PM y únicamente en los especímenes diafanizados de *D. minutus* (Figura 23B) y *Rhinella* sp.B fue posible observar un ligamento entre la punta del PM y la *pila ethmoidale* por encima de la *commissura*. Esta segunda forma de fusión (punta del PAO con la punta del PM) es aparentemente “igual” a la de *Ranitomeya virolinensis* y *R. opisthomelas*; pero, en ambas especies de *Ranitomeya* el *ligamentum tectum* sin condricar, se encuentra inmediatamente por debajo de la fusión.

Al revisar la literatura, diferentes definiciones surgen de la *commissura quadratoorbitalis*. Por ejemplo, para Sokol (1977: 362; 1981: 170) la *commissura quadratoorbitalis* es el *ligamentum tecti* “condricado” que forma una barra de cartílago desde el PM hasta la *lamina orbitonasalis* (= Haas 1996). Después, Larson y de Sá (1998: 294) definen la *commissura* para *Leptodactylus* como “la fusión del PAO con la punta medial del PM”, sin mencionar la presencia o no del *ligamentum*. En el 2003, Haas propone diferentes estados de caracter para la relación de estas estructuras, y para cuando es presente la *commissura* dice: “una barra cartilaginosa que reemplaza total o parcialmente el *ligamentum tectum*,...que conecta la punta del PM con el neurocráneo—*commissura quadratocranialis anterior*” (2003: 69). Así, es evidente que la diferencia radica en la condricación o no del *ligamentum tecti* y en qué lugar o a quien el *ligamentum* o la *commissura* se unen al neurocráneo.

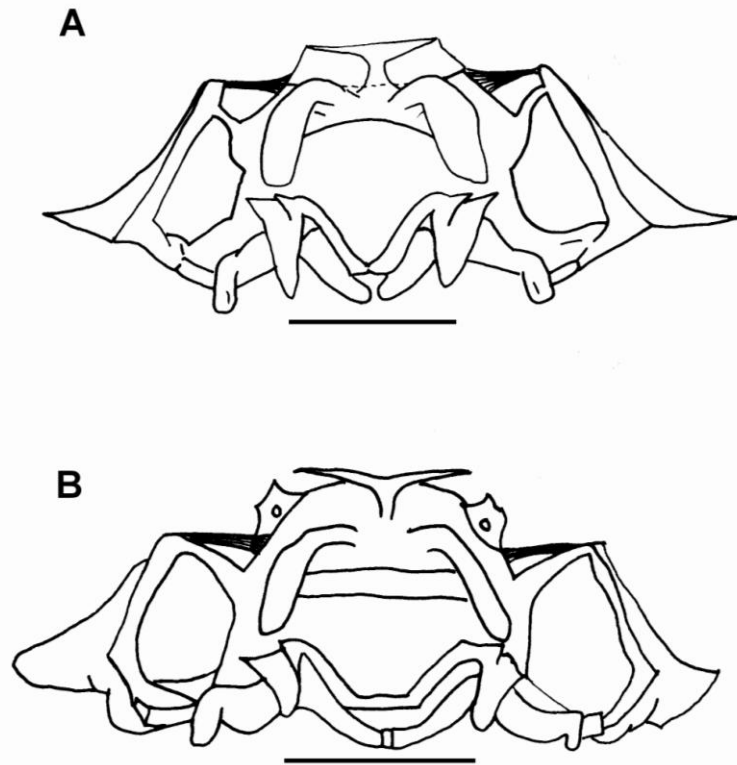


Figura 23. Neurocráneo en vista anterior de (A) *Physalaemus fischeri* (estadio 33, ICN 45992) y (B) *Dendrophryniscus minutus* (estadio 36, ICN 54915), mostrando la variación entre el fusión entre el *processus antorbitalis* y el *processus muscular quadrati* (*commissura quadratoorbitalis*) y el ligamento (tecti?). Líneas igual a 1 mm.

La fusión entre la punta del PAO y del PM y la presencia de *ligamentum tectum* sin condricar en *Ranitomeya* (*R. virolinensis* y *R. opisthomelas*) postulan la independencia entre (a) la fusión del PM y el PAO de (b) la condricación de *ligamentum tectum*; de esta forma, se podría considerar que los dos tipos de fusión observada en el grupo ajeno no son homólogas a las de *R. virolinensis* y *R. opisthomelas*. No obstante, al momento, con especímenes transparentados y doblemente tinturados, no puedo dilucidar este problema en el grupo propio y/o ajeno, por lo cual, el carácter necesita información y estudios adicionales para determinar los (estados de) caracteres.

Esta diferencia entre diferentes tipos de *commissura quadratoorbitalis* también fue notada por Haas (1995: 257) entre larvas de *Pelodytes punctatus* (descritas por Sokol 1981) con las de Bufonidae y Leptodactylidae, pero con base en el curso del *ramus maxilaris*

respecto a la *commissura*; no obstante, la diferencia no fue considerada en su trabajo del 2003.

*Processus quadratoethmoidalis*. En las larvas de las ranas venenosas, en la mitad de la parte anterior de la *commissura quadratocranialis anterior* está el *processus quadratoethmoidalis*. Este proceso está dirigido hacia/y unido por el *ligamentum quadratoethmoidale* al *processus lateralis* del *cornu trabeculae*; además, ninguna de las especies de ranas venenosas evaluadas en este trabajo, mostró variación de presencia/ausencia a través de los estadios de desarrollo. En las ranas venenosas, dos especies de *Dendrobates*, tres especies del género *Ranitomeya* y *Oophaga histrionica* no poseen *processus quadratoethmoidalis*, es decir, que sobre todo el margen anterior de la *commissura quadratocranialis* no hay proyección alguna, aunque si hay ligamento uniendo el margen anterior de la *commissura quadratoethmoidalis* con el *processus lateralis*.

Haas (1995) reporta la presencia del *processus quadratoethmoidalis* en sus siete especies (incluyendo *Dendrobates tinctorius*), pero de Sá y Hill (1998) muestran la ausencia de este proceso para *D. auratus*, contrastando con el pequeño *processus quadratoethmoidalis* de *D. tinctorius* (Haas 1995: Fig. 6a). En ambas especies del género *Dendrobates* (*D. auratus* y *D. truncatus*) revisadas aquí, el proceso es ausente, concordando con las observaciones de de Sá y Hill.

Todas las especies del grupo hermano (Hylodidae, Figura 19A) y ajeno (Bufonidae, Figura 22D y Leiuperinae, Figura 20A) tienen un *processus quadratoethmoidalis* evidente, desde bajo hasta alargado, sin variación (presencia/ausencia o grado de desarrollo) a través de los estadios de desarrollo. Esto coincide con la afirmación de Haas, donde todas las especies de Anura que tienen *ligamentum quadratoethmoidale* tienen *processus quadratoethmoidalis* (1995: 257); pero no se cumple para los dos *Dendrobates*, tres *Ranitomeya* y una *Oophaga* quienes si poseen el *ligamentum quadratoethmoidale* pero no proceso.

*Processus pseudopterygoideus*. Haas (1995) describió el *processus pseudopterygoideus* (PP) como ausente y/o pequeño para seis dendrobátidos (*Colostethus subpunctatus*, *C. nubicola*, *Dendrobates tinctorius*, *E. boulengeri*, *E. tricolor* y *Phyllobates bicolor*) y destacó un proceso largo para *Epipedobates anthonyi*; posteriormente de Sá y Hill (1998) reportan la ausencia de PP en *Dendrobates auratus*. Sin embargo, los dendrobátidos

observados en el presente trabajo, exhibieron amplia variación en la presencia/ausencia y en el grado de desarrollo (pequeño o largo) del *processus pseudopterygoideus* y esta variación no corresponde o no se asoció a un patrón de variación (p.ej., variación ontogenética, intra- o inter-especies y/o géneros), excepto para *Ameerega hahneli*, *A. trivittata*, *Colostethus fraterdanieli* (de Antioquia) y *Epipedobates narinensis* en los cuales se demostró variación ontogenética del PP.

En el caso específico de *Epipedobates*, las dos especies evaluadas (*E. boulengeri* y *E. narinensis*) muestran PP, pero es pequeño en el único renacuajo de *E. boulengeri* (estadio 30) y en *E. narinensis* varía desde ausente (estadio 26 y 29) a presente muy bajo (estadio 33) y presente bajo (estadio 35–37); sin embargo, la larvas de *Rheobates palmatus* (Cundinamarca y Santander), las cuales son grandes, presentan un PP más largo que el de *E. narinensis* (aprox., 1/4 de la longitud de la fenestra subocularis en *R. palmatus* y menor a 1/6 en *E. narinensis*). Para el caso de las dos especies de *Dendrobates* (*D. auratus* y *D. truncatus*), el PP fue ausente en todos los estadios de ambas especies.

En cuanto al grupo hermano y ajeno, el PP fue ausente en la mayoría de larvas y especies, excepto en una larva de *Crossodactylus gaudichaudii* (estadio 33), una de *Engystomops pustulosus* (estadio 35) y una de *Rhinella* sp.A (estadio 31); de forma que, en este momento, la variabilidad aquí registrada es azarosa. En contraste con estas observaciones, el PP fue reportado para *Pleurodema bufonium* y *P. thaul* (PP largo) y *P. borellii*, *P. kriegi*, *P. tucumanum* (PP corto) por Barraso *et al* (2012).

*Inclinación del processus muscular quadrati.* Comúnmente en dendrobátidos el *processus muscular quadrati* (PM) es inclinado hacia el neurocráneo y en el caso de *Ranitomeya* este es bastante inclinado, llegado a estar al nivel del PAO. Un PM inclinado también se presenta en las especies del grupo hermano (Hylodidae) y grupo ajeno (Bufonidae, Figura 22A y Leiuperinae, Figura 21B) evaluadas. En las larvas del dendrobátido *Ameerega hahneli* el PM no es inclinado hacia el neurocráneo y (en vista anterior) este forma un ángulo del 90° respecto al eje horizontal. La inclinación del PM fue mencionada por Haas (1995) pero no en de Sá y Hill (1998) y algún grado de variación no fue notada.

*Amplitud (ancho) del processus muscular quadrati.* Tomando como puntos de referencia el *processus lateralis* del PM y el margen posterior del PM (con inclinación abrupta o leve), el *processus muscular quadrati* de los dendrobátidos es desde delgado, moderado y ancho. Tres géneros de Dendrobatidae, *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*, poseen un PM ancho. En el PM ancho, el *processus lateralis* del PM está antes (o es anterior al nivel) del *processus lateralis trabeculae* y su margen posterior es levemente inclinado extendiéndose bien posteriormente sobre el PQ.

En las demás especies de los géneros de Dendrobatidae observados, el *processus lateralis* del PM está después o es posterior al *processus lateralis trabeculae* y su margen posterior es abruptamente inclinado; es decir el PM es delgado y/o moderado. Aunque en tres especies de *Allobates* (*A. juanii*, *A. marchesianus*, *A. femoralis*) y en dos *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*), el PM es más delgado evidentemente, pero no se establecieron diferencias discretas entre un PM delgado y moderado. Las especies de Hyloidae, Bufonidae y Leiuperinae evaluadas, tienen un proceso muscular delgado (p.ej., *Physalaemus*) o moderado y en ninguna de ellas se observó la condición “PM ancho” (Figura 20 C, 21D, 22B).

Haas (1995) describe un PM ancho para *Dendrobates tinctorius*, condición también presente para *D. auratus* (de Sá y Hill 1998); por lo cual, de Sá y Hill postulan esta característica (PM ancho) como condición derivada (= sinapomorfía) para el género (*Dendrobates*) dentro de la familia Dendrobatidae.

*Altura del processus muscular quadrati respecto al processus antorbitalis.* Haas (1995) nota la diferencia de altura del *processus muscular quadrati* (PM), relacionándolo con el *processus antorbitalis* (PAO). Igualmente, en los dendrobátidos evaluados aquí, la punta del PM está al nivel o más allá del PAO. Solo en las especies de *Ranitomeya* y en *Oophaga histrionica*, la punta del PM está al nivel del PAO, mientras que en las demás especies la punta del PM va más allá del PAO. Haas reportó que en *Dendrobates tinctorius* el PM finaliza aproximadamente al nivel del PAO, mientras que de Sá y Hill (1998) dice que la punta del PM de *D. auratus* finaliza débilmente ventral al *tectum nasi*. Las observaciones de Haas son opuestas a las observaciones hechas aquí para *D. truncatus* y *D. auratus*, ya que en ambas especies la punta del PM supera el PAO; en cambio, en el caso de de Sá y Hill se puede inferir que la punta del PM está más allá

que el PAO, ya que el *tectum nasi* está a la altura del *planum ethmoidale*, es decir más arriba que el PAO.

En el grupo hermano (Hylodidae) y el grupo ajeno (Bufonidae y Leiuperinae) presentan ambas condiciones; de esta forma, *Hylodes nasus* y *Physalaemus fischeri* comparten la condición la mayoría de dendrobátidos, ya que su PM supera el nivel del PAO y en *Crossodactylus gaudichaudii* y en *Engystomops pustulusus* el PM está al mismo nivel que el PAO.

*Dirección del processus ascendens* (PRAS). En larvas de Dendrobatidae el *processus ascendens* expresa direcciones diferentes, las cuales fueron cuantificadas respecto al eje horizontal. Tres direcciones fueron identificadas, la primera cuando el PRAS tiene dirección lateral, es decir un ángulo recto ( $90^\circ$ ) respecto al eje horizontal; la segunda es una dirección posterolateral con  $95^\circ$ – $110^\circ$ , y la tercera también es posterolateral pero con un ángulo de  $140^\circ$ – $145^\circ$ ; no obstante, la primera ( $90^\circ$ ) y segunda ( $95^\circ$ – $110^\circ$ ) fueron presentes en *Phyllobates aurotaenia* y *Oophaga histrionica* variando ontogenéticamente. Además, la curvatura posterior del *palatocadrado* en las especies con dirección lateral o con dirección posterolateral de  $95^\circ$ – $110^\circ$  puede variar de estar al nivel de la *pila antotica* hasta antes del margen anterior del la *fenestra ovalis*, en cambio en la tercera condición (posterolateral con  $95^\circ$ – $110^\circ$ ) la curvatura posterior del *palatocadrado* alcanza o está más allá del margen anterior de la *fenestra ovalis*.

La relación y variación entre la curvatura posterior del *palatocadrado* con la cúpula anterior y/o la *fenestra ovalis* de *capsula auditiva* en dendrobátidos fue descrita por Haas (1995); sin embargo, aquí es considerada en ambos términos, el ángulo o dirección del PRAS y el nivel que alcanza la curvatura posterior del *palatocadrado* y dada la variación ontogenética en *Phyllobates aurotaenia* y *Oophaga histrionica* la primera y segunda condición se consideran como estados no independientes.

Fuera de Dendrobatidae, las especies de Hylodidae, Bufonidae y Leiuperinae presentan la dirección lateral ( $90^\circ$ ) o posterolateral ( $90^\circ$ – $110^\circ$ ), pero no la dirección posterolateral con  $140^\circ$ – $145^\circ$ . Esta última condición solo fue registrada en las especies de *Ranitomeya* y *Dendrobates*, donde su PRAS es bien direccionado posterolateralmente ( $140^\circ$ – $145^\circ$ ) y su curvatura posterior del *palatocadrado* alcanza o está más allá del margen anterior de

la *fenestra ovalis*, lo cual es congruente con la condición descrita para *D. tinctorius* (Haas 1995) y *D. auratus* (de Sá y Hill 1998).

Es pertinente mencionar que en las larvas de *Hylodes nasus* el PRAS forma un ángulo de 125° respecto al eje horizontal, pero su curvatura posterior del *palatoc cuadrado* no alcanza el margen anterior la *fenestra ovalis*.

*Suspensorium*. Un *suspensorium* intermedio fue descrito para las larvas dendrobátidas por Haas (1995), codificando este estado basado en la propuesta de Sokol (1981). Sokol (1981) distinguió tres estados o sitios de unión del *processus ascendens* (PRAS) en la *pila antotica* (*suspensorium alto* = PRAS en borde dorsal de la *pila antotica*, *intermedio* = PRAS más o menos al mismo nivel del *for. oculomotorium*, y *bajo* = base de la *pila antotica*; 1981: 175). Posteriormente, Larson y de Sá (1998: 300) modificaron esta propuesta para *Leptodactylus*, considerando el sitio de unión del PRAS respecto al *foramen oculomotorium*, identificando dos estados, 'intermedio' = intermedio de Sokol (1981) y 'por debajo de' = bajo de Sokol (1981), sin considerar o discutir la propuesta de Sokol.

Los estadios tempranos de dendrobátidos revisados aquí, demuestran que el *suspensorium* se une a la parte posterodorsal del *trabeculae cranii* y no a la *pila antotica*. Cuando la *pila antotica* se forma, se evidencia la confluencia de estas tres estructuras (*processus ascendens*, *trabeculae cranii* y *pila antotica*) y es difícil discernir a cual estructura se une el PRAS; además, en ningún caso y/o especie en los dendrobátidos y del grupo ajeno se observó la condición *suspensorium alto* (de Sokol 1981) o por encima del *foramen oculomotorium*. Asimismo, no se observó que el PRAS se una a la *pila antotica* en estos cuatro grupos de ranas.

Los dendrobátidos tienen *suspensorium bajo* o *intermedio*, variando interespecíficamente; pero, en tres especies se registro variación ontogenética en el *suspensorium* (*Aromobates aff. saltuensis*, *Colostethus ruthveni* e *Hyloxalus italoï*), desde *al nivel* (entre los estadios 26–33) hasta *bajo* (entre los estadios 31–36). Ninguno de los trabajos previos (Haas 1995, de Sá y Hill 1998) que incluyen larvas de ranas venenosas documentó variación ontogenética del *suspensorium*.



Fuera del grupo de estudio, la variación del *suspensorium* fue como sigue: ambas especies del grupo hermano revisadas aquí (*Crossodactylus gaudichaudii* e *Hylodes nasus*) tienen un *suspensorium* bajo (sitio de unión del *processus ascendens* por debajo del *foramen oculomotorium*). En la subfamilia Leiuperinae, cuatro especies tiene un *suspensorium* intermedio (*Engystomops pustulosus*, *Physalaemus fischeri*, *Pseudopaludicola pusilla* y *Ps. boliviana*) y en una especie es bajo (*Pleurodema brachyops*) sin presentar variación a través de los estadios. En cambio en Bufonidae, el *suspensorium* de *Rhinella* spB es bajo entre estadios 27–33 y después es al nivel del *foramen oculomotorium* (estadio 35 y 38); mientras que los demás bufonidos no exhibieron variación en esta característica, con un *suspensorium* al nivel para cuatro especies (*Chaunus marinus*, *Chaunus humboldti*, *Rhaebo glaberrimus* y *Rhinella* sp.A) y bajo respecto *foramen oculomotorium* en *Dendrophryniscus minutus*.

La ruta de transformación ontogenética detectada en las tres especies de dendrobátidos, difiere de la del bufonido *Rhinella* spB, que respecto a los estados *suspensorium* bajo e intermedio, aparentemente similares (por posición) entre el grupo interno, el grupo hermano y el grupo ajeno, apunta a que los estados no son idénticos (por ontogénia), es decir, el *suspensorium* intermedio de Dendrobatidae es diferente del *suspensorium* intermedio de Bufonidae e igualmente para *suspensorium* bajo; sin embargo, esta declaración está inmersa en la velocidad o tasa de la variabilidad de un estado a otro a través de la ontogenia, por esta razón, es necesario una evaluación de la característica en otros estadios y/o etapas del desarrollo de las ranas venenosas (p.ej., renacuajos de espalda y individuos en metamorfosis) y también en las especies del grupo ajeno.

En resumen, 1) es evidente que hay diferentes sitios de unión (1. la *pila antotica* o 2. el *trabeculae cranii*) del PRAS al neurocráneo y con ello, posiblemente, diferentes caracteres en lo que actualmente se conoce como el *suspensorium* de los anuros; además, la variación del *suspensorium* descrita aquí para dendrobátidos es concordante con la propuesta de Larson y de Sá (1998), ya que el sitio de unión del PRAS es el margen posterodorsal del *trabeculae cranii* y este varía respecto al *foramen oculomotorium*. 2) La variación ontogenética del *suspensorium* debe ser estudiada y descrita con detalle para determinar los patrones de variación en el grupo de estudio y las ranas relacionadas y posteriormente evaluar su homología. Igualmente, es

recomendable tener cuidado con la codificación de los estados, siguiendo una propuesta u otra, ya que estas difieren en la definición de cada estado del suspensorium.

Es necesario mencionar que algunos resultados encontrados aquí en las larvas de Dendrobatidae, son contradictorios respecto a los de Haas (1995) y de Sá y Hill (1998), ya que por ejemplo, la especie *Hyloxalus subpunctatus* y ambas especies de *Dendrobates* (*D. auratus* y *D. truncatus*) evaluados en este trabajo, tienen un *suspensorium* bajo (el PRAS se une por debajo del nivel del *foramen oculomotorium*), mientras que en la literatura se reporta *suspensorium* intermedio (PRAS al nivel del *foramen oculomotorium*).

*Curvatura posterior del palatocadrado.* Dos especies (*Allobates marchesianus* y *Ameerega hahneli*) difieren de los demás dendrobátidos evaluados, en tener una curvatura posterior del *palatocadrado* aparentemente plana o apenas cóncava, a diferencia de un margen abruptamente levantado y abultado y una superficie cóncava no variable a través de los estadios de desarrollo. Haas (1995) reporta que *Colostethus nubicola* (ahora *Silverstoneia*) tiene una curvatura posterior plana. El limitado material evaluado de *Allobates marchesianus* (2 especímenes) y *Ameerega hahneli* (4 especímenes) deja ver variación (ontogenética?) en una superficie plana a una apenas cóncava. Se necesita ampliar el muestreo de los renacuajos y que involucre los diferentes estadios de la serie de desarrollo y también en otros taxones (como *Silverstoneia*, no evaluado) para evaluar y determinar esta variación.

En el grupo ajeno, *Pseudopaludicola pusilla* y *Ps. boliviana*, *Chaunus marinus* y *C. humboldti*, *Dendrophryniscus minutus* y ambas *Rhinella* (*Rhinella* sp. A y B) tiene una curvatura posterior del *palatocadrado* plana o apenas cóncava, en las demás especies de hylóridos, bufónidos y leiupéridos la superficie de la curvatura posterior es cóncava con un margen abultado. En las especies con curvatura posterior plana, se observó variación a través de los estadios, desde una superficie plana en estadios tempranos (25–27) en *C. marinus* y *Ps. pusilla* hasta los estadios 30 a 33 en *C. humboldti* y *Rhinella* sp.B a una superficie apenas cóncava en los estadios tardíos. En ambos *Chaunus*, el estadio más avanzado (estadio Gosner 39 de *C. marinus* y 40 de *C. humboldti*) la curvatura fue totalmente plana.

### **Cartílago infrarostralis y cartílago Meckeli**

*Forma del cartílago infrarostralis.* La forma del *cartilago infrarostralis* varía entre los géneros de las ranas venenosas, debido que su parte medial (hacia la *sínfisis elástica*) y sus extremos laterales varían en altura o grosor. Estas diferencias en forma del *cartilago infrarostralis* son bien notables y no varían entre estadios de desarrollo. Ni Haas (1995) ni de Sá y Hill (1998) mencionaron esta variación.

Fuera de Dendrobatidae, tanto las especies del grupo hermano, como las del grupo ajeno tienen una *cartilago infrarostralis* más delgado medialmente (hacia su *sínfisis*) que sus extremos laterales, los cuales son más altos (Figura 21E), compartiendo esta característica con las especies de la familia Dendrobatidae, excepto con *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* quienes poseen *cartilago infrarostralis* medialmente más alto que sus extremos laterales, los cuales son delgados.

*Processus ventromedialis del cartílago Meckeli.* Como fue descrito en los dendrobátidos, el *processus ventromedialis* del *cartilago Meckeli* está dividido en dos extremos (interno y externo), donde se asienta el *cartilago infrarostralis*. En *Epipedobates* el extremo externo del *processus ventromedialis* es bien extendido anteriormente, superando la articulación entre el *cartilago Meckeli* y *cartilago infrarostralis*; a diferencia, en todas las larvas de las demás especies de ranas venenosas e igualmente en Hyloidae, Bufonidae y Leiuperinae el extremo externo es corto o bajo, sin superar la articulación entre el *cartilago Meckeli* y *cartilago infrarostralis*. Para determinar la característica esta debe ser observada en vista ventral y lateral.

Tanto en Haas (1995) como en de Sá y Hill (1998) no fue notada la diferencia, a pesar de incluir larvas del género *Epipedobates*.

### **Aparato hyobranchial**

*Processus anterolateralis hyalis del ceratobranchial.* Haas (1995) y de Sá y Hill (1998), dicen que el *processus anterolateralis hyalis* es faltante o ausente en el *ceratobranchial* de *Dendrobates tinctorius* y *D. auratus*, respectivamente; además, Haas describe esta característica como un estado alterno a la presencia del *processus anterolateralis hyalis* (pag.255; carácter 4) y de Sá y Hill sostienen esta condición como una característica única compartida para *Dendrobates* (1998: 209); sin embargo, en las observaciones aquí

realizadas, esta condición también es compartida con las especies de *Ranitomeya* y *Oophaga*, pero el proceso evidentemente es muy bajo, como una baja y amplia curvatura del margen anterior del *ceratohyal*, más no, es ausente. Las demás especies de dendrobátidos poseen un notable *processus anterolateralis hyalis*, el cual es una característica común y presente en las especies de grupo ajeno de la familia Bufonidae y la subfamilia Leiuperinae y la especie del grupo hermano del género *Crossodactylus*, excluyendo *Hylodes nasus* (Figura 19D) que también tiene una proceso muy bajo, igual que *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*.

*Margen externo del processus anterolateralis hyalis del ceratobranchial.* Exactamente en las base del margen externo del *processus anterolateralis hyalis* de las larvas de *Aromobates* aff. *saltuensis* es evidentemente convexo o en un renacuajo desarrolla proyecciones anteriores. En el mismo sitio, las demás especies del grupo de propio (Dendrobatidae) tienen un margen cóncavo y ninguna de las especies presentó proyecciones anteriores. Por otra parte su *processus anterolateralis hyalis* es claramente proyectado anteriormente con una terminación acuminada.

Las especies del género *Chaunus* (*C. marinus* (Figura 22C) y *C. humboldti*) en sus estadios avanzados y tardíos (33–39 o 35–40, respectivamente) muestran en la parte más anterior del margen externo del *processus anterolateralis hyalis*, no en la base, una leve sinuosidad, que produce un margen apenas convexo o una aparente margen anterior recto del *processus anterolateralis hyalis* y su base es cóncava o recta. Los estadios tempranos y/o previos de ambas especies (26–31 y 26–33, respectivamente) muestran todo su margen externo recto. Igualmente, en ninguna de estas dos especies se observó proyecciones anteriores. Contrastando con las larvas de *Aromobates* aff. *saltuensis*, las diferencias encontradas (posición y forma) sugieren que estas condiciones no son las mismas (comparar Figura 14 y 22C).

Por otro lado, en las especies del grupo hermano (Hylodidae) y las demás de especies de Bufonidae y en todos los Leiuperinae observados, el margen externo del *processus anterolateralis hyalis* es recto o cóncavo.

*Desarrollo del processus de la crista lateralis hyalis del ceratohyal.* Haas (1995) describió un *processus* prominente de la *crista lateralis hyalis* para *Dendrobates tinctorius*; sin

embargo, no describió la condición en las otras especies. En *D. auratus* de de Sá y Hill (1998: Fig. 2b) también se encuentra este prominente proceso el cual es alargado anteriormente. Este prominente proceso también lo presentan las larvas de los dos *Dendrobates* evaluados (*D. truncatus* y *D. auratus*) y observando los diferentes estadios de desarrollo, el proceso no presenta variación (siempre es prominente) en estas dos especies. En las demás especies de dendrobátidos empleadas en este trabajo, el proceso también es presente, pero este es bajo desde estadio 30 o 31 hasta los estadios tardíos, sin aumentar de tamaño y en los estadios previos hay una cresta de cartílago.

Las especies del grupo hermano (Hylodidae) y ajeno (Bufonidae y Leiuperinae, Figura 21C) exhiben un *processus de la crista lateralis* bajo. Solo *Crossodactylus gaudichaudii* presentó variabilidad a través de los estadios (cresta sin proceso en 25 – 29 y cresta con proceso bajo en 33 y 34), a diferencia de todas las demás especies de Bufonidae y Leiuperinae quienes presentan un proceso bajo acompañado de la cresta desde sus estadios tempranos.

*Condylus articularis del ceratohyal*. Todas las larvas de Dendrobatidae poseen un *condylus articularis* en forma parecida a una L, puesto que su extremo interno es direccionado anteriormente, el cual comúnmente se observa en vista ventral a través del *processus lateralis del ceratohyal*, ya que este es de un tamaño moderado. Pero también puede ser corto y no visible en vista ventral (p.ej., *Epipedobates*) ya que no sobresale y es cubierto por el *processus lateralis del ceratohyal*.

Fuera de Dendrobatidae, dos especies (*Chaunus marinus* (Figura 22C) y *Rhinella* sp.A) poseen la condición de *Epipedobates*, mientras que las demás especies, tienen un extremo interno moderado, visible y/o sobresale del *processus lateralis del ceratohyal*.

Por otro lado, el extremo externo del *condylus articularis* corre paralelo al *processus lateralis del ceratohyal*, por lo que no es visible a través del *processus lateralis del ceratohyal* desde una vista ventral, lo cual se cumple en la mayoría de las especies del grupo de interés, el grupo hermano y ajeno; en cambio, en *Ameerega* el extremo externo si es visible y/o sobresale a través del *processus lateralis del ceratohyal*, dado el ángulo de orientación de su *condylus*.

*Copula anterior.* La *copula anterior* fue afectada por la pigmentación del azul de alcian en las larvas y especies de Dendrobatidae, Hylodidae, Bufonidae y Leiuperinae observadas en este trabajo, especialmente en renacuajos que llevan más de 10 años de preservados; razón por la cual, no es posible analizar la variación de la *copula anterior*. La dificultad de observación de esta estructura también fue notada por Haas (1995), a pesar de esto, él formuló este carácter con dos estados (p. 255) e infirió que puede haber variabilidad intraespecífica en Dendrobatidae. de Sá y Hill (1995) no reporta al respecto de la *copula anterior* para *Dendrobates auratus*.

*Tamaño de la copula posterior del ceratohyal.* Inicialmente, la *copula posterior* guarda su forma y tamaño a través de los estadios de desarrollo en los dendrobátidos, igualmente para la *pars reuniens*, de esta forma, la *copula posterior* larga de cuatro especies de *Allobates* es dos veces la longitud de la *pars reuniens*, pero en el resto de dendrobátidos (incluidos tres especies de *Allobates* evaluadas) es más o menos igual a la *pars reuniens*. Por otra parte, una especies de Hylodidae (*Crossodactylus gaudichaudii*), tres Leiuperinae (*Engystomops pustulosus* (Figura 20F), *Physalaemus fischeri* y *Pseudopaludicola boliviana* (Figura 21C)) y un Bufonidae (*Chaunus humboldti*) también muestran una *copula posterior* larga, pero esta representa 1.5 veces la longitud de la *pars reuniens*. Las demás especies del grupo hermano y grupo ajeno de los dendrobátidos tiene una *copula* aproximadamente igual a la *pars reuniens*.

*Processus anterior branchialis del ceratobranchial I.* Como fue descrito, el *processus anterior branchialis* (PAB) de las larvas de las especies de Dendrobatidae evaluados, está conformado por una lámina y un proceso. La lámina está presente en todos los estadios y las especies revisadas, pero el proceso varía desde indistinto hasta notable entre especies. El proceso del PAB únicamente fue variable entre poblaciones de *Rheobates palmatus* (proceso del PAB indistinto poblaciones de Villavicencio-Meta y proceso notable en las poblaciones de Cundinamarca y Santander); sin embargo, citando la hipótesis que dentro de *R. palmatus* hay diferentes especies (Bernal *et al*, 2005, Anganoy-Criollo 2010), esta variación en Dendrobatidae es de tipo interespecífica.

Haas (1995) describe la presencia del PAB en las siete especies, pero en su figura 3b de *Phyllobates bicolor* se puede observar el proceso y la lámina conformando el PAB, igualmente, de Sá y Hill (1998) describen una PAB agudo. En el grupo hermano y ajeno

revisado en este trabajo, todas las especies tiene la lámina, pero la codificación del proceso es ambigua, puesto que en algunas especies (*Engystomops pustulosus*, *Physalaemus fischeri*, *Pseudopaludicola boliviana*, *Chaunus marinus* y *C. humboldti*), el proceso es muy bajo o aparentemente indistinto, lo cual dificulta la codificación del estado, aunque ninguna presento un proceso notablemente curvado medialmente.

De esta forma, la variación encontrada en el grupo interno, entre un proceso indistinto contra un proceso notable del PAB podría sugerir que el proceso es independiente de la lámina; además, la condición expresada en la mayoría de dendrobátidos, PAB como una lámina con un proceso notable curvado medialmente, no fue identificado fuera de Dendrobatidae (Hylodidae (Figura 19D), Bufonidae (Figura 22C) y Leiuperinae (Figura 21C)) ya que en estas especies el proceso del PAB fue bajo o apenas notable a indistinto; no obstante, esta condición de algunos dendrobátidos fue reportada para *Leptodactylus* por Larson y de Sá (1998: 297). Adicionalmente, la ambigüedad impresa por las condiciones observadas en el grupo ajeno aluden a precaución y cautela con las codificación del (estado de) carácter. Esta ambigüedad también es producto de una inadecuada definición del PAB, puesto que es evidente que no hay distinción entre una proceso y una lámina (p.ej., comparar Haas 1995 y 1997).

*Ceratobranchial II y III (CB)*. En todos los renacuajos de las ranas venenosas evaluadas, el CBII y el CBIII están libres y no son fusionados al *planum hypobranchiale*, anteriormente; además, entre el CBII y el CBIII está la *commissura proximalis*, la cual en estas ranas es abierta y no fusionada (= *commissura proximalis rudimentaria*) sin presentar una *commissura proximalis* completa (i. e., fusionada, que une el CBII con el CBIII proximalmente); además, en los dendrobátidos la *commissura proximalis* es ausente entre CBI–II y el CBIII–IV. Esta condición fue descrita por Haas (1995) y seguida por de Sá y Hill (1998).

En Hylodidae (grupo hermano), Bufonidae y Leiuperinae (grupo ajeno) se encontró una amplia variación respecto a la relación entre CBII y el CBIII con el *planum hypobranchiale*: El CBII y el CBIII no son fusionados al *planum hypobranchiale* en *Physalaemus fischeri*, *Engystomops pustulosus*, *Pseudopaludicola pusilla*, *Ps.boliviana*, *Chaunus marinus* y en *Dendrophryniscus minutus*. Otras especies presentan los dos *ceratobranchialia* (CBII y CBIII) o al menos un CB fusionado al *planum*; así, en *Crossodactylus gaudichaudii* e *Hylodes nasus* presentan el CBII fusionado al

*hypobranchial* I (no al *planum hypobranchiale*) y el CBIII al *planum hypobranchiale*, pero dos bufónidos (*Rhaebo glaberrimus* y *Rhinella* spA) y un leiupérido (*Pleurodema brachyops*) tienen el CBII anteriormente libre y el CBIII fusionado al *planum*; no obstante, en *Rhinella* spA el CBII está en contacto con el *hypobranchial* I. En *Chaunus humboldti* se detectó variación ontogenética en la fusión del CBII y el CBIII, puesto que en el estadio 26 el CBII y el CBIII son fusionados al *hypobranchial* I y al *planum*, respectivamente, y desde el estadio 28 a 40 ambos CBs son libres y no fusionados.

En resumen, respecto a la relación entre el CBII y el CBIII con el *planum hypobranchiale*, primero se resalta y se aclara que el CBII está fusionado anteriormente con el *hypobranchial* I y no con el *planum hypobranchiale*; segundo, la variación ontogenética observada en *Chaunus humboldti*, donde el CBII y el CBIII son fusionados anteriormente y después son libres del *hypobranchial* I y del *planum hypobranchiale*, niega de momento la independencia de ambos estados (i.e., CBII fusionado al *hypobranchial* I y CBIII fusionado al *planum hypobranchiale* de la condición CBII y CBIII anteriormente libres); y tercero, dada la variación interespecífica en el grupo ajeno, donde el CBII es libre anteriormente y el CBIII es fusionado al *planum hypobranchiale*, sugiere que cada CB (II y III) es independiente el uno del otro, es decir que cada uno de ellos representa un carácter independiente con sus respectivos estados.

Respecto a la *commissura proximalis* del CBII y del CBIII en el grupo hermano y ajeno, hay una verdadera *commissura* en *Hylodes nasus*, *Crossodactylus gaudichaudii*, *Physalaemus fischeri*, *Chaunus humboldti* y *Rhinella* spA, y la *commissura* es rudimentaria en *Engystomops pustulosus*, *Pseudopaludicola pusilla*, *Ps.boliviana*, *Pleurodema brachyops*, *Chaunus marinus*, *Dendrophryniscus minutus* y *Rhaebo glaberrimus*. En *Rhinella* spB no se pudo determinar la característica por inadecuada pigmentación de los CB. Sin embargo, en el grupo hermano y ajeno se observa que: (1) en las especies con verdadera *commissura proximalis*, además de estar uniendo el CBII con el CBIII, esta está fusionada con el *processus lateralis hyalis* o (2) en las otras especies que tienen *commissura proximalis* rudimentaria (es decir no fusionada entre el CBII y el CBIII), el *processus lateralis hyalis* está fusionado a la *commissura* rudimentaria de CBII. Estos datos colocan en duda la homología planteada del carácter *commissura proximalis* (verdadera o rudimentaria) como fue planteada por Haas (1995), ya que surge la pregunta si la *commissura proximalis* (verdadera o rudimentaria) y su unión o no con el



*processus lateralis hyalis* son un único carácter con sus diferentes estados o si constituyen caracteres independientes con sus respectivos estados. Por otro lado, la *commissura proximal* (completa o rudimentaria) fue ausente en los otros CB (i.e., CB I–II, CB III–IV) del grupo hermano y ajeno.

Una diversa variación de la fusión anterior del CBII y III y sus *commissurae proximales* fue destacada para Anura por Haas (1995), quien posteriormente describió esta variación en los años siguientes (Haas 1996: 121–123 y 1997: Fig. 12). Todas las observaciones proporcionadas en este trabajo, además de las realizadas por Haas (1995, 1996, 1997) permiten identificar la alta complejidad de la variación de los *ceratobranchialia*, sus *commissurae proximales* y su relación con el *planum hypobranchiale*, para lo cual es necesario detalladas descripciones que incluyan su variación (ontogenética, intra- e interespecífica) por medio de otras técnicas de observación (p.ej., cortes de secciones seriales) como fue sugerido previamente por Haas (1995), para determinar los caracteres, sus estados y su homología.

*Processus branchialis del ceratobranchial II y III.* Como fue descrito por Haas (1995) y de Sá y Hill (1998), los *processus branchialis* del CBII y CBIII de todas las especies de Dendrobatidae son dirigidos entre sí, pero no fusionan. Además, no hay *processus branchialis* en otros *ceratobranchialia* (I–II, III–IV). En Hylodidae, en todos los Bufonidae y la mayoría de Leiuperinae los *processus branchialis* del CBII y CBIII no están fusionados entre sí; únicamente en *Pleurodema brachyops* (Leiuperinae) hay fusión entre los *processus branchialis* del CBII y CBIII. Esta fusión también ha sido descrita en *Pleurodema thaul* (Barraso et al, 2012) y *Pl. kriegi* (Haas 2003).

*Fusión o no entre la parte flexible posterior del planum con la espícula IV.* Tanto Haas (1995) como de Sá y Hill (1998) describen que el CBIV no es fusionado a la parte posterior flexible del *planum hypobranchiale* en *Dendrobates tinctorius* y *D. auratus*; no obstante, Haas planteo la incertidumbre de la naturaleza de la parte posterior flexible del *planum* en relación a la *espícula* del CBIV (i.e., si esta parte posterior flexible es equivalente a la *espícula* IV). Posteriormente, de Sá y Hill concluye que la *espícula* IV es reducida y está unida al CBIV y que también se presenta la parte posterior flexible del *planum hypobranchiale*, en *D. auratus* postulando su independencia; sin embargo, la parte posterior flexible es de homología desconocida.

En las larvas de *Dendrobates auratus* y *D. truncatus* revisadas en este trabajo, es evidente que el CBIV posee en la parte más anterior una pequeña *espicula*–*espicula* IV, la cual no está fusionada al *planum hypobranchiale*; además, en la parte posterior del *planum* hay un pequeño y delgado cartílago–la parte posterior flexible del *planum* que está unida por algunas células débilmente pigmentadas (azul de alcian) al *planum hypobranchiale*. Esto concuerda con las observaciones de de Sá y Hill. Adicionalmente, en *Ranitomeya minuta* y en *R. ventrimaculata* dado que la *espicula* IV es parcialmente fusionada a la parte posterior flexible del *planum* se observa la dos estructuras independiente la una de la otra; en las demás *Ranitomeya* (*R. fulguritus* *R. virolinensis* y *R. opisthomelas*), la fusión es total y no se puede diferenciar la *espicula* de la parte posterior flexible del *planum*, quien se fusiona al *planum hypobranchiale*, al igual que en todas las demás especies y géneros de Dendrobatidae. Tanto la fusión o no del CBIV al *planum hypobranchiale* no varían a través de los estadios Gosner.

Igualmente, en ambas especies de grupo hermano (*Crossodactylus gaudichaudii*, estadios 25–34 e *Hylodes nasus*, 25 y 26) y en todas las especies de Leiuperinae, el CBIV por medio de su *espicula* IV está fusionado a la parte posterior del *planum* (a su parte posterior flexible?), sin evidente variación a través de los estadios evaluados (teniendo en cuenta que en Hylodidae no se tiene estadios tardíos, desde estadio 35 en adelante). En las especies de Bufonidae, hay variación en cuanto a estas estructuras; por ejemplo, en los estadios 26–28 de *Chaunus marinus* y en estadio 31 de *Rhinella* sp.A, el CBIV está unido a la parte posterior del *planum* por la *espicula* IV, pero entre el CBIV y su *espicula* IV hay una tejido transparente (azul de alcian negativo), después en estadio 33–39 (Figura 22C) y estadio 33–38 respectivamente, la *espicula* IV es separada del *planum* (*Chaunus marinus*) o apenas unida al *planum* (*Rhinella* sp.A) y en ambos casos la *espicula* IV está separada del CBIV y no hay evidencia de una parte posterior flexible. En la otras especies de Bufonidae, *Chaunus humboldti* (estadio 26–40), *Dendrophryniscus minutus* (estadio 27–39) (Figura 24), *Rhaebo haematiticus* (estadio 34–39) y *Rhinella* sp.B (estadio 27–38), el CBIV es separado de la su *espicula* IV y la *espicula* es débilmente unida al *planum* e igualmente no hay evidencia de una parte posterior flexible.

Dada esta variación, si se asume que todos los dendrobátidos tiene parte posterior flexible, la fusión o no del CBIV, es entre su *espicula* IV (–quien está unida al CBIV) y la

parte posterior flexible, y no con el *planum hypobranchiale* directamente, ya que quien se une al planum es la parte posterior flexible; sin embargo, esta afirmación puede ser rechazada si se demuestra que no hay parte posterior flexible en los dendrobátidos que presentan fusión, es decir, en este momento desconocemos el homólogo alterno de la parte posterior flexible en Dendrobatidae. Mientras que en Hylodidae y Leiuperinae no se tiene la seguridad de la presencia de la parte posterior flexible. Además, en el caso de Bufonidae, aparentemente ausentan de parte posterior flexible y la *espícula* IV está unida al *planum*, pero su CBIV es libre de la *espícula* IV (excepto en algunos estadios de *Chauna marinus* y *Rhinella* sp.A).

*Ceratobranchial* IV. En la parte más anterior del borde externo del *ceratobranchial* IV (CBIV) de *Aromobates* aff. *saltuensis* hay un proceso que es direccionado hacia el CBIII. En el CBIV, este proceso está a la altura y en el mismo lugar donde están los procesos de la *commissura proximalis* del CBII y CBIII; por lo tanto aquí, es interpretado como proceso de la *commissura proximalis* (= *commissura* vestigial o rudimentaria de Haas 1995). Todas las demás larvas de las especies de ranas venenosas observadas aquí, no poseen este proceso y en ellas este borde es relativamente liso. Así mismo, las especies de Hylodidae (Figura 19D), Bufonidae (Figura 22C, 24) y Leiuperinae (Figura 20F, 21C) no tienen *commissura proximalis* ni procesos (o *commissura proximalis* vestigial) entre el CBIV y el CBIII.

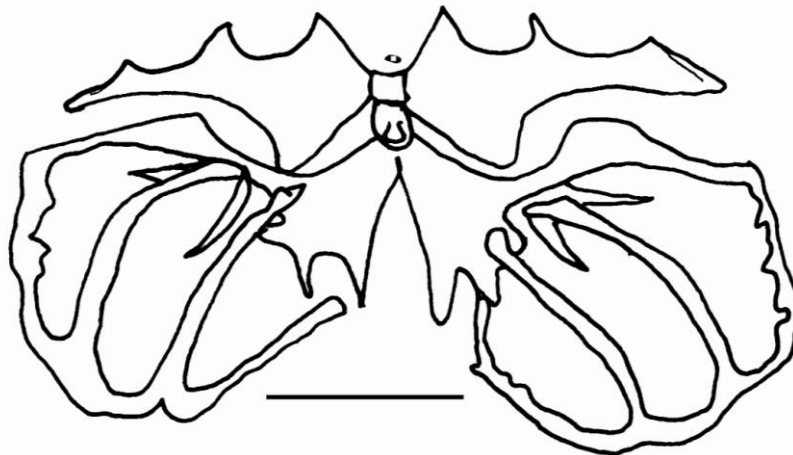


Figura 24. *Apparatus hyobranchialis* (cara ventral) de *Dendrophryniscus minutus* (estadio 36, ICN 54915), donde se muestra la relación entre el *ceratobranchial* IV y el *planum hypobranchiale*. Línea igual a 1 mm.

Estas observaciones son concordantes con lo reportado por Haas (1995: 259), ya que él describe la ausencia de *commissura proximalis* entre el CBIII y IV para la siete especies de dendrobátidos y también para *Bufo regularis* (ahora *Amietophrynus regularis*) y otros géneros (para confirmar ver Haas 1995). de Sá y Hill (1998) no describen la presencia o no de la *commissura proximalis* entre CBIII y CBIV para *Dendrobates auratus*; sin embargo, las larvas de *D. auratus* empleadas en este trabajo no tienen *commissura* entre CBIII y CBIV.

Adicionalmente, a la mitad del en el margen externo del CBIV, hay una proyección de cartílago interna larga que forma una “Y” con el CBIV y está dirigida hacia el CBIII, pero no fusionada con este. Esta condición fue presente en *Allobates trilineatus*, *A. talamancae*, *A. juanii*, *A. marchesianus* y *A. femoralis*. En el otro lado, esta proyección es desde pequeña hasta muy baja en las demás especies de dendrobátidos observados. Igualmente esta última condición es la característica común fuera de grupo de estudio, en Hyloidae, Bufonidae y Leiuperinae (Figura 19D, 20F, 22C).

## **3.2. Análisis de caracteres del condrocáneo con potencial información filogenética para la familia Dendrobatidae y sus pruebas de homología**

### **3.2.1. Discusión de los caracteres previamente propuestos por Haas (1995) y de Sá y Hill (1998) para Dendrobatidae (Dendrobatoidea de Grant *et al*, 2006)**

Como ha sido resaltado anteriormente, solo dos trabajos describen la anatomía del condrocáneo de algunas especies de dendrobátidos. El primer trabajo, Haas (1995) describe el condrocáneo de siete especies (*Colostethus nubicola*, *C. subpunctatus*, *Dendrobates tinctorius*, *Epipedobates anthonyi*, *E. boulengeri*, *E. tricolor* y *Phyllobates bicolor*) y postula una combinación de 26 caracteres que presentan las larvas de las ranas venenosas, más seis caracteres con dos estados (1995: 255). El segundo trabajo, realizado por de Sá y Hill (1995) describió la larva de *Dendrobates auratus* y empleo las larvas de *Epipedobates anthonyi* para comparar el desarrollo esquelético, e igualmente, apoyándose en los resultados y caracteres de Haas (1995), ellos proponen cuatro caracteres derivados compartidos para el género *Dendrobates*.

Con base en la descripción y en el análisis de la variación presentada en este trabajo (sección 4.1.1 y 4.1.2) a continuación se evalúa los caracteres propuesto por Haas (1995) y de Sá y Hill (1998); sin embargo, el carácter 7 (*arteria ophtalmica magna* a través del *foramen oculomotorium*), 9 y 10 (respecto a *foramina acústicas*), 19 y 20 (referentes a ligamentos) y carácter 25 (primeros huesos craneales en formarse) de la lista de Haas no fueron evaluados, porque la técnica y/o método de preparación de especímenes (especímenes transparentados-doblemente pigmentados) son inadecuados y no permite observar con confianza estos caracteres.

A continuación se enlista los caracteres de Haas (1995) y de Sá y Hill (1998) evaluados, siguiendo el orden propuestos por ellos.

**1. Carácter 1. *Cartilago suprarostralis* cuadripartito, par alaris y pars corporis ambos articulando con el cornu trabeculae y distalmente separados**

Esta es una combinación de al menos tres caracteres referentes al *cartilago suprarostralis* y su relación con el *cornu trabeculae*: 1) *cartilago suprarostralis* cuadripartito, 2) *cartilago suprarostralis* articulado a los *cornua trabeculae* por la *pars corporis* y *pars alaris* y 3) relación distal entre la *pars corporis* y *pars alaris*. Un *cartilago suprarostralis* cuadripartito es una condición general para Dendrobatidae y compartida con Hylodidae, Bufonidae, Leiuperinae, Leptodactylidae; por lo tanto, no es informativa para las relaciones internas de Dendrobatidae.

La mayoría de las especies de dendrobátidos tienen articulado el *cartilago suprarostralis* al *cornu trabeculae* por medio de la *pars corporis* como de la *pars alaris*, igualmente para la mayoría de especies del grupo ajeno revisado, incluyendo ambas especies de Hylodidae, todos los Bufonidae y parte de Leiuperinae, puesto que *Engystomops pustulosus*, ambos *Pseudopaludicola* (*P. boliviana* y *P. pusilla*) y *Pleurodema brachyops* el *cartilago suprarostralis* esta unido solo por la *pars alaris*. Otra excepción fue encontrada en *Ameerega*, ya que el *cartilago suprarostralis* está articulado al *cornu trabeculae* solo por la *pars corporis*, mientras que su *pars alaris* no está en contacto. Estos últimos dos tipos de articulación (solo por *pars corporis* o solo por *pars alaris*) demuestran la independencia de cada condición como caracteres distintos; no obstante, la articulación únicamente por medio de la *pars corporis* la presentan todas las larvas de

las ranas venenosas y otras especies fuera de esta familia, lo cual no permite dilucidar relaciones dentro del grupo interno, es decir no es variable, pero *pars alaris* articulando o no el *cartilago suprarostralis* a los *cornua trabeculae* si es variable en la familia de las ranas venenosas, el cual es evaluado posteriormente (ver sección 4.2.2, carácter 2)

En cuanto a la separación distal/ventral de la *pars corporis* y de la *pars alaris* no fue la característica común para todos los dendrobátidos como lo describió Haas (1995). Otras dos condiciones fueron identificadas (partes distalmente cercanas y fusionadas) en la superfamilia lo cual permite formular un carácter para la relación distal/ventral entre la *pars corporis* y la *pars alaris* (ver sección 4.2.2, carácter 7).

### 2. Carácter 2. *Masa de tejido adrostral presente*

La presencia o ausencia de la masa de tejido adrostral (ATM, adrostral tissue mass) en dendrobátidos fue ampliamente variable (entre estadios, dentro y entre especies y/o géneros), debido a la poca afinidad del azul de alcian con esta estructura y por la dificultad de observar el ATM en especímenes transparentados y doblemente tinturados, lo cual impidió determinar el tipo de variación del ATM. No obstante, el ATM fue presente en al menos una larva y/o una especie de cada género de ranas venenosas evaluado aquí. Este efecto de la técnica empleada para la observación del condrocáneo también se presentó en el grupo hermano y ajeno. La imposibilidad de identificar el tipo de variabilidad en Dendrobatidae no permite inferir con seguridad si este es un carácter informativo filogenéticamente para las relaciones de las ranas venenosas, por lo tanto no es evaluado en el presente trabajo.

### 3. Carácter 3. *Cornua trabeculae cortos*

Como fue demostrado, la longitud de los *cornua trabeculae* de los dendrobatidos varía ampliamente, desde muy cortos hasta largos, a diferencia de lo descrito por Haas (1995), quien consideró que los dendrobátidos tienen *cornua trabeculae* cortos. Así mismo, esta variación también se presentó en el grupo ajeno (ver sección 4.1.2, *cornu trabeculae*). Aunque podría establecerse rangos en la longitud de los *cornua trabeculae* para establecer estados de carácter, fue evidente que no existió discreción entre los rangos morfométricos, puesto que estos se sobrelapan (ver descripción y contrastar) y por lo tanto el carácter no es descartado. Es de anotar que *Oophaga histrionica* tiene los *cornua trabeculae* más cortos entre los dendrobátidos.

**4. Carácter 4. *Processus lateralis trabeculae* presente**

El *processus lateralis trabeculae* está presente en todas las larvas de Dendrobatidae, Hylodidae, Bufonidae y Leiuperinae, empleadas en este trabajo. Bilate *et al* (2012) reportan la ausencia para *Hylodes ornatus*; sin embargo, en *Hylodes nasus* el *processus lateralis trabeculae* es bien notable al igual que en *Crossodactylus gaudichaudii* (Larson y de Sá 1998; obs. pers.). La presencia y/o ausencia de este proceso debe ser estudiada en *Hylodes* y la familia Hylodidae. Para Dendrobatidae este proceso es no informativo para sus relaciones internas, ya que no es variable.

**5. Carácter 5. *Cartilago orbitalis* bajo, aun en estadios avanzados**

Dado que el *cartilago orbitalis* bajo de los dendrobátidos no es variable en altura en las larvas de las ranas venenosas y esta condición es compartida con dos especies del grupo hermano Hylodidae (*Hylodes nasus* y *Crossodactylus gaudichaudii*), entonces el carácter no es informativo para las relaciones dentro del grupo interno y por lo tanto es excluido.

**6. Carácter 6. *Foramen trochleare anterodorsal* al *foramen opticum***

Todos los renacuajos de las especies observadas de Dendrobatidae, Hylodidae, Bufonidae y Leiuperinae tienen un *foramen trochleare* anterodorsal al *foramen opticum*, por lo cual el carácter no es informativo. El carácter necesita examinación y confirmación del estado en las especies que presentaron *cartilago orbitalis* no desarrollado/pigmentado (*Allobates marchesianus*, *A. femoralis*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*) o un *cartilago orbitalis* pigmentado parcialmente (*Epipedobates boulengeri* y *Rhaebo glaberrimus*).

**7. Carácter 8. *Commissura praefacialis* ausente**

Todos los dendrobátidos, al igual que muchos de los anuros ausentan de *commissura praefacialis*. Haas (1995) basado en los trabajos de Pusey (1943), Van Eeden (1951) y Sokol (1975, 1981), sostiene que la *commissura praefaciales* únicamente está presente Leiopelmatidae, Discoglossidae y en urodelos. Dado que la *commissura* es ausente y no variable en dendrobátidos y las otras tres familias analizadas, el carácter fue excluido del análisis.

**8. Carácter 11. *Processus anterolateralis* de la *capsula auditiva* presente**

El *processus anterolateralis* de la *crista parotica* de la *capsula auditiva* es presente en todas las especies de Dendrobatidae evaluadas, desde sus estadios tempranos, sin

variar a través de los estadios larvarios. Además todas las especies del grupo hermano (Hylodidae) y ajeno (Bufonidae y Leiuperinae) revisadas tienen el *processus anterolateralis*, aunque en algunas especies si es variable a través de los estadios (*para confirma ver sección 4.1.2*). Este carácter, presencia del *processus anterolateralis* de la *crista parotica* de Haas (1995), es descartado de este análisis, ya que no es variable y por los tanto no es informativo para las relaciones internas de Dendrobatidae. Por otra parte se recomienda evaluar la variabilidad de este proceso en los renacuajos de vida libre o la fase larvaria (de Gosner 1960) de las distintas especies, para evitar codificaciones ambiguas u erróneas.

#### 9. Carácter 12. *Processus oticus larvario ausente*

En las especies de las cuatro grupos de ranas evaluadas aquí (Dendrobatidae, Hylodidae, Leiuperinae y Bufonidae), el *processus anterolateralis* de la *crista parotica* no es fusionado/ni está en contacto con la curvatura posterior del *palatocuartado*, sin formar *processus oticus larvario*. De esta forma, el proceso no es informativo para las relaciones internas de Dendrobatidae.

#### 10. Carácter 13. *Commissura quadratoorbitalis ausente*

Los distintos tipos de "*commissura quadratoorbitalis*" descritos en las especies empleadas en este trabajo, tanto en el grupo propio como en el grupo ajeno, niegan la homología de las *commissurae* observadas, y además, demuestran que este aparente único carácter, es un complejo de caracteres con sus respectivos y propios estados. Por esta razón, con la información disponible, dada la ambigüedad de la homología y el desconocimiento de los estados de carácter, este es excluido del análisis hasta que nueva evidencia sea disponible.

Es de resaltar, que en Dendrobatidae la condición fusión entre la punta del *processus antorbitalis* con la punta del *processus muscular quadrati* y *ligamentum tectum*, sin condricar, por debajo de esta fusión, solo se encuentran en dos especies de *Ranitomeya* (*R. opisthomelas* y *R. virolinensis*).

#### 11. Carácter 14. *Taenia tecti transversalis* y *medialis vestigiales*

Como fue demostrado, el desarrollo de los *taeniae* (*taenia tecti transversalis*–TTT y *taenia tecti medialis*–TTM) en los dendrobátidos (al menos de cuatro especies) y en las



dos especies del grupo hermano (Hylodidae) y todas las especies del grupo ajeno (Bufonidae y Leiuperinae) está afectado por el desarrollo ontogenético en los estadios larvarios. Es claro que las especies en sus estadios iniciales o tempranos ausenten o tengan una TTT y TTM vestigial, los cuales se desarrollaran hasta ser (Hylodidae, Bufonidae y Leiuperinae) o no (Dendrobatidae) *taeniae* completos. Además, el momento de aparición/pigmentación de los *taeniae* varía en los estadios y es particular para cada especie, apareciendo primero el TTT y después el TTM en las ranas venenosas. Esto demuestra que (1) el TTT es independiente del TTM y que (2) ambas estructuras están afectadas por heterocronía, es decir que la condición 'vestigial' es un paso en el desarrollo larvario de los anuros del neotrópico (Dendrobatidae, Hylodidae, Bufonidae Leiuperinae y Hemiphractydae, Hylidae) y que hay diferentes momentos de aparición y distintas tasas de desarrollo de este carácter.

Con base en lo anterior, el carácter de Haas (1995) debe ser independizado para cada *taeniae* y su variación ontogenética debe ser estudiada detalladamente para determinar su desarrollo, y aunque aquí se dispone de información para un buen número de taxones, la limitación con respecto a series ontogenéticas más o menos completas en el grupo interno es grande.

Haas (2003) recomendó que una adecuada codificación de los estados en los estadios tardíos, pero dado que no se ha descrito el condrocáneo de muchas especies de dendrobátidos (al igual en Anura) y se desconoce el patrón de variación de estas estructuras; por lo tanto, comparar y codificar los estados de carácter en estadios tardíos será prematuro confuso y ambiguo.

## 12. Carácter 15. *Suspensorium intermedio*

En el sentido de Sokol (1981), como fue definido por Haas (1995) para los dendrobátidos, todas las ranas venenosas tienen un *suspensorium* más o menos al nivel del *foramen oculomotorium* (o *suspensorium* intermedio), ya que el sitio de inserción del *processus ascendens* es comparado con la altura de la *pila antotica*. No obstante, una observación detallada de diferentes estadios de desarrollo y de varias especies muestran que: primero, el *processus ascendens* está unido a la parte posterodorsal del *trabeculae cranii* en Dendrobatidae, dos Hylodidae, cinco Leiuperinae y seis Bufonidae, y en segundo lugar, su posición varía respecto al *foramen oculomotorium*.

Variación ontogenética y variación interespecífica se presentan en Dendrobatidae, en el grupo hermano y el grupo ajeno empleados en este trabajo. La variación ontogenética, de primera mano, niega la independencia de los estados encontrados (*suspensorium* bajo o intermedio); no obstante, aunque existió la posibilidad de codificar el carácter para un rango de caracteres, como por ejemplo los estadios avanzados (estadios 36 en adelante), la diferente ruta o vía de transformación de un estado a otro en la ontogénea entre las tres especies del grupo propio (desde un *suspensorium* intermedio hasta *suspensorium* bajo) y un bufónido (desde un *suspensorium* bajo hasta *suspensorium* intermedio) sugiere diferencias en la identidad de un estado aparentemente compartido con el grupo ajeno (con base en el criterio auxiliar de ontogenia, ver Nelson 1978), es decir, que la aparente similitud (por posición) de un *suspensorium* bajo presente en el grupo propio y en el grupo ajeno, son resultado de procesos ontogenéticos diferentes y por ello el estado en cuestión no es equivalente entre grupos. En conclusión, estas observaciones plantean la ambigüedad en entre (*suspensorium* bajo e intermedio) y dentro (*suspensorium* intermedio del grupo interno y *suspensorium* intermedio del grupo ajeno) de los estados encontrados en el grupo interno y externo.

El carácter no fue evaluado por la incertidumbre de la variación y su patrón de variación, la ambigüedad de la homología y la aparente inclusión de varios caracteres en lo que actualmente se conoce como *suspensorium*.

### **13. Carácter 16. *Processus quadratoethmoidalis* presente**

El *processus quadratoethmoidalis* fue presente en la mayoría de ranas venenosas, característica compartida con el grupo hermano y ajeno. El proceso fue ausente en *Dendrobates auratus*, *D. truncatus*, *Ranitomeya minuta*, *R. fulgurita*, *R. ventrimaculata* y *Oophaga histrionica*. Debido a que la 'ausencia' no es un (estado de) carácter (cf. Nelson 1978, Eldredge y Cracraft 1980), este carácter es reformulado en términos de una proyección (= *processus quadratoethmoidalis*) o no sobre la mitad del margen anterior de la *commissura quadratocranialis* la cual está dirigida hacia el *processus lateralis trabeculae* (cf. ver 4.1.1 y 4.1.2). El carácter y sus estados son evaluados y analizados en la siguiente sección (ver sección 4.2.2, carácter 18).

**14. Carácter 17. *Curvatura posterior del palatoc cuadrado buscando más allá del nivel transverso de la pila antotica***

En este estudio se determinó que hay relación entre la dirección del *processus ascendens* y de la curvatura posterior de *palatoc cuadrado*, por lo que el carácter es considerado en términos del ángulo del *processus ascendens* respecto al eje horizontal. Además, se detecto variación ontogenética en *Phyllobates aurotaenia* y *Oophaga histrionica* de una dirección lateral (90°) a posterolateral con 95–110°, lo cual niega la independencia de ambos estados.

**15. Carácter 18. *Processus dorsomedialis, processus ventromedialis y processus retroarticularis del cartílago Meckeli presentes***

Todas las especies del grupo interno (Dendrobatidae) y del grupo hermano (Hylodidae) y ajeno (Bufonidae y Leiuperinae) tienen *cartilago Meckeli* con los tres procesos: *processus* (pr.) *dorsomedialis*, *pr. ventromedialis* y *pr. retroarticularis*, por lo cual no es variable y asimismo no informativo en las relaciones de parentesco del ranas venenosas. Es de considerar, que se detecto variación en la robustez y longitud del *cartilago Meckeli* de las ranas venenosas, pero debido a que no se pudo establecer estados discretos, no se cuantifico esta variación.

**16. Carácter 21. *Processus branchialis abierto***

Todos los Dendrobatidae, Hylodidae, Bufonidae y la mayoría de Leiuperinae (excepto *Pleurodema brachyops*) evaluados en este trabajo, tienen los *processus branchialis*, entre el CBII y el CBIII, abiertos y/o no fusionados entre sí; por lo cual, el carácter no es informativo para las relaciones de parentesco del grupo de interés, por esta razón no es evaluado aquí.

**17. Carácter 22. *Extremos proximales del ceratobranchial II y III libres***

Dos situaciones se describieron para este carácter a partir de los condrocraneos del grupo propio, hermano y ajeno. Por un lado, la variación ontogenética registrada en *Chaunus humboldti*, quien en estadio 26 presenta el CBII fusionada al *hypobranchial I* y el CBIII fusionado al *planum hypobranchiale* y posteriormente, desde el estadio 28 a 41 ambos *ceratobranchialia* son libres proximalmente, insinúa que ambos estados no son

independientes. Y por el otro lado, la variación interespecífica descrita en el grupo ajeno, donde se observa desde ambos CB (CBII y CBIII) fusionadas proximalmente, el CBIII únicamente fusionado al *planum* o ambos CB libres proximalmente (la condición de Dendrobatidae), insinúan que cada CB es un carácter independiente. Debido a estas observaciones opuestas, sugiero que el carácter debe ser evaluado nuevamente, pero con otras técnicas de observación (como secciones seriales), incluyendo renacuajos en estadios tempranos hasta la metamorfosis, las cuales permitan deducir con certeza cual es la situación de este carácter, es decir, si este carácter está sujeto a variación ontogenética o si es posible determinar estados de carácter o caracteres discretos en las especies. Sin estudios previos, considero que una evaluación de la homología de este carácter es prematura y riesgosa.

**18. Carácter 23. *Commissura proximal entre ceratobranchial II y III vestigial, todas las otras commissurae proximales* [i. e., sobre el *ceratobranchial* I–II y III–IV] *ausentes***

Una *commissura proximal vestigial*, además de ser la condición presente en larvas de Dendrobatidae, también fue registrada en los Leiuperinae *Engystomops pustulosus*, *Pseudopaludicola pusilla*, *Ps.boliviana* y en Pleurodema *brachyops* y en los Bufonidae *Chaunus marinus*, *Dendrophryniscus minutus* y en *Rhaebo glaberrimus*; en las demás especies, hay una verdadera *commissura proximal*. La condición es ambigua para *Rhinella* spB por inadecuada pigmentación del azul de alcian. Pero en el grupo ajeno, el *processus lateralis hyalis* se fusiona con la verdadera *commissura* o con la *commissura vestigial* del CBII. Debido a esta variación, surge la pregunta de cuál de los estados alternos (verdadera *commissura*, verdadera *commissura* fusionada con el *processus lateralis hyalis* o *commissura vestigial* del CBII fusionada con el *processus lateralis hyalis*) es o son homólogos a la *commissura rudimentaria* de Dendrobatidae? Esta pregunta retoma el problema si estas condiciones corresponden a mismo carácter o constituyen diferentes caracteres. Igual que para el anterior carácter, la *commissura proximal* del CBII y CBIII debe ser re-evaluado con otras técnicas de observación, para estudiar su variación ontogenética y principalmente dilucidar que estructuras o fusiones tienen correspondencia.

Además, como fue mencionado anteriormente, en todas las especies del grupo interno y el grupo ajeno la *commissura proximal* es ausente en los demás *ceratobranchialia* (I–II y III–IV), excepto en las larvas de *Aromobates* aff. *saltuensis* ya que poseen un proceso

sobre el *ceratobranchial* IV, dirigido hacia el *ceratobranchial* III que aquí es interpretado como *commissura proximal* vestigial sobre CBIV. Este carácter es evaluado en la siguiente sección por el método estricto.

Finalmente, es de anotar que el carácter 22 y 23 de Haas (1995), sin tener en cuenta las observaciones anteriores, no varían dentro de Dendrobatidae y las condiciones (*ceratobranchial* II y III proximalmente libres y *commissura proximal* del CBII y III vestigial o rudimentarias) son compartidas con el grupo ajeno, por lo tanto son condiciones plesiomórficas, la cuales no permiten identificar grupo naturales o monofiléticos dentro del grupo de estudio

**19. Carácter 24. *Processus anterior branchialis* presente**

El *processus anterior branchialis* en el sentido de Haas (1995) que es igual a lo que aquí se consideró como la lamina + el proceso (ver descripción para definición) sobre el *ceratobranchial* I es presente en todas las larvas de las ranas venenosas (Dendrobatidae) y también en las larvas ambos Hylodidae, los Bufonidae y los Leiuperinae observados. Dado que esta característica no varía en el grupo interno y es compartida y común en otras familias, el carácter no es informativo de las relaciones internas de Dendrobatidae.

**20. Carácter 26. *Processus antorbitalis* conspicuo**

La mayoría de especies de Dendrobatidae evaluadas tienen *processus antorbitalis* (PAO) conspicuo, pero en *Oophaga histrionica* es bajo y cónico. El proceso conspicuo puede ser largo y relativamente recto o corto y bien curvado hacia el PM– en forma de garra. El PAO que se fusiona al PM en *Ranitomeya virolinensis* y *R. opithomelas* es largo y relativamente recto. Así, una relación entre la forma y el tamaño es deducible, modificando la posición de Haas (1995) sobre este carácter, quien solo considera el tamaño. En el grupo ajeno (dos Hylodidae, seis Bufonidae y cinco Leiuperinae) se encuentra un PAO bajo y cónico y también un proceso largo y recto, mientras que el estado de carácter ‘corto y bien curvado– forma de garra’ está restringido a unas especies de grupo interno. La homología de los estados de carácter (como es definido aquí) se analiza en la siguiente sección (ver sección 4.2.2, carácter 17).

*Caracteres con dos estados propuestos por Haas (1995):*

**21. Carácter 1. *Cartílago adrostral dentro de masa de tejido adrostral presente o no***

La variabilidad del *cartílago adrostral interno* (IAC, internal adrostral cartilage) fue igual a la descrita para la *masa de tejido adrostral* (ver descripción y carater 2 de Haas 1995) tanto en el grupo interno, como para el grupo hermano y ajeno, debido a la poca afinidad del azul de alcian con el IAC y por esta razón la variabilidad encontrada fue imprecisa y no atribuida a un patrón de variación definido. Por esta limitación, aquí no se discute este carácter ni tampoco la contradicción encontrada entre las observaciones para *Dendrobates* hechas por Haas (1995; IAC ausente en *Dendrobates tinctorius*) y las realizadas en este trabajo (IAC presentes en *D. auratus* y *D. truncatus*). Basado en los resultados obtenidos en este trabajo, afectados por la técnica de observación (transparencia y doble tinción), considero que conclusiones respecto a la homología, distribución y polaridad de IAC son prematuras debido al desconocimiento de la variabilidad que presentan los renacuajos de dendrobátidos analizados y así mismo las especies evaluadas del grupo ajeno. Son necesarios estudios adicionales con técnicas que permitan determinar con precisión el IAC para evaluar la informatividad del carácter.

**22. Carácter 2. *Cartilago orbitalis fusionado o no a la capsula auditiva***

Haas (1995) describió ambos estados en los dendrobátidos, demostrando la fusión entre el *cartilago orbitalis* (CAO) y la *capsula auditiva* para *Dendrobates tinctorius*, condición que también fue descrita para *D. auratus* (de Sá y Hill 1998: 206). El estado 'fusión del CAO con la *capsula auditiva*' fue propuesto como sinapomorfía por de Sá y Hill para *Dendrobates*. En este trabajo, además de observar y confirmar la condición en *Dendrobates*, la fusión también fue codificada para cinco *Ranitomeya* y un *Oophaga*; mientras que las demás especies y géneros del grupo propio no presentan fusión entre el CAO y la *capsula auditiva*. La fusión también fue observada en el grupo ajeno, y en ambos casos se observó variación a través del desarrollo, pero la fusión se da en diferentes estadios de desarrollo. Por otro lado, tanto en el grupo propio como ajeno hay especies que no presentan fusión. La aparente diferencia en la tasa de desarrollo de la fusión sugiere que las condiciones observadas por Haas no son debidas a cladogénesis sino a heterocronía, pero esta suposición puede ser rechazada evaluando estadios tardíos cercanos a la metamorfosis con otras técnicas como secciones seriales.

**23. Carácter 3. *Processus pseudopterygoideus presente o ausente***

Carácter postulado por Haas (1995) y de Sá y Hill (1998). Al igual que la masa de tejido adrostral y el cartilago interno adrostral, en los renacuajos evaluados en este trabajo, el *processus pseudopterygoideus* (PP) fue afectado por la inadecuada pigmentación del azul de alcian, introduciendo incertidumbre en el patrón de variación del *processus* (de presencia/ausencia) (para demostración, ver secciones 4.1.1 y 4.1.2). Debido a esta imprecisión y ambigüedad en la variación aquí documentada, y la limitación para tener claridad de los estados en cada especie, el carácter no es analizado en este trabajo, sin negar que el carácter tenga información filogenética.

Adicionalmente, basado en las observaciones de variabilidad ontogenética registrada en algunas especies, como *Colostethus fraterdanieli* (de Antioquia), ambas especies de *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*) y en *Epipedobates narinensis*, las cuales ausentan el PP en los estadios tempranos y posteriormente, desde estadio 33 en adelante, el PP es presente, niega la independencia ambas condiciones (ausente/presente) propuestas por Haas (1995). No obstante, es necesario evaluar este patrón de variación en especies adicionales, para determinar si este patrón es compartido o no.

#### **24. Carácter 4. *Processus anterolateralis hyalis* presente o ausente**

Tanto Haas (1995) como de Sá y Hill (1998) reportaron la ausencia del *processus anterolateralis hyalis* (PALH) para *Dendrobates tinctorius* y *D. auratus* y los últimos propusieron esta característica como derivada compartida para estas dos especies; sin embargo, las larvas de *Dendrobates* revisadas aquí, quienes comparten esta característica con *Ranitomeya* y *Oophaga*, tienen un PALH muy bajo, distinguible como amplia y baja curvatura del margen anterior del *ceratohyal* (= ausente de Haas 1995). Con base en esto, esta condición u estado de carácter es definido como PAHL 'muy bajo' y no como ausente, ya que el estado ausente no es evidencia de nada (Nelson 1978). El carácter es redefinido y evaluado en la siguiente sección (ver 4.2.2, carácter 25).

#### **25. Carácter 5. *Copula anterior del ceratohyal* presente o ausente**

El carácter no fue evaluado en este trabajo, ya que la observación de esta estructura está afectada por la inadecuada pigmentación del azul de alcian. Otros métodos y técnicas

son necesarios para evaluar el carácter (p.ej., secciones seriales), como previamente fue sugerido por Haas (2003: 75).

**26. Carácter 6. *Ceratobranchial IV fusionado o no con el planum hypobranchiale***

La variación encontrada en *Dendrobates* y tres *Ranitomeya* sostiene que la fusión no es directamente entre el CBIV y el *planum hypobranchiale*, sino entre la *espicula IV* (que está unida al CBIV) y la parte posterior flexible (del *planum hypobranchiale*), quien a su vez está unida al *planum hypobranchiale*. En *Dendrobates* estas dos partes (*espicula IV* con la parte posterior flexible) no están fusionadas entre sí. Por otro lado, es incierto la presencia de una parte posterior flexible en la mayoría de especies de dendrobátidos evaluados, lo cuales presentan fusión entre la *espicula IV* y la parte posterior del *planum hypobranchiale* (diferente a la parte posterior flexible), ya que no es posible discernir si esta región corresponde a la parte posterior flexible de *Dendrobates* en especímenes diafanizados doblemente tinturados. Razón que al momento, postula dudas de cual es el estado alterno de la parte posterior flexible presente en los dendrobátidos *Ranitomeya* (tres especies) y *Dendrobates* (dos especies), como fue reconocido previamente por de Sá y Hill (1998: 209).

Así mismo, se desconoce si la parte posterior flexible está presente en Hylodidae y Leiuperinae; mientras que para Bufonidae aparentemente es ausente. Aunque dos hipótesis podría postularse: (a) que el estado alterno de la parte posterior flexible de los tres *Ranitomeya* y los dos *Dendrobates* es la fusión entre la *espicula IV* con la parte posterior del *planum* como lo demuestran la mayoría de dendrobátidos, aceptando sin estudios/o evidencia que la parte posterior flexible está presente en todo Dendrobatidae, Hylodidae y Leiuperinae o (b) como en Bufonidae aparentemente es ausente, se podría postular la ausencia como estado alterno, pero las ausencia no es un carácter (Nelson 1978, Eldrege y Cracraft 1980).

En resumen, se desconoce o es incierto cual es el homólogo alterno de la parte posterior flexible en dendrobátidos y en otras familias (al menos en Hylodidae y Leiuperinae) y la compleja variación encontrada entre el CBIV y la parte posterior del *planum hypobranchiale* demuestran que este es un complejo de caracteres (*para confirma ver* sección 4.1.2). El (o los) carácter(es) necesita(n) atención especial y descripciones cuidadosas y detalladas.



27. *Amplio processus muscularis quadrati* (carácter postulado como informativo por de Sá y Hill 1998).

Aunque de Sá y Hill (1998) plantean el carácter y postulan la condición '*processus muscularis quadrati* amplio' como derivada y compartida para *Dendrobates*, ellos no delimitaron formas de cuantificar y caracterizar esta condición. En este trabajo se reformuló el carácter y se estableció una forma cualitativa para cualificar los estados de carácter (ver sección 4.1.2) y adelante se evalúa este carácter (ver sección 4.2.2, carácter 20).

### 3.2.2. Listado de los caracteres propuestos en este trabajo y sus consideraciones

La anterior evaluación de los caracteres de Haas (1995) y de Sá y Hill (1998) demuestra que solo siete caracteres tienen variación (discreta) en la familia Dendrobatidae (Dendrobatoidea de Grant *et al*, 2006), pero todos estos caracteres (1. Carácter 1 [en parte], articulación del *cartilago suprarostralis* al *cornu trabeculae*, 2. Carácter 1 [en parte], relación distal de la *pars corporis* y *pars alaris*, 3. Carácter 16, *processus quadratoethmoidalis*, 4. Carácter 17, extensión posterior de la curvatura posterior del *palatoc cuadrado*, 5. Carácter 26, *processus antorbitalis*, 6. Carácter 4 [doble estado] *processus anterolateralis hyalis* y 7. Carácter 27, amplitud del *processus muscularis*) son modificados de acuerdo a las observaciones previamente hechas en este trabajo. Los demás caracteres de la lista anterior (sección 4.2.1) son rechazados o descartados por alguna de las siguientes razones (numeración de caracteres igual la sección 4.2.1): 1. no presentar variabilidad dentro de la familia y en su gran mayoría ser compartidos con el grupo ajeno (carácter 1 [en parte], 4, 5, 6, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18 [en parte] y 19), 2. variabilidad más amplia a la descrita dentro del grupo interno (carácter 3, 12 [en parte] y 17 [en parte]), 3. dudas de su homología, por la prueba de similitud y/o conjunción (carácter 10, 12 [en parte], 18 [en parte] y 26), 4. evidencia de heterocronía (carácter 11 y 22) y 5. variación no definida por deficiencias de la técnica empleada (transparentado y doblemente tinturado) (carácter 2, 21, 23 y 25).

A continuación se lista una serie de caracteres encontrados en este trabajo, a partir de la variabilidad descrita de la anatomía del condrocráneo de los representantes de doce

géneros de ranas venenosas de Colombia y también se incluyen los siete caracteres provenientes de la evaluación anterior, los cuales pasaron a las pruebas de similitud y conjunción y/o superaron los cinco argumentos planteados en el párrafo anterior. La información filogenética y la homología de estos caracteres y sus estados es sometida a las pruebas de (*suposición*) de homología del método estricto (Lynch 1996, 1997, *en prep.* [revisar Materiales y Métodos para definición de los casos 1 a 4]).

Solo algunos caracteres incluyen discusiones, puesto que para los demás fueron hechas previamente en el documento. La definición de los estados se encuentra en la descripción de la anatomía del condrocraqueo (sección 4.1.1 y 4.1.2). La distribución taxonómica de los caracteres es presentada en la Tabla 2 (Matriz de caracteres).

1. *Pars corporis en contacto y no fusionado (0) o fusionado (1) a la pars alaris proximalmente/dorsalmente en los estadios entre los estadios 33 – 41.*

2.

El carácter es rechazado como informativo filogenéticamente, por el caso 2 del método estricto, ya que ambas condiciones se encuentran tanto en el grupo interno como en el grupo hermano y/o ajeno. Por otra parte la variabilidad ontogenética encontrada en *Allobates juanii* para este carácter (no fusionado a fusionado), puede sugerir que: 1) la independencia de ambos estados de carácter es refutada puesto que esta ocurre en el mismo semaforonte–renacuajos nadadores libres (de Anganoy-Criollo 2013 = estadios *larvarios* de Gosner, 1960) (empleando el criterio del grupo ajeno) o que 2) la condición primita es la ‘no fusión’ y la ‘fusión’ es derivada (siguiendo el criterio auxiliar de ontogenia).

2. *Pars alaris articulado (0) o no (1) con los cornua trabeculae*

La articulación entre *cartilago suprarostralis* y los *cornua trabeculae* fue tomado del carácter 1 de Haas (1995), pero su carácter fue rechazado. El estado 1 (*pars alaris* no articulado con los *cornua trabeculae*) solo está presente en las dos especies de *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*), y este es informativo filogenéticamente por el caso 1 del método estricto.

3. *Borde interno de cada de las partes corpora dorsalmente liso (0) o dentado (1) o con una barra transversal delgada que une ambas partes corpora (2)*

Solo el estado 0 (*pars corporis* dorsalmente liso) fue identificado en el grupo hermano y en el grupo ajeno; por lo tanto, los otros dos estados de carácter son informativos–derivadas filogenéticamente dentro de Dendrobatidae. Sin embargo, debido a que no fue encontrado evidencia de precedencia ontogenética, el método estricto rechaza este carácter por el caso 4, con base en no determinar y/o definir la secuencia de transformación de los tres estados.

Este carácter puede ser validado como informativo filogenéticamente, por el criterio auxiliar de ontogenia, si al emplear estadios tempranos (dentro de los estadios de renacuajos nadadores libres o también en renacuajos de espalda de los dendrobátidos) se descubre el estado 0 para las especies que presentan estado 1, o el estado 1 para *Allobates marchesianus* que presente el estado 2.

**4. Partes corpora con (1) o sin (0) una barra delgada transversal uniendo medialmente cada parte de la pars corporis**

Esta barra es al nivel medio de las *partes corpora* (diferente de la barra dorsal de *Allobates marchesianus*) la cual solo fue identificada en el dendrobátido *Ameerega hahneli*, las demás especies (del grupo interno y del grupo ajeno) no tienen esta barra medial. El carácter es aceptado como informativo filogenéticamente por el caso 1 del método estricto, pero al momento en este análisis, está restringido a una sola especie.

**5. Con (1) o sin (0) barra transversal distal que une las partes corpora inmediatamente posterior a sus extremos distales, los cuales son libres**

La barra transversal distal de las *partes corpora* con sus extremos libres solo fue identificada en ambas especies de *Epipedobates* (*E. boulengeri* y *E. narinensis*). Las especies de Leiuperinae y Bufonidae presentan fusión distal de las *partes corpora* y en algunas ocasiones se observa una barra transversal distal que une los extremos distales de las *partes corpora*; sin embargo, esta condición no fue considerada como homóloga a la de *Epipedobates* (cf., ver discusión en sección 4.1.2), puesto que arriba de los extremos distales de las *partes corpora*, las demás especies del grupo interno y todas las especies de grupo ajeno no presentan una barra transversal distal. Este carácter es recuperado como informativo filogenéticamente por el caso 1 del método estricto.

**6.** *Pars corporis delgado* (ancho de la *pars corporis*  $1/3$  o menos que la mitad del ancho de la *pars alaris*. 0), *moderado* (ancho de la *pars corporis*  $1/2$  o más que la mitad del ancho de la *pars alaris*. 1) o *grueso* (ancho de la *pars corporis* apenas menor que el ancho de la *pars alaris*. 2).

Solo la condición o estado 2 está restringido a tres especies del grupo propio (*Dendrobates auratus*, *D. truncatus* y *Oophaga histrionica*), los otros dos estados son compartidos con el grupo ajeno; no obstante, el carácter es rechazado por el caso 4 del método estricto, debido a que no se encontró evidencia de la secuencia de transformación, en caso contrario (i.e., encontrar evidencia del orden de transformación), el estado 2 puede ser confirmado como informativo en términos filogenéticos.

**7.** *Pars corporis y par alaris distal/ventralmente ampliamente separados* (0), *cercanos* (1) o *fusionados* (2) entre los estadios 33 – 41

El carácter y sus estados son rechazados por el caso 2 del método estricto, ya que los tres estados están presentes en el grupo propio y en el grupo ajeno; sin embargo, las diferencias detectadas entre la fusión de *Oophaga histrionica* y la de *Pseudopaludicola* sugieren condiciones no homólogas, pero esto debe ser afirmado o rechazado con estudios adicionales.

**8.** *Pars alaris en forma “triangular” invertida* (0), *en forma rectangular delgada* (1) o *en forma cuadrado robusto* (2)

La condición *pars alaris* rectangular delgado está restringida en *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*) y por lo tanto es derivado, puesto que las otras dos condiciones están fuera del grupo propio. El carácter es multiestado y el método estricto lo rechaza por el caso 4. Variación ontogénética que demuestre la ruta de transformación no fue observada en las especies.

**9.** *Proceso posterior dorsalis de la pars alaris corto* (el proceso es  $<$  que la mitad de la *pars alaris*. 0), *moderado* (el proceso es igual o más grande que la mitad de la *pars alaris*. 1) o *largo* (el proceso es igual o más largo que la *pars alaris*. 2)

Un proceso corto (estado 0) y moderado (estado 1) también se encontró en el grupo ajeno y el proceso largo fue registrado solo en *Ameerega* (*A. hahneli* y *A. trivittata*). Igual

que el anterior carácter, este falla al método estricto (caso 4) por no determinarse la secuencia de transformación.

**10. Foramen craniopalatinum redondeado (0) o alargado (1) entre los estadios 30 – 41**

El foramen craniopalatinum redondeado fue restringido a varias especies del grupo propio, mientras que un foramen alargado fue compartido con el grupo ajeno. El carácter es informativo, pues el estado 0 es derivado, relativo a 1 que es primitivo.

**11. Posición del foramen trochleare sobre el cartilago orbitalis (CAO), en la región media o dentro del CAO (0), en el margen dorsal del CAO (1) entre los estadios 33 – 41**

La condición 0 es compartida entre el grupo propio y el grupo ajeno, es decir que es la condición primitiva. La condición 1 esta restringida a algunas especies del grupo propio y es derivada. El carácter es informativo por el caso 1 del método estricto.

**12. Dirección del arcus praeoccipitalis en vista ventral: posterolateral (0), posterior (1), dorsal (2).**

El estado de carácter 2 fue la característica compartida con en el grupo ajeno, en cambio el estado 0 y 1 están restringidos al grupo interno y por lo tanto son informativos de las relaciones de parentesco; sin embargo, igual que otros caracteres multiestado, este es rechazado por método estricto (caso 4).

**13. Arcus praeoccipitalis liso en toda sus extensión (0) o con un proyección en su parte media orientada posteriormente (1)**

El carácter es aprobado como informativo filogenéticamente por el caso 1 del método estricto. El plesiomórfico *arcus praeoccipitalis* liso se encuentra en *Oophaga* y todo el grupo ajeno, entretanto que la mayoría de dendrobátidos tiene la condición derivada.

**14. Crista parotica evidente (0) o indistinta (1) en estadios avanzados, desde el estadio 29 al 41**

El carácter es evaluado en los estadios tardíos por la variación ontogenética descrita. Ambos estados de carácter están presentes en el grupo propio y ajeno por lo que es rechazado por el método estricto (caso 2) como un carácter informativo.

**15. Dirección del processus anterolateralis de la capsula auditiva: anterolateral (0) o ventral (1)**

El *processus anterolateralis* con dirección ventral está restringido a seis especies de *Allobates*, a diferencia de la dirección anterolateral que es compartida con el grupo ajeno. El carácter es aceptado como informativo-derivado filogenéticamente por el caso 1 del método estricto.

**16. Processus anteroventral de la capsula auditiva como un proceso cónico bajo (0) o un proceso cónico bien extendido anteriormente (1), en los estadio 30 – 41**

En los estadios larvarios de los dendrobátidos, cada estado de carácter puede ser descrito como una secuencia ontogenética: (0) proceso ausente en los estadios tempranos y entre los estadios 29 a/o 30 hasta 39 como un proceso cónico bajo, y (1) proceso cónico bajo en estadios tempranos y entre los estadios 29 a/o 30 hasta 39 bien extendido anteriormente. Ambas condiciones o secuencias de transformación fueron encontradas en el grupo ajeno, por lo tanto falla al método estricto por el caso 2.

**17. Proceso antorbitalis largo y recto (0), corto y bien curvado en forma de “garra” (1) o bajo y cónico (2).**

El estado de carácter 0 y 2 son compartidos con el grupo ajeno, pero el estado 1 está restringido a unos dendrobátidos del género *Allobates*, por lo tanto es informativo de las relaciones de parentesco; pero, a causa de no establecer la vía de transformación entre los estados, este es rechazado por el método estricto (caso 4).

**18. Margen anterior de la commissura quadratocranialis con (1. processus quadratoethmoidalis) o sin (0) un proceso, el cual es dirigido hacia el processus lateralis trabeculae por el ligamentum quadratoethmoidale**

El carácter es informativo bajo la consideración del caso 1 del método estricto. Una *commissura quadratocranialis* sin proceso sobre su margen anterior es derivada para las

ranas venenosas, mientras que el *processus quadratoethmoidalis* es ampliamente distribuido en resto de dendrobátidos evaluados y en Hylodidae, Leiuperinae y Bufonidae.

**19.** *Processus muscular quadrati inclinado hacia el neurocráneo (0), o no inclinado, formando un ángulo recto (90°) respecto al eje horizontal (1)*

El carácter supera la prueba del método estricto, puesto que la condición 1 está restringida al grupo propio (caso 1), pero solo una especie de los dendrobátidos demuestra este estado.

**20.** *Processus muscular quadrati delgado o moderado (0) o ancho (1)*

El amplio o ancho *processus muscular quadrati* está restringido a algunas especies de dendrobátidos, mientras que el estado 0 es compartido con el grupo ajeno, por lo tanto el carácter es informativo y el estado 1 es derivado.

**21.** *Processus muscular quadrati más allá del processus antorbitalis (0) o processus muscular quadrati a la altura del processus antorbitalis (1)*

Ambas condiciones son expresadas en el grupo propio y el grupo ajeno, fallando al método estricto (caso 2), ya que ambas condiciones son primitivas.

**22.** *Processus ascendens direccionado lateral o posterolateralmente, es decir, que forma un ángulo de 90°–110° respecto al eje longitudinal (0), o con dirección bien posterolateralmente, formando un ángulo de 140°–145° (1)*

El estado 0 es compartido entre el grupo propio y ajeno y es primitivo respecto al estado 1 que es derivado, superando la prueba del método estricto.

**23.** *Parte central del cartílago infrarostralis más delgada que sus extremos, los cuales son robustos/altos (0) o parte central del cartílago infrarostralis más grueso que en sus extremos, los cuales son delgados/bajos (1)*

El carácter es informativo por el caso 1 del método estricto. La condición 1 es derivada y la condición 0 es primitiva.

**24.** *Borde externo del processus ventromedialis del cartílago Meckeli bajo o corto (0) o largo, bien proyectado anteriormente (1)*

El estado 1 está restringido a un género del grupo propio (*Epipedobates*) y el estado 0 es compartido entre el grupo propio y el grupo ajeno. El borde externo del *processus ventromedialis* largo y bien proyectado anteriormente es derivado y su homólogo alterno (estado 0) es primitivo.

**25.** *Procesos anterolateralis hyalis del ceratohyal bien proyectado anteriormente (0) o muy bajo (1)*

Ambos estados son compartidos entre el grupo propio y ajeno, por lo tanto no se puede definir la condición derivada y este carácter falla al método estricto (caso 2).

**26.** *Base del margen externo del processus anterolateralis hyalis del ceratohyal cóncava o recta (0) o notablemente convexa, que algunas veces forma una proyección baja o pronunciada (1)*

El carácter es informativo por el caso 1 del método estricto. El estado 1 es derivado respecto al estado 0 que es primitivo.

**27.** *Processus de la crista lateralis hyalis del ceratohyal bajo (0) o largo y prominente (1) desde los estadios 30 o 31 en adelante*

Los estados de carácter también pueden ser propuestos como una secuencia de desarrollo: (0) una cresta de cartílago sin proceso en estadios tempranos, que posteriormente entre el estadio 30 o 31 hasta los estadios tardíos, es una cresta con un proceso bajo, (1) cresta de cartílago con un proceso largo y prominente desde estadios tempranos hasta los tardíos. En ambos casos el carácter es informativo y el estado 1 es derivado, mientras el estado 0 es primitivo ya que es compartido entre el grupo propio y ajeno.



**28.** *Extremo interno del condilus articularis proyectado anteriormente el cual sobresale por detrás del hypobranchial I y es visible en vista ventral (0) o corto, sin sobresalir por detrás del hypobranchial I y no visible en vista ventral (1)*

Ambas condiciones son presentes fuera del grupo propio, fallando al caso 2 del método estricto, ya que no se puede determinar el estado derivado.

**29.** *Extremo externo del condilus articularis no proyectado y no sobresale por detrás del hypobranchial I y no es visible en vista ventral (0) o sobresale por detrás del hypobranchial I y es visible en vista ventral (1)*

La condición 1 es derivada, mientras que 0 es primitivo, por el caso 1 del método estricto. El carácter es informativo de las relaciones de parentesco de los dendrobátidos.

**30.** *Copula posterior igual o aproximadamente igual que la longitud de la pars reuniens (0), 1.5 veces que la longitud de la pars reuniens (1) o dos veces o más que la longitud de la pars reuniens (2)*

Dos estados de carácter (0 y 1) son compartidos con el grupo externo, mientras que el estado 2 está restringido a algunas especies del grupo propio. Por la falta de evidencia para determinar la secuencia de transformación de los estados de carácter, este es rechazado por el método estricto (caso 4).

**31.** *Con (1) o sin (0) proceso sobre el borde externo de la parte más anterior del ceratobranchial IV, dirigido hacia el ceratobranchial III*

El proceso en el borde externo de la parte más anterior del *ceratobranchial* IV (CBIV) aquí es considerado como una *commissura proximalis* vestigial del CBIV, que está dirigida hacia el CBIII. El carácter es informativo de las relaciones de parentesco por el caso 1 del método estricto y el estado 1 es derivado respecto al estado primitivo 0, el cual es compartido con el grupo ajeno.

**32.** *Proyección lateral sobre el margen externo de la mitad del CBIV pequeña o muy baja (0) o larga formando una Y con el CBIV (1)*

El estado 0 es compartido con el grupo ajeno, por lo tanto es considerada primitiva; en tanto, la condición 1 está restringida a un grupo de especies del grupo propio y es derivada. El carácter es informativo por el método estricto (*caso 1*).

**33. Con (1) o sin (0) *processus orbitonasalis* cónico**

Ya que la falta del un *processus orbitonasalis* es compartida con el grupo ajeno, este es primitivo, a diferencia la presencia de una *processus orbitonasalis* cónico que está restringida a varias especies y géneros de Dendrobatidae, razón por la cual es derivado. El carácter es informativo, cumpliendo el *caso 1* del método estricto.

**Tabla 2.** Matriz de caracteres del condrocraáneo de los renacuajos de las ranas venenosas (Dendrobatidae) propuestos en el presente estudio. Para la definición de cada carácter y sus estados ver la sección 4.2.2. El grupo propio es Dendrobatidae (Aromobatidae y Dendrobatidae de Grant *et al*, 2006) y el grupo ajeno son las especies de Hyloidae, Bufonidae y Leiuperinae. ? hace referencia a estado indeterminado o desconocido.

Familia o Subfamilia	Género	Especie	Carácter																																
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	
LEIUPERINAE	<i>Engystomops</i>	<i>Engystomops pustulosus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
	<i>Physalaemus</i>	<i>Physalaemus fischeri</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
	<i>Pleurodema</i>	<i>Pleurodema brachyops</i>	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>Pseudopaludicola</i>	<i>Pseudopaludicola boliviana</i>	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
		<i>Pseudopaludicola pusilla</i>	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	2	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
BUFONIDAE	<i>Chaunus</i>	<i>Chaunus marinus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		
		<i>Chaunus humboldti</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		













## 4. Discusión

La anatomía del condrocráneo de las ranas venenosas (Dendrobatidae) es variable y compleja. Esta variabilidad es afectada por el desarrollo a través de los estadios como renacuajos nadadores-libres (variación ontogenética), variación dentro de una especie (cuando representa un único linaje) y entre las especies, y otra variación aparentemente al azar. La variación ontogenética se presenta en el *cartilago orbitalis*, el *foramen orbitonasalis*, el *planum ethmoidale*, *planum intertrabeculare*, el *suspensorium*, el *taenia tecti transversalis* y *taenia tecti medialis*, las *foramina acústicas*, el *arcus occipitalis*, la *crista parotica*, el *proceso anteroventral* de la *capsula auditiva* y el *processus de la crista lateralis hyalis*; mientras que, la variación entre especies se encuentra en la forma, el tamaño, la dirección y el tipo de articulación de diferentes estructura del condrocráneo.

Por otro parte, existió limitación para asociar a algún patrón la variación la *masa interna adrostral*, el *cartilago interno adrostral*, el *processus pseudopterygoideus*, el *processus posterolateralis* de la *capsula auditiva* y la *copula anterior*, principalmente, por la técnica del laboratorio empleada.

Haas (1995) propuso 26 caracteres diagnosticos de las larvas de los dendrobátidos y también postuló seis caracteres con dos estados para Dendrobatidae; pero, de los primeros 26 caracteres, seis caracteres no fueron estudiados aquí, porque no son caracteres de cartilago y/o la técnica (transparentación y doble tinción) no permitió analizarlos, o no están en el alcance de este estudio. Posteriormente, de Sá y Hill (1998), apoyándose en los datos de Haas, postuló cuatro sinapomorfías para el género *Dendrobates*. En total, se evaluaron 27 caracteres previamente propuestos (ver lista de la sección 4.2.1). Los resultados demostraron que el 44% de estos caracteres están distribuidos en todas las larvas de Dendrobatidae y son compartidos con otras familias (cf. ver sección 4.2.1;

carácter 1, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18 y 19), para el 22% la variación es más amplia de la descrita en la familia (p.ej., debido a variación ontogenética, variación entre poblaciones, al azar o inadecuada descripción por deficiencias en la técnica empleado, etc., carácter 2, 3, 12, 21, 23 y 25), el 7% tienen dudas de su homología (carácter 10 y 26), dos caracteres son afectados por la ontogénea y hay evidencia de heterocronía (el 7%; carácter 11 y 22) y el 19% de los caracteres restante, aunque redefinidos, son empleados en este trabajo (carácter 13, 14, 20, 24 y 27).

Los resultados mostraron que la variación observada en los *taeniae* (carácter 11) y la fusión entre el *cartilago orbitalis* y la *capsula auditiva* (carácter 22), características postuladas como paedomórficas por Haas, tienen diferentes tasas de desarrollo y no representan estados “juveniles” (o tempranos) del ancestro y más bien se explican por heterocronía.

De las 4 sinapomorfías postuladas para el género *Dendrobates* por de Sá y Hill (1998), la conexión entre *cartilago orbitalis* y la *capsula auditiva* es debida a heterocronía, la presencia compartida de parte posterior flexible del *planum hypobranchiale* es de homología desconocida en las demás especies de dendrobátidos, y el *processus muscular quadrati* ancho y ausencia de *processus anterolateralis hyalis*, aquí redefinidos, son compartidas con especies de los género *Ranitomeya* y *Oophaga*.

Diferencias en algunas estructuras cartilaginosas surgen al comparar los hallazgos de esta investigación con las descripciones previas; por lo tanto, es necesario observaciones adicionales para esclarecer los conflictos encontrados en el *processus quadratoethmoidalis* y el *taenia tecti medialis* (ausentes en *Dendrobates auratus* y *D. truncatus* empleados en este trabajo y presentes en *D. tinctorius* de Haas 1995) y el *cartílago adrostral interno* (presente en *Dendrobates* de este trabajo y ausente en *D. tinctorius* de Haas 1995).

A diferencia del anterior panorama, con base en la observación de renacuajos de 31 especies de 12 géneros de Dendrobatidae, se postularon 33 caracteres (listado de caracteres en sección 4.2.2) que presentan variabilidad discreta en la familia Dendrobatidae y para los cuales se postuló su estado alterno (supuestamente) homólogo, ya que inicialmente superaron la prueba de similitud y de conjunción (de Pinna 1991, Patterson 1982, Rieppel y Kearney 2002). No obstante, siete de estos caracteres fueron rechazados (carácter 1, 7, 14, 16, 21, 25, y 28; ver sección 4.2.2) por el método estricto de

Lynch (*en prep.*), puesto que su (*suposición de*) homología fue puesta en duda porque los estados también se encontraron en el grupo ajeno. Los 26 caracteres restantes, superaron la prueba del método estricto, ya que al menos un estado fue identificado como derivado y el (o los) otro(s) estado(s) fue (fueron) primitivo(s) (estado de carácter compartido entre el grupo propio y ajeno); pero de estos, siete caracteres (carácter 3, 6, 8, 9, 12, 17, 30; ver sección 4.2.2) fueron caracteres multiestado, los cuales, al momento son “rechazados” y/o retirados del análisis ya que no se identificó el sentido de transformación de los estados de carácter, requisito para los caracteres filogenéticos (Grant y Kluge 2004, Hennig 1968: 130, Lynch *en prep.*), además, cuatro caracteres derivados (carácter 4, 19, 26 y 31) están restringidos a un taxón (autapomorfías) y no son compartidos con otra especie de rana venenosa evaluada. Por lo tanto, 15 caracteres (caracteres 2, 5, 10, 11, 13, 15, 18, 20, 22, 23, 24, 27, 29, 32 y 33) se encontraron como informativos de las relaciones de parentesco dentro de las ranas venenosas en el análisis *a priori* de caracteres.

Estos últimos 15 caracteres informativos, respecto al grupo ajeno evaluado (dos Hylodidae, cinco Leiuperinae y seis Bufonidae) resultan ser derivados y compartidos para las siguientes especies, grupos de especies y/o géneros (se menciona los géneros cuando todas las especies evaluadas de este, cumplen con la condición): carácter 2(estado1) y 29(1)–*Ameerega*, 5(1) y 24(1)–*Epipedobates*, 10(0)–*Allobates cepedai*, *Aromobates*, *Mannophryne*, *Ameerega*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus*, *Phyllobates terribilis*, *Ranitomeya*, *Dendrobates* y *Oophaga*, 11(1) y 22(1)–*Ranitomeya* y *Dendrobates*, 13(1)–Dendrobatidae (menos *Oophaga*), 15(1)–*Allobates juanii*, *A.femoralis*, *A. marchesianus*, *A.talamancae*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*, 18(0)–*Ranitomeya fulgurita*, *R. minuta*, *R. ventrimaculata*, *Dendrobates* y *Oophaga*, 20(1) y 23(1)–*Ranitomeya*, *Dendrobates* y *Oophaga*, 27(1)–*Dendrobates*, 32(1)–*Allobates juanii*, *A.femoralis*, *A. marchesianus*, *A.talamancae* y *A. trilineatus*, y carácter 33(1)–*Allobates*, *Aromobates*, *Mannophryne*, *Rheobates*, *Ameerega*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus* y *Phyllobates*.

Una revisión en la literatura basada en los principales artículos de condrocráneos de anuros (Listado de descripciones. Anexo B) demuestra que de los anteriores caracteres, el carácter 2 (estado 1) también está en *Ascaphus truei* (van Eeden 1951), *Alytes obstetricans* (Haas 2001: Fig. 2a) y *Discoglossus pictus* (Haas 1996: Fig. 27), el carácter 23 (estado 1) aparentemente lo exhibe *Heleophryne natalensis* (Haas 2003: Fig. 19) y el carácter 29 (estado 1) se observa en dos *Leptodactylus* (*L. chaquensis* y *L. insularum*,

Larson y de Sá 1998: Fig. 7o y 7p); sin embargo, es necesario una revisión directa de la condición en estas especies para corroborar estas observaciones. Pero, el carácter 11(estado 1. *foramen trochleare sobre el margen dorsal del cartilago orbitalis*), 18 (1. *margen anterior de la commissura quadratocranialis sin proceso*), 20 (1. *processus muscular muy ancho*), 22 (1. *Processus ascendens direccionado bien posterolateralmente, formando un ángulo de 140° – 145°*), 27 (1 *Processus de la crista lateralis hyalis del ceratohyal largo y prominente*), 32 (1. *Proyección lateral sobre el margen externo de la mitad del CBIV larga formando una Y con el CBIV*), en mi conocimiento y con la literatura revisada, aparentemente están restringidos a los grupos dentro de las ranas venenosas, especificados en el anterior párrafo.

Los demás caracteres (carácter 5(estado1), 10(0), 13(1), 15(1), 24(1) y 33(1)) no pudieron ser rastreados en la literatura por alguna de las siguientes razones: (1) las descripciones disponibles no consideran la estructura o condición en específico, pero algunas veces la estructura en general es mencionada (y graficada) sin una descripción apropiada y por ello hay ambigüedad en la condición (p.ej., *foramen craniopalatinum*, *arcus praeoccipitalis*, *processus ventromedialis del cartilago Meckeli*) y (2) la condición del estado de carácter no ha sido descrita (p.ej., *processus orbitonasalis*) y necesita ser evaluada en los renacuajos de los anuros.

Cada una de las suposiciones de homología planteadas, puestas a prueba y corroboradas en este trabajo, pueden ser falsificadas, dado que el número de representantes de cada grupo (= géneros de Grant *et al* 2006) de ranas venenosas fue limitado a unas pocas especies y la diversidad de Dendrobatidae es mucho mayor (292 especies, Frost 2013), y por el empleo de otros métodos o pruebas de evaluación de homología (p.ej., congruencia).

*Respecto a los grupos taxonómicos de las ranas venenosas previamente propuestos.*

Tres trabajos recientes han abordado las relaciones de parentesco de la familia Dendrobatidae, Grant *et al* (2006), Santos *et al* (2009) y Pyron y Wiens (2011); el primer trabajo emplea parsimonia como método de inferencia filogenética, mientras que los últimos dos usan métodos probabilísticos (máxima verosimilitud o inferencia bayesiana). En general, las tres propuestas coinciden (i.e., congruentes taxonómicamente) pero hay

algunas diferencias entre Santos *et al* (2009) y Pyron y Wiens (2011) respecto a Grant *et al* (2006), que merecen ser mencionadas:

1) Las relaciones internas dentro de Aromobatidae (de Grant *et al*, 2006) difieren; así, en Pyron y Wiens (2011) el grupo hermano de todo Aromobatidae (de Grant *et al*, 2006) es *Rheobates* y *Anomaloglossus* está más relacionado con *Aromobates*, *Mannophryne* y *Allobates*, mientras que en Santos *et al* (2006) *Allobates* es polifilético ya que *Allobates alagoanus* (ahora *A. olfersioides*) es el hermano de todo Aromobatidae y *Rheobates* y *Anomaloglossus* son más cercanos a *Allobates* que a *Aromobates* y *Mannophryne*.

2) *Colostethus sensu stricto* (de Grant *et al*, 2006) es parafilético en Santos *et al* (2009) y Pyron y Wiens (2011).

3) En Santos *et al* (2009) y Pyron y Wiens (2011) *Minyobates* está anidado en *Adelphobates* y más cercanamente relacionado a *Oophaga* y *Dendrobates*, a diferencia de Grant *et al* (2006) donde *Minyobates* es el hermano del clado conformado por *Ranitomeya*, *Adelphobates*, *Oophaga* y *Dendrobates*; y únicamente en Pyron y Wiens (2011), *Minyobates* + *Adelphobates* están más estrechamente relacionados a *Dendrobates*.

Si la hipótesis de homología de los caracteres (2, 5, 10, 11, 13, 15, 18, 20, 22, 23, 24, 27, 29, 32 y 33), es decir las series de transformación de los caracteres filogenéticas (Hennig 1968: 128 y Grant y Kluge 2004) son validas (aunque pueden ser puestas a pruebas y rechazadas, en el falsificacionismo de Popper 1934). Las siguientes consideraciones tienen lugar.

La *pars alaris* no articulado con el *cornu trabeculae* y *cartilago suprarrostralis* únicamente articulado por la *pars corporis* (carácter 2, estado1) y el externo del *condylus articularis* que sobresale por detrás del *hypobranchial* I y es visible en vista ventral (carácter 29, estado 1) relacionan dos especies de *Ameerega* (de Grant *et al*, 2006), *A. hahneli* y *A. trivittata*, por lo cual, estas podrían postularse como condición derivada y compartida (sinapomorfía) para *Ameerega* dentro de los dendrobátidos; no obstante, la condición deber ser evaluada sino, en todas, la mayoría de especies de este grupo (32 especies). Además, la condición que presenta *Ascaphus truei* (van Eeden 1951: Fig. 11), *Alytes obstetricans* (Haas 2001: Fig. 2a) y *Discoglossus pictus* (Haas 1996: Fig. 27) respecto al *cartilago suprarrostralis* debe ser

corroborada, pues estas dos especies poseen una configuración del *cartilago suprarostralis* diferente a la de Dendrobatidae (comparar Haas 2001 y Haas 1995).

*Epipedobates boulengeri* y *E. narinensis* comparten una barra transversal distal que une las *partes corpora* inmediatamente posterior a sus extremos distales (carácter 5, estado 1) y el borde externo de su *processus ventromedialis* del *cartilago Meckeli* es largo y bien proyectado anteriormente (carácter 24, estado 1). Con un estudio más extenso que incluya las otras cinco especies de *Epipedobates*, se podría colocar a prueba si estas dos condiciones son potenciales sinapomorfías de *Epipedobates* de Grant *et al* (2006).

Los anteriores 4 caracteres (*Ameerega hahneli* y *A. trivittata*—carácter 2 (estado 1) y carácter 29 (estado 1) y *Epipedobates boulengeri* y *E. narinensis*—carácter 5 (estado 1) y carácter 24 (estado 1) rechazan la hipótesis de Myers (1987) de un *Epipedobates* conformado por especies *cis-* y *trans-*andinas (o los grupos *Phyllobates femoralis*, *P. pictus* y *P. trivittatus* de Silverstone 1976) y se inclina por una grupo *cis-*andino y otro *trans-*andino. Grant *et al* (2006) dividió *Epipedobates* de Myers (1987) y reconoció *Ameerega* para los grupos *P. pictus* y *P. trivittatus* de Silverstone (1976) y *Epipedobates* para el grupo *P. femoralis* (excepto *P. femoralis* y *P. zaparo*) de Silverstone (1976). Santos *et al* (2009) y Pyron y Wiens (2011) recuperan a *Epipedobates* y *Ameerega* como géneros diferentes. Grant *et al* (2006: 164) reconoce sinapomorfías fenotípicas optimizadas sin ambigüedad para *Ameerega* (piel dorsal granular, *la sinapomorfía más conspicua*; cursiva representa texto original) y para *Epipedobates* (perdida de pliegue metatarsal). La característica de *Ameerega* es compartida con *Allobates femoralis*, *A. zaparo* y *Dendrobates granuliventris* dentro de Dendrobatidae y la *Epipedobates* no se cumple para todas las especies del género (pliegue metatarsal corto o reducido en *E. boulengeri*, *E. darwinwallacei* y *E. narinensis*; Cisneros Heredia y Yañez-Muñoz 2010, obs. pers) y por lo tanto no constituyen sinapomorfías en sentido estricto (*cf.* Hennig 1968: 122).

Las larvas de *Ameerega hahneli* tienen dos condiciones derivadas, encontradas solo en este dendrobátido: (a) barra delgada transversal uniendo medialmente cada parte las *partes corpora* (carácter 4, estado 1) y (b) *processus muscular quadrati* no inclinado, formando un ángulo recto (90°) respecto al eje horizontal (carácter 19, estado 1). En larvas de anuros, la barras transversales aparecen comúnmente en extremo más distal de las *partes corpora* (ver Fabrezi y Lavilla 1992, Haas 1996: Fig. 27, Larson y de Sá 1998: Fig. 2)

y comúnmente el *processus muscular quadrati* es inclinado hacia el neurocráneo. Las condiciones de *A. hahneli* aquí son interpretadas como autapomorfías, pero pueden ponerse a prueba, explorando las larvas de las especies del grupo *Epipedobates pictus* (ahora *Ameerega picta*, Haddad y Martins 1994) o las potenciales especies de las poblaciones incluidas en *A. hahneli* (Grant *et al*, 2006: 145).

Un *processus anterolateralis* de la *capsula auditiva* con dirección ventral (carácter 15, estado 1) une seis especies de *Allobates* evaluados aquí (*A. juanii*, *A. femoralis*, *A. marchesianus*, *A. talamancae*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*) y la proyección lateral larga sobre el margen externo de la mitad del CBIV formando una Y con el CBIV (carácter 32, estado 1) también es compartida por estas especies, excepto *A. wayuu*; pero *Allobates cepedai* no expresa ninguna de las condiciones derivadas. Antes a Grant *et al* (2006) estas especies fueron incluidas en el parafilético *Colostethus sensu lato*, con otras especies de colores crípticos (marrón y café) que poseen líneas laterales pálidas o blancas en los flancos del cuerpo. En este trabajo, se incluyeron otras nueve especies del antiguo *Colostethus*, que representan *Rheobates* (1 especie), *Aromobates* (1 especie), *Colostethus* (4 especies) e *Hyloxalus* (3 especies), pero ninguna de las larvas de estas especies mostro alguna de las condiciones derivadas del carácter 15 y 32.

La presencia compartida del carácter 15 (estado 1) y 32 (estado 1) relaciona a estas seis especies *Allobates* (*A. juanii*, *A. femoralis*, *A. marchesianus*, *A. talamancae*, *A. trilineatus*–32 (1) y *A. wayuu*–15 (1)) más que con otros *Colostethus sensu lato* y demuestra que el antiguo *Colostethus* (s. l) es parafilético respecto a las especies amazónicas de *Allobates* (más *A. wayuu*) aquí evaluadas, y también coloca en duda la monofilia de *Allobates* de Grant *et al* (2006), por la exclusión de *A. cepedai* quien presenta la condición primitiva del carácter 15 y 32. En Santos *et al* (2006) la secuencias molecular o la rama de *Allobates alagoanus* (ahora *A. offersioides*) estás lejos de *Allobates* (de Grant *et al*, 2006), postulando un este género como un clado polifileticó.

En este momento, *Allobates* carece de sinapomorfías (*sensu stricto*) y todas las de Grant *et al* (2004) son optimizadas (*ver critica* de optimización en Nelson 2004); sin embargo, Grant y Rodriguez (2001) reconocen el estado de carácter “línea lateral oblicua difusa, inconspicua, región pálida o grupo de manchas pequeñas” como homólogo, en un grupo más restringido en *Allobates* (*A. brunneus*, *A. juanii*, *A. melanolaemus* y *A. trilineatus*) y

Anganoy-Criollo (2012) describe la compleja variación de este carácter en *Allobates*. Es necesario explorar el *processus anterolateralis* de la *capsula auditiva* y el *ceratobranchial* IV en el resto de especies de *Allobates*.

La división de *Colostethus sensu lato* fue reconocida inicialmente por Myers *et al* (1991), basado en la presencia del dedo manual III de los machos inflamado (pero él mismo reconoce que este carácter también está en especies de *Epipedobates*, Myers 1991, Myers y Donnelly 1997: 25); posteriormente, Kaplan (1997) llega a la misma conclusión, con base en la presencia/ausencia de neopalatino. Más recientemente y en el caso extremo, Grant *et al* (2006) dividió las especies de este grupo no natural en al menos siete géneros (*Allobates*, *Anomaloglossus*, *Aromobates*, *Rheobates*, *Colostethus*, *Hyloxalus* y *Silverstoneia*. *Mannophryne* fue reconocido previamente por La Marca 1992). En los caracteres informativos postulados a partir de la anatomía de las larvas de las ranas venenosas, no se encontró caracteres derivados (apomorfías) para alguna especie o grupo de especies (o géneros de Grant *et al*) antes *Colostethus sensu lato*, que permita inferir su monofilia, excepto para las seis especies de *Allobates* (ver discusión párrafo anterior) y un *Aromobates* (ver discusión adelante).

Solo para dos de estos siete géneros se conocen sinapomorfías, *Anomaloglossus* por tener el proceso medio lingual (ver discusión en Grant *et al*, 1997 y Grant *et al*, 2006) y para *Silverstoneia* donde sus larvas tienen disco oral umbeliforme (Grant *et al*, 2006 y Grant y Myers 2013).

La presencia compartida de un *processus orbitonasalis* cónico (carácter 33, estado 1) permite relacionar las especies evaluadas en este trabajo del antiguo *Colostethus sensu lato* (*Allobates*, *Aromobates*, *Colostethus*, *Hyloxalus*, *Mannophryne* y *Rheobates*) con *Ameerega hahneli* y *A. trivittata*, *Epipedobates boulengeri* y *E. narinensis* y ambos *Phyllobates* (*P. terribilis* y *P. aurotaenia*), más que con las especies de colores aposemáticos (géneros *Dendrobates*, *Oophaga* y *Ranitomeya*); no obstante, el *foramen craniopalatinum* redondeado (carácter 10, estado 0) el cual es derivado en las ranas venenosas, está en contra de esta hipótesis, puesto que relaciona las especies aposemáticas de los géneros *Dendrobates*, *Oophaga* y *Ranitomeya* con una especie de *Phyllobates* (*P. terribilis*), ambas *Ameerega*, ambos *Epipedobates*, las especies del antiguo



*Colostethus* (s. l) ahora en *Colostethus*, *Hyloxalus* y también las especies *Mannophryne oblitterata*, *Aromobates aff. saltuensis* y *Allobates cepedai*.

Los dendrobátidos aposemáticos evaluados aquí, es decir *Dendrobates auratus*, *D. truncatus*, *Ranitomeya fulgurita*, *R. minuta*, *R. opisthomelas*, *R. virolinensis*, *R. ventrimaculata* y *Oophaga histrionica* (o género *Dendrobates* de Silverstone 1975) están relacionados por el derivado *processus muscular quadrati* muy ancho (carácter 20, estado 1) y un *cartilago infrarostralis* más grueso/robusto en su centro que en sus extremos, los cuales son delgados/bajos (carácter 23, estado 1). El carácter 23 (estado 1) aparentemente lo presenta *Heleophryne natalensis* (Haas 2003: Fig. 19); sin embargo, este requiere verificación directa de la condición, ya que en la figura de Haas no se puede determinar si los extremos son delgados o robustos. Este par de caracteres (carácter 20, estado 1 y carácter 23, estado 1) soportan las relaciones encontradas por en Grant *et al* (2006) para estos tres géneros (*Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*) y después recuperadas en Santos *et al* (2009) y en Pyron y Wiens (2011); sin embargo, ambos estados de carácter deben ser confirmados en *Adelphobates* y *Minyobates* quienes también aparecen relacionados a estos tres géneros en estas tres propuestas.

Además, las dos especies de *Dendrobates* y las cinco de *Ranitomeya* está más relacionados entre ellos que con *Oophaga histrionica* por la condición derivada de la posición del *foramen trochleare* en el *cartilago orbitalis* (carácter 11, estado 1) y un *processus ascendens* direccionado bien posterolateralmente (carácter 22, estado 1); sin embargo, ambos caracteres están en contra de Grant *et al* (2006), Santos *et al* (2009) y de Pyron y Wiens (2011), pues en estos tres trabajos, *Dendrobates* y *Ranitomeya* son relativamente distantes.

Por otro lado, la presencia derivada y compartida de un *processus de la crista lateralis hyalis* del *ceratohyal* largo y prominente (carácter 27, estado 1) relaciona las dos especies de *Dendrobates* (*D. auratus* y *D. truncatus*) más que con las otras especies de *Ranitomeya*, *Oophaga* y los demás dendrobátidos. Esta condición también se encuentra en *D. tinctorius* (ver Haas 1995), por lo cual, este estado de carácter es una potencial sinapomorfia para *Dendrobates* que debe ser verificada en las otras dos especies que conforman el género. Para el género *Dendrobates*, Grant *et al* (2006) solo postulo

sinapomorfias optimizadas sin ambigüedad y se desconoce sinapomorfias morfológicas en sentido estricto.

En el caso de las cinco especies del género *Ranitomeya*, no se encontró un carácter derivado de la anatomía de sus renacuajos que relacione estas cinco especies, de hecho, estas especies (de *Ranitomeya*) están más relacionadas con los *Dendrobates* que entre sí misma (carácter 11, estado 1; ver arriba).

Sin embargo, de las anteriores especies de dendrobatidos aposemáticos, seis taxones (ambos *Dendrobates*, *Ranitomeya fulgurita*, *R. minuta*, *R. ventrimaculata* y *Oophaga histrionica*) comparten el estado derivado del margen anterior de la *commissura quadratocranialis* sin *processus quadratoethmoidalis* (carácter 18, estado 1), carácter que está en contra de las relaciones hipotéticas dadas por el carácter 11 (estado 1), 20 (estado 1), 22 (estado 1) y 23 (estado 1). Dentro de *Dendrobates*, *D. tinctorius* tiene *processus quadratoethmoidalis* sobre el margen anterior de la *commissura* (carácter 18, estado 0) (ver Haas 1995) que es el estado primitivo, ampliamente distribuido en Anura. De esta forma, considerando el escenario aquí propuesto, la ausencia derivada del *processus quadratoethmoidalis* sobre el margen anterior de la *commissura quadratocranialis* es polimórfico filogenéticamente en el clado de *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* o para el género *Dendrobates* de Silverstone (1975).

Por otra parte, las especies evaluadas en este trabajo de los géneros *Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga* se relacionan más entre ellos mismo que con el género monofilético-productor de batracotoxinas-*Phyllobates* (*P. aurotaenia* y *P. terribilis*, especies aquí empladas), para el cual no se encontró caracteres derivados compartidos de la anatomía larvaria; por el contrario, el *processus orbitonasalis* cónico (carácter 33, estado 1) relaciona *Phyllobates* con las especies de los géneros del antiguo *Colostethus* (s. l) más *Epipedobates* y *Ameerega*. Históricamente, *Phyllobates* ha sido relacionado con los géneros de la subfamilia Dendrobatinae de Grant *et al* (2006) (también ver Myers *et al*, 1991), basado en la capacidad compartida de secuestrar alcaloides lipofílicos (Myers y Daly 1976, Myers *et al*, 1991, Grant *et al*, 2006); sin embargo, esta capacidad de secuestrar y producir alcaloides también se presenta fuera de las especies aposemáticas, ya que dos *Colostethus* (*C. panamensis* y *C. ucumari*; Daly *et al*, 1994, Grant 2007) tienen la capacidad de generar alcaloides hidrofílicos. Pero para la mayoría de las especies

dendrobátidas que antes pertenecían a *Colostethus* (s. l.) se desconoce si poseen esta capacidad y son necesarios estudios adicionales relacionados con la producción de alcaloides en el (o los) linaje(s) no aposemático(s) y (supuestamente) no venenoso(s).

La única especie del género *Aromobates* presente en Colombia (*A. aff. saltuensis*) demuestra dos estados derivados, uno del margen externo del *processus anterolateralis hyalis* (carácter 26, estado 1) que es notablemente convexo y algunas veces forma una proyección baja o pronunciada y el otro carácter es el *processus proximalis* del *ceratobranchial* IV (carácter 31, estado 1). En este análisis estas dos condiciones son restringidas a este taxón, pero *Aromobates* (de Grant *et al*, 2006) está compuesto de 18 especies, por lo cual es necesario explorar estas condiciones en otros *Aromobates* (incluido *Aromobates nocturnus*, la especie tipo) y grupos relacionados (p.ej., *Mannophryne* o *Nephelobates* de La Marca 1994). Para el margen externo del *processus anterolateralis hyalis* es recomendable evaluar renacuajos en diferentes estadio (tempranos y tardíos) para determinar su variación.

En términos de la familia Dendrobatidae (Dendrobatoidea de Grant *et al*, 2006), ningún estado de carácter de la anatomía del condrocraáneo y del *apparatus hyobranchialis* resulto en una apomorfía para este grupo de ranas, a diferencia de lo reportado por Haas (1995, 2003) que menciona explícitamente que “extremos proximales libres del CBII y CBIII (1995: 1)” e implícitamente “solo *taenia tecti medialis* (2003: Fig. 2. Traducción libre)” como autopomorfías de Dendrobatidae. El primer carácter (*Ceratobranchial* II y III proximalmente libres) también es compartido con bufónidos (*Chaunus* y *Dendrophryniscus*) y leupérinos (*Physalaemus*, *Pseudopaludicola*) y el *taenia tecti medialis* y *transversalis* son estructuras que varían en la ontogénia, que además tienen diferentes tasas de desarrollo (heterocronía) y que los estados de Haas (2003, carácter 96) son efectos de un submuestreo de la serie ontogénica larvaria en Anura. Solo el *arcus praeoccipitalis* con un proyección en su parte media orientado posteriormente (carácter 13, estado 1), identificado aquí con un carácter derivado compartido, es una características que poseen la mayoría de especies evaluadas, excepto *Oophaga histrionica*. No obstante, esta relación hipotética suministrada por el carácter 13 (estado 1) entra en conflicto con la relación inferida para los géneros aposemáticos (*Dendrobates*, *Ranitomeya* y *Oophaga*) por el *processus muscular quadrati* (carácter 20, estado 1) y un *cartilago infrarostralis* robusto (carácter 23, estado 1) y también con aquellas especies que poseen un *foramen craniopalatinum* redondeado (carácter 10, estado 0).

Por otra lado, un *cartilago orbitalis* bajo (definido por la relación margen dorsal del *cartilago orbitalis* y del *planum ethmoidale*, ya que en dendrobátidos el *planum ethmoidale* es bajo y apenas sobresale del *planum trabeculae anticum*) es presente y compartido por todas las larvas de Dendrobatidae revisadas y los dos Hylodidae (*Hylodes nasus* y *Crossodactylus gaudichaudii*), apoyando la propuesta de familias hermanas de Noble (1926), Lynch (1971), Haas (2003) y Grant *et al* (2006), y en contra de la propuesta de Pyron y Wiens (2011).

De los anteriores caracteres, los estados de carácter 10 (estado 0) y 18 (estado 0) resultan ser incompatibles con 11 (1), 13 (1), 20 (1), 22 (1), 23(1) y 33 (1) y están en contra con las relaciones deducidas con estos estados de carácter; sin embargo, cual es el argumento para no pensar en que son los otros estados que entra en conflicto con el carácter 10 y 18? Estas incompatibilidades posiblemente se deban a inadecuada codificación (por error humano o por inadecuada pigmentación) en el grupo propio y ajeno o cuestionan las hipótesis de homología planteada para estos caracteres. Nelson y Platnick (1981: 28, 30) optan por una re-exanimación de los estados de carácter cuando hay incompatibilidad, ya que se pueden ser dos o más caracteres (no un estado de carácter) o un único carácter en un nivel (estado ontogenético) errado de comparación.

Por último, varios de los géneros propuestos por Grant *et al* (2006), carecen de sinapomorfías (s.s.), principalmente aquellos que incluyen especies del antiguo *Colostethus sensu lato* (género *Allobates*, *Aromobates*, *Rheobates*, *Colostethus* y *Hyloxalus*). Las diagnosis o en algunos casos las sinapomorfías optimizadas sin ambigüedad, proporcionadas por Grant *et al.* para estos cinco géneros, resultan ser problemáticas, puesto que: (1) algunos caracteres resultan ser generales y están presentes en todas las especies de estos géneros (p.ej., dorso posteriormente granular (carácter 0, estado 1), coloración dorsal críptica, café o gris, tubo ventral de la larva dextral (carácter 96, estado 0), disco oral normal (carácter 88, estado 0), (2) el rango de variación de los caracteres es bastante amplio (ausente/presente o basal/extensa) en un género y las especies dentro de y entre cada género pueden presente uno u otra condición (p.ej., línea lateral oblicua, línea dorsolateral, membrana interdigital del pie, dedo manual III inflamado), (3) otros caracteres están restringidos a un grupo de especies dentro de un determinado género, pero especies de otros géneros la comparten (p.ej. piel dorsal granular en *Ameerega biliguis*, *Allobates femoralis* y *A. zaparo*, *Dendrobates granuliferus* (carácter 0, estado 2), disco del dedo II moderadamente expandido en toda la subfamilia

Anomaloglossinae y en *Colostethus* (*sensu stricto*) (carácter 33, estado 2) y (4) otros caracteres son incluidos para excluir y diferenciar de otros grupos (p.ej., proceso medio lingual ausente (carácter 79, 0), disco oral tipo umbeliforme (carácter 88, estado 1), testículos sin pigmentar (carácter 67, 0), collar oscuro de la garganta (59, estado 1). Es indudable la necesidad de seguir en la búsqueda de sinapomorfias con base en evidencia-caracteres informativos de las relaciones de parentesco.

De *Allobates*, *Aromobates*, *Rheobates*, *Colostethus* e *Hyloxalus*, solo para seis especies de *Allobates* (*A. femoralis*, *A. juanii*, *A. marchesianus*, *A. talamancae*, *A. trilineatus* y *A. wayuu*) se encontró un carácter derivado compartido a partir de la anatomía larvaria, mientras que para los otros cuatro géneros no se encontró caracteres informativos (i. e., derivados compartidos) de sus relaciones de parentesco, y como consecuencia estos géneros de Grant *et al* (2006) resultan ser, en las palabras de Silverstone (1975: 3): “*taxonomic units convenient to study, but not necessarily natural*”, pues ¿cuáles son las sinapomorfias en sentido estricto de cada grupo? En este punto, no opto por volver al antiguo *Colostethus* (*s. l.*), pues este es parafilético soportado en caracteres plesiomórficos (Lynch 1982, Myers *et al.* 1991, Kaplan 1997, Grant *et al.* 2006), pero hago un llamado de atención por la búsqueda de caracteres homólogos derivados-compartidos (sinapomorfias) que nos permitan inferir hipótesis de relaciones, homología y de monofilia, las cuales en algún momento de la historia sean potencialmente rechazables.

Igualmente, en la evidencia de la anatomía larvaria explorada aquí, no se encontró un carácter filogenéticamente informativo que tenga la delimitación de alguna de las dos familias (Aromobatidae y Dendrobatidae) de Grant *et al* (2006). La razón principal para esta división fue la (in)habilidad de secuestrar alcaloides (2006: 158) y así justificar, en alguna manera, la división de Dendrobatidae en dos familias Aromobatidae y Dendrobatidae. Pero para muchas especies de la actual familia Aromobatidae y para varios *Colostethus* (*s.s*) y muchos *Hyloxalus* (ahora en Dendrobatidae) esta habilidad es desconocida y por lo tanto la justificación es basada en ausencia de información.



## 5. Conclusiones y recomendaciones

### 5.1 Conclusiones

-La anatomía del condrocáneo de las ranas venenosas de Colombia muestra amplia variación (desde ontogenética, interespecífica, hasta entre grupos de especies y/o géneros) que permite establecer correspondencia entre partes o estructuras y por lo tanto es posible postular hipótesis de homología de caracteres filogenéticos. Adicionando nuevos caracteres en el estudio de este grupo de ranas.

-En el condrocáneo de los dendrobátidos de Colombia hay caracteres filogenéticamente informativos, que permiten inferir relaciones de parentesco entre las especies de las ranas venenosas, las cuales soportan o refutan hipótesis de relaciones previamente planteadas. Por lo tanto, la anatomía del cráneo de los renacuajos de las ranas venenosas es útil en estudios de sistemática filogenética.

-En este momento, los caracteres del condrocáneo encontrados como filogenéticamente informativos reflejan y/o soportan tres géneros (*Ameerega*, *Epipedobates*, *Dendrobates*) propuestos por Grant *et al* (2006); sin embargo, las sinapomorfías encontradas aquí, deben ser exploradas y puestas a prueba en las demás especies de cada género y también en la familia. La única especie del género *Aromobates* que se analizó en este trabajo, presenta un autapomorfía, la cual también debe ser puesta a prueba. Por otra parte, estos caracteres informativos, demuestran que *Allobates* de Grant *et al* (2006) puede ser poli- o parafilético y/o este debe ser redefinido, ya que solo seis especies de este género, de las siete especies aquí evaluadas, comparten un carácter derivado. Para los otros siete géneros y las dos familias de Grant *et al* (2006) puestos a prueba en esta investigación, no se encontraron caracteres derivados compartidos.

-Las estructuras del condrocáneo suministra información para resolver problemas de taxonomía alfa, ya que cuando el material es adecuado (en número y en preparación) hay características que varían a nivel de especies (p.ej., *processus pseudopterygoideus* y el *suspensorium*) y que permiten determinar que algunas poblaciones que se incluyen bajo un nombre específico, no corresponde a esa especie. En este trabajo fue demostrado que *Colostethus fraterdanieli* y *Rheobates palmatus* incluyen poblaciones que pertenecen a linajes distintos y son confundidas por su [aparentemente] morfología críptica o por una taxonomía inadecuada.

-Los caracteres del condrocáneo, informativos de las relaciones de parentescos, encontrados en este trabajo, se encuentran principalmente en las estructuras del *cartílago suprarrostralis*, en la *capsula auditiva*, el *processus muscular quadrati*, el *ceratohyal*, el *cartílago infrarostralis*, y también en *processus antorbitalis*, el *processus ascendens*, el *condylus articularis* y el *ceratobranchial* IV.

-El análisis *a priori* de los caracteres aumenta el rigor de la evaluación de la [susposición de] homología y permite discernir, de total de los datos, cuales carácter son filogenéticamente informativos. Razón por la cual se hace un llamado de atención por la examinación minuciosa de los datos, la (re-)evaluación y discusión de los caracteres y su homología y la confrontación y examinación de los caracteres conflictivos, en este momento de la historia de la cladística, donde el papel de los caracteres morfológicos y de las pruebas *a priori* de homología ha sido relegado y considerablemente reducido.

-Respecto al método estricto, esta es una herramienta *a priori* severa y eficaz para identificar caracteres informativos (de las relaciones de parentesco) en un mar de datos e información; no obstante, este método puede ser criticado, ya que rechaza o descarta los caracteres multiestados como consecuencia de no identificar *a priori* el sentido de transformación de los estados de carácter. Estos caracteres multiestado potencialmente podrían resultar siendo informativos filogenéticamente en un análisis *a posteriori*. Adicionalmente, las secuencias de desarrollo ontogenético suministraron evidencia para poner a prueba y/o rechazar la homología de caracteres previamente propuestos y permitió suponer hipótesis de homología.



-La variabilidad anatómica registrada en el condrocraqueo de las ranas venenosas puede ofrecer evidencia para preguntas e investigaciones en otros campos de la investigación biológica, tales como la biología del desarrollo, la biología comparada, evolución y hasta en ecomorfología.

## 5.2 Recomendaciones

-Continuar con la exploración y evaluación de los caracteres, no solo del condrocraqueo, sino también de la morfología externa o interna (p.ej. músculos) en los renacuajos de las especies de las ranas venenosas, incluyendo otras especies, grupos (p.ej., las especies de los grupos *Hyloxalus ramosi* o *H. edwardsi*) y géneros (como *Adelphobates*, *Minyobates*, *Silverstoneia*), ya que este grupo de ranas es altamente diverso, lo cual serviría para evaluar la homología de los caracteres planteados o analizar otros caracteres potencialmente informativos que pueden estar ocultos debido al desconocimiento de la morfología (externa e interna) larvaria de este grupo.

-Buscar evidencia o emplear métodos alternativos para establecer la secuencia de transformación de los caracteres multiestado (siete caracteres) planteados en este trabajo, que fueron rechazados por el método estricto; puesto que, estos caracteres potencialmente pueden estar reflejando hipótesis de monofilia de grupos y/o géneros en los dendrobátidos.

-Emplear otras herramientas o técnicas metodológicas para la observación de algunas estructuras (p.ej., parte posterior flexible del *planum hypobranchial*, profundidad de la *curvatura posterior del palatocadrado*, *cúpula anterior*), ya que la técnica de observación empleada fue inadecuada para estudiar su variación sin información suficiente para resolver los problemas encontrados en este trabajo.

-Estudiar y evaluar a fondo los caracteres ontogenéticamente variables postulados como heterocronos y determinar que a tipo de heterocronía responde esta variación, y analizarlos en un contexto filogenético para determinar su valor evolutivo.

-Reanalizar y estudiar la homología de los caracteres que se encontraron como incompatibles en este trabajo.

-Evaluar los caracteres encontrados como informativos (i.e., homólogos) en este trabajo, por medio de la exploración de los estados de carácter en las demás especies de dendrobátidos y/o poner a prueba estas hipótesis *a priori* de homología en un análisis *a posteriori* de homología con alguno de los métodos de inferencia filogenética (p.ej., máxima parsimonia).

-Re-estimar el valor de los caracteres morfológicos y de las pruebas *a priori* de homología en sistemática filogenética, por medio de un estudio o análisis *a posteriori*, empleando los caracteres morfológicos larvarios encontrados en este trabajo como informativos (i.e., potenciales autapomorfias, sinapomorfias, plesiomorfias) en análisis particionados o en conjunto con los caracteres moleculares y contrastar los resultados con las hipótesis filogenéticas de los dendrobátidos previamente planteadas.

## A.Anexo: Materiales revisados, lista de especies, especímenes y localidades

Para cada especie se reporta el número total de renacuajos preparados y a continuación se reporta, el número de colección, el o los estadios observados, la cantidad de renacuajos por estadios (en paréntesis) y la localidad. En total se transparentaron y analizaron 208 condrocraneos, 145 del grupo propio (Dendrobatidae) y 63 del grupo ajeno (Bufonidae Hylodidae y Leiuperinae). Abreviaturas: GAB–número de campo de Gustavo Ballen, GGD–número de campo de Gustavo Gonzales, ICN–Colección de Anfibios, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, JDL–número de campo de John D. Lynch, JJM–número de campo de Jonh Jairo Mueses, JJS–número de campo de Jhon Sarria, LEP–número de campo de Lina Escobar, MAA–número campo de Marvin Anganoy, OLA–Colección Zoológica de Docencia de la Universidad del Valle, OLA-ZCALI–Zoológico de Cali, UANDES-C–Laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad de los Andes-Bogotá, ULABG–Laboratorio de Biogeografía de la Universidad de los Andes-Mérida.

### GRUPO PROPIO

#### ***Allobates cepedai* (n=6)**

ICN 19761, estadio 28 (1) y 36 (1); Colombia, Meta, 15 km antes de carretera Villavicencio-Medina.

ICN 20692, estadio 31(1); Colombia, Meta, Restrepo, vereda Alto Caney, 1000 – 1040 m.

ICN 55275, estadio 26 (1) y 34(1); Colombia, Meta, Villavicencio, Km 2 Villavicencio-Restrepo.

ICN 55276, estadio 39 (1); Colombia, Meta, Villavicencio, Km 2 Villavicencio-Restrepo.

#### ***Allobates femoralis* (n=1)**

ICN 53112, estadio 34 (1); Colombia, Amazonas, Leticia, km 11 entre Leticia-Tarapacá.

#### ***Allobates juanii* (n=4)**

MAA158b, estadio 36 (1); Colombia, Meta, Villavicencio, Km 2 Villavicencio-Restrepo, 550 m, Colectores. Marvin Anganoy et al. Fecha 13 junio 2009

MAA 159, estadios 26 (1), 30 (1) y 34 (1); Colombia, Meta, Villavicencio, Km 2 Villavicencio-Restrepo, 550 m, Colectores. Marvin Anganoy et al. Fecha 13 junio 2009

***Allobates marchesianus*** (n=2)

ICN 54959, estadio 28 (1) y 35 (1); Colombia, Vaupés, Taraira (00° 33´S, 70° 11´W)

***Allobates talamancae*** (n=4)

ICN 46097, estadio 26 (1); Colombia, Chocó, Quibdó, Pacurita (5° 41´N, 76° 36´W)

ICN 46099, estadio 36 (1); Colombia, Chocó, Quibdó, Pacurita, 70 m (5°40´N, 76°38´W)

ICN 46100, estadio 29 (1); Colombia, Chocó, Quibdó, Pacurita, 70 m (5°40´N, 76°38´W)

ICN 55315, estadio 33 (1); Colombia, Chocó, Río Quito, corregimiento Antadó-La Punta, 320 m (0680689 N, 1113774 W)

***Allobates "trilineatus"*** (n=2)

ICN 53116, estadio 28 (1); Colombia, Amazonas, Leticia, km 11 entre Leticia-Tarapacá.

ICN 53117, estadio 31 (1); Colombia, Amazonas, Leticia, km 11 entre Leticia-Tarapacá.

***Allobates wayuu*** (n=2)

ICN 43559, estadio 33 (1); Colombia, Guajira, Alta Guajira, Uribía, 650 m

ICN 43560, estadio 27 (1); Colombia, Guajira, Alta Guajira, Uribía, 650 m

***Ameerega "hahneli"*** (n=4)

ICN 53105, estadios 30 (1), 35 (1) y 36 (1); Colombia, Amazonas, Leticia (4°12´S, 69°57´W)

JDL 28300a, estadio 28 (1); Colombia, Caquetá, Florencia, vereda El Venado, Centro el Macagual, 250 m (01°30´N, 75°40´W). Colectores: John D. Lynch, Gustavo Ballen, David Sánchez. Fecha: 14 junio 2007

***Ameerega trivittata*** (n=3)

ICN 53107, estadio 28 (1); Colombia, Amazonas, Leticia, km 11 entre Leticia-Tarapacá.

ICN 53109, estadio 35 (1); Colombia, Amazonas, Leticia, km 11 entre Leticia-Tarapacá.

ICN 53112c, estadio 31 (1), Colombia, Amazonas, Leticia, km 11 entre Leticia-Tarapacá.

***Aromobates aff. saltuensis*** (n=6)

GAB 126, estadio 31 (1); Colombia, Norte de Santander, Cúcuta, Carmen de Tonchalá, La Palma, quebrada Gaudera, c.a., 500 m. Colector: Gustavo Ballen. Fecha: 15 diciembre 2009.

GAB 130, estadio 26 (2) y 35 (1); Colombia, Norte de Santander, Cúcuta, Carmen de Tonchalá, La Palma, quebrada Gaudera, c.a., 500 m. Colector: Gustavo Ballen. Fecha: 15 diciembre 2009.

GAB 138, estadio 30 (1); Colombia, Norte de Santander, Cúcuta, Carmen de Tonchalá, La Palma, quebrada Gaudera, c.a., 500 m. Colector: Gustavo Ballen. Fecha: 15 diciembre 2009.

GAB 142b, estadio 36 (1); Colombia, Norte de Santander, Cúcuta, Carmen de Tonchalá, La Palma, quebrada Gaudera, c.a., 500 m. Colector: Gustavo Ballen. Fecha: 15 diciembre 2009.

***Colostethus "fraterdanieli"* (n=10)**

ICN 40801, estadio 27 (1); Colombia, Antioquia, Betania, vereda Piedra Alta, 1830 m

MAA 213, estadio 32 (1) y 39 (1); Colombia, Antioquia, Urrao, vereda El Chuscal, Finca La Ilusión, 2620 m (6°25'N, 76°4'W). Colectores: Marvin Anganoy y Sandy Arroyo. Fecha 25 agosto 2010

MAA 231, estadio 26 (1), 33 (1) y 35 (1); Colombia, Antioquia, Urrao, vereda El Chuscal, Finca Casa Rosada, quebrada Santa Barbara, Colectores: Marvin Anganoy. Fecha 27 agosto 2010

GGD 430, estadio 27 (1) y 35 (1); Colombia, Caldas, Manizales, Reserva Forestal Protectora Río Blanco, cuenca quebrada Olivares. Colector: Gustavo Gonzalez. Fecha: 10 marzo de 2012.

JJS 112, estadio 28 (2); Colombia, Caldas, Neira, vereda Partida de la Mesa, 2490 m (05°10'30.7"N, 75°, 26'17.9"W). Colector: Jhon Sarria. Fecha: 3 Febrero 2012.

***Colostethus imbricolus* (n=2)**

ICN 55314, estadio 31 (1) y 33 (1); Colombia, Chocó, Río Quito, corregimiento Antadó-La Punta, 320 m (0680689 N, 1113774 W)

***Colostethus mertensi* (n=2)**

ICN 9690, estadio 27 (1) y 34 (1); Colombia, Cauca, 20 km N La Uribe, 2610 m

***Colostethus ruthveni* (n=8)**

ICN 35232, estadio 34 (1), 35 (1) y 36 (1); Colombia, Magdalena, Ciénaga, San Pedro de la Sierra, 1520–1600.

ICN 35779, estadio 25 (1), 26 (1), 28 (1) y 31 (1); Colombia, Magdalena, Santa Marta, Parque Nacional Natural Tayrona, Cerro del Cielo, 510 m.

JJS 493, estadio 33 (1); Colombia, Magdalena, Ciénaga, San Pedro de la Sierra, 1905 m (10° 52.986'N, 74° 01.250'W). Colector: Jhon Sarria, Fecha: 6 Julio 2013.

***Dendrobates auratus* (n=4)**

LEP 098, estadio 27 (1) y 29 (1); Colombia, Chocó, Acandí, Capurganá, vereda El Aguacate. Colector. Lina Escobar Peralta. Fecha: 4 diciembre 2009

LEP 100, estadio 26 (1) y 33 (1); Colombia, Chocó, Acandí, Capurganá, vereda El Aguacate. Colector. Lina Escobar Peralta. Fecha: 10 septiembre 2009

***Dendrobates truncatus* (n=7)**

ICN 40749, estadio 28 (1), 33 (1); Colombia, Boyacá, Puerto Boyacá, inspección Puerto Romero, 320 m

ICN 45735, estadio 36 (1); Colombia, Magdalena, Santa Marta, 800 m

ICN 46103, estadio 42 (1); Colombia, Cundinamarca, Yacopí, vereda Sardinas, 1100 m

ICN 48946, estadio 31 (1); Colombia, Córdoba, Pueblo Nuevo, 53 m

ICN 54630, estadio 25 (1) y 26 (1); Colombia, Santander, Sabana de Torres, vereda Campo Tigre, 140 m (7°26'N, 73°37'W)

***Epipedobates boulengeri* (n=1)**

JDL 29148a, estadio 30 (1); Colombia, Nariño, Tumaco, SW de variante, Palmera la Playa, 95m (01°25'N, 78°37'W). Colectores: John D. Lynch *et al.* Fecha: 9 abril 2010

***Epipedobates narinensis* (n=5)**

JJM 715, estadio 26 (1) y 33 (1); Colombia, Nariño, Barbacoas, vereda El Berlín, Reserva Natural Biotopo-Selva Húmeda, camino entre Reserva-la carretera, 600–540 m. Colectores: Jhon Jairo Mueses, Belisario Cepeda, Luisa Bravo y Diana Mora. Fecha: 13 julio 2006.

JJM 716a, estadio 29 (1), 35 (1) y 37 (1); Colombia, Nariño, Barbacoas, vereda El Berlín, Reserva Natural Biotopo-Selva Húmeda, camino entre Reserva-la carretera, 600–540 m. Colectores: Jhon Jairo Mueses, Belisario Cepeda, Luisa Bravo y Diana Mora. Fecha: 13 julio 2006.

***Hyloxalus italoii* (n=4)**

ICN 23789, estadio 27 (1), 32 (1), 33 (1) y 34 (1); Colombia, Caquetá, Florencia vereda Santa Elena, 980 m

***Hyloxalus pulchellus* (n=2)**

ICN 12137, estadio 34(1) y 35(1); Ecuador, Carchi, Tulcán, km 16 Tulcán-Tufiño, 3130–3160 m

***Hyloxalus subpunctatus* (n=12)**

ICN 32500, estadio 31 (1), 33 (1), 35 (1), 38 (1) y 40 (1); Colombia, Cundinamarca, Fómeque, La Calera-Fómeque km 44.5

ICN 33753, estadio 31 (1), 33 (1) y 34 (1); Colombia, Cundinamarca, La Calera, Páramo de Palacio

ICN 45567, estadio 26 (1), 30 (1) y 35 (1); Colombia, Boyacá, Sotaquirá, Callizal

ICN 55281, estadio 26 (1); Colombia, Cundinamarca, Bogotá, barrio Salitre

***Mannophryne obliterata* (n=2)**

ULABG 3038, estadio 28 (1) y 38 (1); Venezuela, Miranda, entre Miranda y Guárico Parque Nacional Guatopo. Colector Juan Elías García. Fecha: septiembre 1987.

***Oophaga histrionica* (n=3)**

OLA-ZCALI 01, estadio 24 (1); criados en el Zoológico de Cali, Valle del Cauca.

OLA-ZCALI 02, estadio 37 (1); criados en el Zoológico de Cali, Valle del Cauca.

OLA-ZCALI 03, estadio 35 (1); criados en el Zoológico de Cali, Valle del Cauca.

***Phyllobates aurotaenia* (n=6)**

MAA 498, estadio 26 (2), 27 (1), 33 (1) y 35 (1); Colombia, Chocó, Quibdó, vía Tutunendo, 100 m por la vía a Guadalupe. Colectores: Marvin Anganoy y Pablo Palacios. Fecha: 30 de mayo 2013

MAA 499, estadio 31 (1); Colombia, Chocó, Quibdó, vía Tutunendo, 100 m por la vía a Guadalupe. Colectores: Marvin Anganoy y Pablo Palacios. Fecha: 30 de mayo 2013

***Phyllobates terribilis* (n=2)**

OLA 018, estadio 25 (1); criados en el Zoológico de Cali, Valle del Cauca.

OLA 026, estadio 33 (1); criados en el Zoológico de Cali, Valle del Cauca.

***Ranitomeya fulgurita* (n=2)**

OLA 023, estadio 33 (1); criados en el Zoológico de Cali, Valle del Cauca.

OLA 030, estadio 25 (1); criados en el Zoológico de Cali, Valle del Cauca.

***Ranitomeya minuta* (n=3)**

ICN 46096, estadio 26 (1) y 33(1); Colombia, Chocó, Quibdó, Pacurita (5°41'N, 76°36'W)

MAA 339, estadio 25 (1); Colombia, Chocó, Quibdó, Pacurita, Finca Balneario El Paraíso, 48 m. Colectores: Marvin Anganoy y Jonard Echavarría. Fecha: 15 de mayo 2013

***Ranitomeya opisthomelas* (n=1)**

UANDES-C 02, estadio 35 (1); criados en el Laboratorio de Ecofisiología de la Universidad de los Andes, Bogotá.

***Ranitomeya "ventrimaculata"* (n=3)**

ICN 53029, estadio 28 (1); Colombia, Amazonas, Leticia, km 11 entre Leticia-Tarapacá.

ICN 53031, estadio 33 (1); Colombia, Amazonas, Leticia, km 11 entre Leticia-Tarapacá.

ICN 53036, estadio 35 (1); Colombia, Amazonas, Leticia, km 11 entre Leticia-Tarapacá.

***Ranitomeya virolinensis* (n=6)**

ICN 28409, estadio 28 (1) y 36 (1); Colombia, Santander, Virolín

UANDES-C 01, estadio 27 (1), 28 (1), 35 (1) y 40 (1); criados en el Laboratorio de Ecofisiología de la Universidad de los Andes, Bogotá.

***Rheobates palmatus* (n=26)**

ICN 23311, estadio 25 (2), 26 (2), 30 (1), 33 (2), 38 (1) y 39 (1); Colombia, Cundinamarca, Albán, Granja del Padre Luna

ICN 55299, estadio 25 (1), 26 (1), 35 (1); Colombia, Cundinamarca, Caquezá, Las Manitas.

ICN 55300 estadio 25 (1), 26 (1), 34 (1) y 36 (1); Colombia, Meta, Villavicencio, Palmichal.

ICN 55302, estadio 25 (1), 26 (1), 28 (1), 31 (1), 33 (1), 34 (1), 36 (1) y 41 (1); Colombia, Santander, San Vicente de Chucurí, vereda La Primavera

LEP 170, estadio 30 (1) y 33 (1); Colombia, Cundinamarca, San Francisco de Sales. Colectora. Lina Escobar Peralta. Fecha: 8 mayo 2011

**GRUPO AJENO*****Crossodactylus gaudichaudii* (n=5)**

ICN 55425, estadio 25 (1), 26 (1), 29 (1), 33 (1) y 34 (1); Brasil, Rio de Janeiro, Estrada do Castorina, Floresta da Tijuca

***Hylodes nasus* (n=4)**

ICN 55426, estadio 25 (2) y 26 (2); Brasil, Rio de Janeiro, Estrada do Castorina, Floresta da Tijuca

***Engystomops pustulosus* (n=5)**

ICN 53873, estadio 35 (1), 39 (1); Colombia, Santander, Puerto Parra, Campo Capote, 150 m (6°36'N, 73°56'N)

ICN 53874, estadio 26 (1), 28 (1) y 31 (1); Colombia, Santander, Puerto Parra, Campo Capote, 150 m (6°36'N, 73°56'N)

***Physalaemus fischeri* (n=5)**

ICN 45992, estadio 27 (1), 30 (1), 33 (1), 36 (1) y 38 (1); Colombia, Meta, Granada, 2.6 km Norte de Granada, 375 m (3°34'N, 73°43'W)

***Pleurodema brachyops* (n=6)**

ICN 46066, estadio 33 (1), 36 (1) y 38(1); Colombia, Guajira, Uribí (11°36'N, 72°20'W)



ICN 46067, estadio 31 (1) y 41 (1); Colombia, Guajira, Manaure, 4 m (11°46'N, 72°27'W)

ICN 46068, estadio 28 (1); Colombia, Guajira, Manaure, 4 m (11°46'N, 72°27'W)

***Pseudopaludicola boliviana* (n=2)**

ICN 46001, estadio 34 (1) y 40 (1); Colombia, Meta, Granada, 2.6 km Norte de Granada, 375 m (3°33'N, 73°43'W)

***Pseudopaludicola pusilla* (n=4)**

ICN 53875, estadio 26 (1), 27 (1), 30 (1) y 40 (1); Colombia, Santander, Puerto Parra, Campo Capote, 150 m (6°36'N, 73°56'N)

***Chaunus marinus* (n=6)**

MAA 246, estadio 26 (1); Colombia, Risaralda, Quinchia, vereda Miraflores, 1501 m (1076998 N, 0820793 E), Colector: Marvin Anganoy. Fecha: 18 de Julio 2012.

MAA 253, estadio 39 (1); Colombia, Risaralda, Quinchia, unión Río Quinchia con quebrada Aguas Claras, 831 m (1078371 N, 0822976 E) Colector: Marvin Anganoy. Fecha: 20 de Julio 2012.

MAA 283, estadio 31 (1); Colombia, Risaralda, Quinchia, vereda Corozal, quebrada Guerrerito, 900 m. Colector: Marvin Anganoy. Fecha: 3 de abril 2013.

MAA 508, estadio 27 (1), 28 (1) y 33 (1); Colombia, Risaralda, Quinchia, entre quebrada Los Medios y quebrada Aguas Claras, 974 m (05°18'N, 75°40'W) Colector: Marvin Anganoy. Fecha: 14 de junio 2013.

***Chaunus humboldti* (n=8)**

ICN 53851, estadio 30 (1), 33 (1), 38 (1) y 40 (1); Colombia, Santander, Puerto Parra, Campo Capote, 150 m (6°36'N, 73°56'N)

ICN 53852, estadio 26 (1) y 28 (1); Colombia, Santander, Puerto Parra, Campo Capote, 150 m (6°36'N, 73°56'N)

ICN 54735, estadio 35 (1) y 35 (1); Colombia, Casanare, Yopal, 220 m (5°21'N, 72°13'W)

***Dendrophryniscus minutus* (n=6)**

ICN 54915, estadio 27 (1), 29 (1), 32 (1), 34 (1), 36 (1) y 39 (1); Colombia, Caquetá, Florencia, vereda El Venado, 250 m (01°30'N, 75°40'W)

***Rhaebo glaberrimus* (n=3)**

ICN 49629, estadio 34 (1), 37 (1) y 39 (1); Colombia, Meta, Acacias, vereda La Esmeralda, 500 m

***Rhinella* sp. A (Bufonidae A) (n=4)**

ICN 45518, estadio 31 (1), 33 (1), 35 (1) y 38 (1); Colombia, Boyacá, Puerto Boyacá

***Rhinella* sp. B (Bufonidae B) (n=5)**

ICN 45520, estadio 27 (1), 30 (1), 33 (1), 35 (1) y 38 (1); Colombia, Boyacá, Otanche, vereda Pizarrá, 720 m

## B.Anexo: Listado de descripciones del condrocráneo de renacuajos de anuros empleados para la comparación

Especie	Autor(es)
<i>Alytes obstetricans</i>	Haas. 2001
<i>Ascaphus truei</i>	van Eeden. 1951
<i>Atelopus tricolor</i>	Lavilla y de Sá. 2001
<i>Atelophryniscus chrysophorus</i>	Lavilla y de Sá. 2001
<i>Bombina orientalis</i>	Sokol. 1975
<i>Buergeria buergeri</i>	Okutomi. 1937
<i>Ceratophrys cranwelli</i>	Lavilla y Fabrezi. 1992
<i>Chacophrys pierotti</i>	Wild. 1999
<i>Dendrobates auratus</i>	de Sá y Hill. 1998
<i>Dendrobates tinctorius</i>	Haas. 1995
<i>Dendropsophus nanus</i>	Fabrezi y Lavilla. 1992
<i>Discoglossus sardus</i>	Púgener y Maglia. 1997
<i>Epipedobates anthonyi</i>	Haas. 1995
<i>Epipedobates boulengeri</i>	Haas. 1995
<i>Epipedobates tricolor</i>	Haas. 1995
<i>Eupsophus emiliopugini</i>	Vera Candiotti <i>et al</i> , 2011
<i>Gastrophryne carolinensis</i>	Trueb <i>et al</i> , 2011
<i>Gastrotheca gracilis</i>	Fabrezi y Lavilla. 1992
<i>Gastrotheca riobambae</i>	Haas. 1996
<i>Hamptophryne boliviana</i>	de Sá y Trueb. 1991
<i>Hylodes ornatus</i>	Bilate <i>et al</i> , 2012
<i>Hyloscirtus armatus</i>	Haas y Richards. 1998

---

<i>Hyloxalus subpunctatus</i>	Haas. 1995
<i>Hymenochirus boettgeri</i>	Sokol. 1977
<i>Hypopachus barberi</i>	Sokol. 1975
<i>Hypsiboas lanciformis</i>	de Sá. 1998
<i>Lepidobatrachus laevis</i>	Ziermann <i>et al</i> , 2013
<i>Lepidobatrachus llanensis</i>	Lavilla y Fabrezi. 1992
<i>Leptobranchella mjobergi</i>	Haas <i>et al</i> , 2006
<i>Leptodactylus elenae</i>	Vera Candiotti <i>et al</i> , 2007
<i>Leptodactylus pustulatus</i>	de Sá <i>et al</i> , 2007
<i>Leptodactylus</i> spp.	Larson y de Sá. 1998
<i>Litoria genimaculata</i>	Haas y Richards. 1998
<i>Litoria caerulea</i>	Haas y Richards. 1998
<i>Litoria xanthomera</i>	Haas y Richards. 1998
<i>Litoria nannotis</i>	Haas y Richards. 1998
<i>Litoria rheocola</i>	Haas y Richards. 1998
<i>Lysapsus limellum</i>	Alcalde, L., y M. Barg. 2006
<i>Nyctimystes dayi</i>	Haas y Richards. 1998
<i>Odontophrynus americanus</i>	Do Nascimento <i>et al</i> , 2013
<i>Odontophrynus carvalhoi</i>	Do Nascimento <i>et al</i> , 2013
<i>Odontophrynus cultripes</i>	Do Nascimento <i>et al</i> , 2013
<i>Odontophrynus maisuma</i>	Do Nascimento <i>et al</i> , 2013
<i>Pelobates syriacus</i>	Sokol. 1975
<i>Pelodytes punctatus</i>	Sokol. 1981
<i>Phyllobates bicolor</i>	Haas. 1995
<i>Phyllomedusa boliviana</i>	Fabrezi y Lavilla. 1992
<i>Phyllomedusa guttata</i>	Fabrezi y Lavilla. 1992
<i>Phyllomedusa sauvagii</i>	Fabrezi y Lavilla. 1992
<i>Physalaemus barrioi</i>	Provete <i>et al</i> , 2012
<i>Physalaemus moreirae</i>	Provete <i>et al</i> , 2011
<i>Pipa carvalhoi</i>	Sokol. 1977
<i>Pipa pipa</i>	Sokol. 1977
<i>Pleurodema thaul</i>	Barraso <i>et al</i> , 2012
<i>Pleurodema bufoninum</i>	Barraso <i>et al</i> , 2012

<i>Pseudis cardosoi</i>	Alcalde y Barg. 2006
<i>Pseudis minuta</i>	Alcalde y Barg. 2006
<i>Pseudis paradoxa</i>	Alcalde y Barg. 2006
<i>Pyxicephalus adspersus</i>	Haas. 1999
<i>Rana temporaria</i>	de Jongh. 1968; Gaupp 1893
<i>Rhinoderma darwinii</i>	Lavilla. 1987
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	Swart y de Sá. 1999
<i>Scinax acuminatus</i>	Alcalde <i>et al</i> , 2011. Fabrezi y Lavilla. 1992
<i>Scinax aromothyella</i>	Alcalde <i>et al</i> , 2011
<i>Scinax berthae</i>	Alcalde <i>et al</i> , 2011
<i>Scinax uruguayus</i>	Alcalde <i>et al</i> , 2011
<i>Scinax aff. Pinima</i>	Alcalde <i>et al</i> , 2011
<i>Silvertoneia nubicola</i>	Haas. 1995
<i>Xenopus laevis</i>	Sokol. 1977, Trueb y Hanken. 1992
<i>Xenopus tropicalis</i>	Sokol. 1977

---



## Bibliografía

- Alberch, P., S. J. Gould., G. F. Oster., y D. B. Wake. 1979. Size and Shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5 (3): 296–317.
- Alcalde, L., y M. Barg. 2006 . Chondrocranium and cranial muscle morphology in *Lysapsus* and *Pseudis* tadpoles (Anura: Hylidae: Hylinae). *Acta Zoologica*, 87: 91–100.
- Alcalde, L., F. Vera Candioti., F. Kolenc., C. Borteiro., y D. Baldo. 2011. Cranial anatomy of tadpoles of five species of *Scinax* (Hylidae, Hylinae). *Zootaxa*, 2787: 19 – 36.
- Anganoy-Criollo, M. 2010. Comparación morfológica de los renacuajos de cuatro especies de ranas venenosas crípticas (Anura: Dendrobatoidea) de Colombia. (tesis de pregrado). Universidad de Nariño. Pasto, Nariño.
- Anganoy-Criollo. M. 2012. A new species of *Allobates* (Anura, Dendrobatidae) from the western flank of the Serrania de Perijá, Colombia. *Zootaxa*, 3308: 49–62.
- Anganoy-Criollo. M. 2013. Tadpoles of the high-Andean *Hyloxalus subpunctatus* (Anura: Dendrobatidae) with description of larval variation and species distinction by larval morphology. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 53(15): 211–224.
- Barraso, D. A., L. Alcalde., L. B. Martinazzo., y N. G. Basso. 2012. External morphology, chondrocranium, cranial muscle, and buccopharyngeal features of tadpoles of *Pleurodema thaul* (Anura; Leiuperidae): A comparison with *P. bufoninum*. *Herpetologica*, 68 (1): 48–59.
- Bernal, X. E., C. Guarnizo., y H. Lüddecke. 2005. Geographic variation in advertisement call and genetic structure of *Colostethus palmatus* (Anura, Dendrobatidae) from the Colombian Andes. *Herpetologica*, 61 (4): 395-408.
- Bilate, M., P. Nogueira-Costa., y L. N. Weber. 2012. The tadpole of the hylodid frogs *Hylodes ornatus* (Bokerman, 1967), including chondrocranium description, and advertisement call. *Zootaxa*, 3249: 60–66.
- Brower, A. V. Z., y M. C. C. de Pinna. 2012. Homology and errors. *Cladistics*, 28: 529–538.

- Caldwell, J. P., A. P. Lima., y G. M. Biavatia. 2002. Descriptions of tadpoles of *Colostethus marchesianus* and *Colostethus caeruleodactylus* (Anura: Dendrobatidae) from their type localities. *Copeia*, 1: 166–172.
- Castillo-Trenn, P. 2004. Description of the tadpole of *Colostethus kingsburyi* (Anura: Dendrobatidae) from Ecuador. *Journal of Herpetology*, 38: 600–606.
- Chaparro, J. P., J. B. Pramuk., y A. G. Gluesenkamp. 2007. A new species of Arboreal *Rhinella* (Anura: Bufonidae) from Cloud Forest of Southeastern Peru. *Herpetologica*, 63 (2): 203–212.
- Coloma, L. A. 1995. Ecuadorian Frogs of the Genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). The University of Kansas Natural History Museum. Miscellaneous Publication, 87: 1–72.
- Daly, J. W., S. I. Secunda., H. M. Garraffo., T. F. Spande., A. Wisnieski., y J. F. Cover Jr. 1994. An uptake system for dietary alkaloids in poison frogs (Dendrobatidae). *Toxicon*. 32 (6): 657–663.
- de Jongh, H.J. 1968. Functional morphology of the jaw apparatus of larval and metamorphosing *Rana temporaria*. *Neth. J. Zool.* 18, 1–103.
- de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7: 367–394.
- de Sá, R. O. 1998. Chondrocranium and ossification sequence of *Hyla lanciformis*. *Journal of Morphology*, 195: 345–355.
- de Sá, R. O., y S. Hill. 1998. Chondrocranial anatomy and skeletogenesis in *Dendrobates auratus*. *Journal of Herpetology*. 32 (2): 205–210.
- de Sá, R. O., y L. Trueb. 1991. Osteology, Skeletal Development, and Chondrocranial Structure of *Hamptophryne boliviana* (Anura: microhylidae). *Journal of Morphology*, 209: 311-330.
- de Sá, R. O., R. Brandão., D., Guimarães. 2007. Description of the tadpole of *Leptodactylus pustulatus* Peters, 1870 (Anura: Leptodactylidae). *Zootaxa* 1523: 49 – 58.
- Dingerkus, G., y L.D. Uhler. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol*, 52: 229–232.
- Do Nascimento, A., T. Mott., J. Langone. The genus *Odontophrynidae* (Anura: Odontophrynidae): a larval perspective. *Zootaxa* 3700(1): 140-158.
- Ebach, M C., D. M. Williams., y T. A. Vanderlaan. 2013. Implementation as theory, hierarchy as transformation, homology as synapomorphy. *Zootaxa*, 3641 (5): 587–594.
- Eldredge, N., y J. Cracraft. 1980. Phylogenetics patterns and the evolutionary process. *Method and theory in comparative biology*. Columbia University Press. New York. 349 pp.



- Fabrezi, M., y E.O. Lavilla. 1992. Estructura del condrocraqueo y esqueleto hiobranquial en larvas de algunos hilidos neotropicales (Anura: Hylidae). *Acta Zool. Lilloana*, 41: 155–164.
- Ford, L. S., y D. C. Cannatella. 1993. The major clades of frogs. *Herpetological Monographs*, 7: 94-177.
- Frost, D. R. 2013. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6 (December 10, 2013). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Frost, D.R., T. Grant., J. Faivovich., R. Bain., A. Haas., C. F. B. Haddad., R. O. de Sá., S. C. Donnellan., C. J. Raxworthy., M. Wilkinson., A. Channing., J.A. Campbell., B. L. Blotto., P. Moler., R. C. Drewes., R. A. Nussbaum., J. D. Lynch., D. Green., y W. C. Wheeler. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297: 1–370.
- Gaupp, E. 1983. Primordial-Cranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. Universität zu Breslau, 240 pp.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183–190.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press. Cambridge, Mass. 501 pp.
- Grant, T. 2007. A new, toxic species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae: Colostethinae) from the Cordillera Central of Colombia. *Zootaxa*, 1555: 39–51.
- Grant, T., y A. G. Kluge. 2003. Data exploration in phylogenetic inference: scientific, heuristic, or neither. *Cladistics*, 19: 379-418.
- Grant, T., y A. G. Kluge. 2004. Transformation series as an ideographic character concept. *Cladistics*, 20: 23–31.
- Grant, T., y A. G. Kluge. 2005. Stability, sensitivity, science and heuristic. *Cladistics*, 21: 597-604.
- Grant, T., y C. W. Myers. 2013. Review of the frogs genus *Silverstoneia*, with description of five new species from the Colombian Chocó (Dendrobatidae: Colostethinae). *American Museum Novitates*, 3784: 1–58.
- Grant, T., y L. O. Rodríguez. 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., E. C. Humphrey, y C. W. Myers. 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., D. R. Frost., J. P. Caldwell., R. Gagliardo., C. F. B. Haddad., P. J. R. Kok., D. B. Means., B. P. Noonan., W. E. Schargel., y W. C. Wheeler. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *American Museum of Natural History*. New York, 299: 1–262.
- Haas, A. 1995. Cranial features of dendrobatid tadpoles Amphibia: Anura: Dendrobatidae. *Journal of Morphology*. 224: 241–264.
- Haas, A. 1996. Das larvale Cranium von *Gastrotheca riobambae* und seine Metamorphose Amphibia, Anura, Hylidae. *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg*, 36: 33–162.
- Haas, A. 1997. The larval hyobranchial apparatus of discoglossoid frogs: Its structure and bearing on the systematics of the Anura (Amphibia: Anura). *Journal of Zoology*,
- Haas, A. 1999. Larval and metamorphic skeletal development in the fast- developing frog *Pyxicephalus adspersus* (Anura, Ranidae). *Zoomorphology*, 119: 23-35.
- Haas, A. 2001. The mandibular arch musculature of anuran tadpoles with comments on homologies of amphibian jaw muscles. *Journal of Morphology*, 247: 1–33.
- Haas, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 19: 23–89.
- Systematic and Evolution*. 53: 179–197.
- Haas, A y S. Richards. 1998. Correlations of Cranial Morphology, Ecology, and Evolution in Australian Suctorial Tadpoles of the Genera *Litoria* and *Nyctimystes* (Amphibia: Anura: Hylidae: Pelodyadinae). *Journal of Morphology*, 238: 109-141.
- Haas, A., S. Hertwig., I. Das. 2006. Extreme tadpoles: The morphology of the fossorial megophryd larva, *Leptobranchella mjobergi*. *Zoology*, 109: 26-42.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic Systematics. *Annual Review Entomology*, 10: 97–116.
- Hennig, W. 1968. Elementos de una Sistemática filogenética. Editorial Universitaria de Buenos aires. Buenos Aires. 353 pp.
- 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.
- Kluge, A. G. 2003a. On the deduction of species relationships: a précis. *Cladistics*, 19: 233-239.

- Kluge, A. G. 2003b. The repugnant and the mature in phylogenetic inference: atemporal similarity and historical identity. *Cladistics*, 19: 356-368.
- La Marca, E. 1992. Catalogo taxonómico, biogeográfico y bibliográfico de las ranas de Venezuela. Cuadernos Geográficos. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela 9: 1-197.
- La Marca, E. 1994a. Descripción de un género nuevo de rana (Amphibia: Dendrobatidae) de la Cordillera de Merida, Venezuela. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. Anuario de Investigación 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. 1995. Biological and systematic synopsis of a genus of frogs from northern mountains of South America (Anura: Dendrobatidae: *Mannophryne*). Bulletin of the Maryland Herpetological Society, 31: 40–78.
- Larson, P., y R. O. de Sá. 1998. Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (Leptodactylidae: Leptodactylinae): Its utility in phylogenetic reconstruction. *Journal of Morphology*, 238: 287–305.
- Lavilla, E.O. 1987. La larva de *Rhinoderma darwini* D & B (Anura: Rhinodermatidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 39 (1):81-88.
- Lavilla, E.O., y R. de Sá. 2001. Chondrocranium and visceral skeleton of *Atelopus tricolor* and *Atelophryniscus chrysophorus* tadpoles (Anura, Bufonidae). *Amphibia Reptilia*, 22:167-177.
- Lavilla, E.O., y M. Fabrezi. 1992. Anatomia craneal de larvas de *Lepidobatrachus llanensis* y *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zoológica Lilloana*, 42 (1): 5 – 11.
- Lavilla, E. O., U. Caramaschi., J. E. Langone., J. P. Pombal Jr., y R. O de Sá. 2013. The identity of *Rana margaritifera* Laurenti, 1768 (Anura, Bufonidae). *Zootaxa*, 3646 (3): 251–264.
- Lynch, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publication, 53: 1–238.
- Lynch, J. D. 1982. Two new species of poison-dart frogs (*Colostethus*) from Colombia. *Herpetologica*, 38: 366–374.

- Lynch, J. D. 1996. The relationships of the Hispaniolan frogs of the subgenus *Pelorius* (*Eleutherodactylus*: *Leptodactylidae*). En Powell, R., y W. Henderson (Eds). *West Indian Herpetology: A tribute to Albert Schwartz*. *Contrib. Herpetology*, 12: 141-155.
- Lynch, J. D. 1997. Intrageneric relationships of mainland *Eleutherodactylus* II. A review of the *Eleutherodactylus sulcatus* group. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 21(80): 353-372.
- Lynch, J. D. 2006. The tadpoles of frogs and toads found in the lowlands of Northern Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 30 (116): 443–457.
- Lynch, J. D. in prep. On a *priori* test of the assumptions of homology and the necessity of such filters in phylogenetic systematic.
- Lynch, J. D., y A. M. Suarez Mayorga. 2011. Clave ilustrada de los renacuajos en las tierras bajas al oriente de los Andes, con énfasis en Hylidae. *Caldasia*, 33 (1): 235–270.
- Maslin, T P. 1952. Morphological criteria of phyletic relationships. *Systematic Zoology*, 1: 49–70.
- Myers, C. W. 1987. New generic names for some neotropical poison frogs (*Dendrobatidae*). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 36: 301–306.
- 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., y J. W. Daly. 1976. 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., y M. A. Donnelly. 1997. A tepui herpetofauna on a granitic mountain (Tamacuari) in borderland between Venezuela and Brazil: report from the Phipps Tapirapécó Expedition. *American Museum Novitates*, 3213: 1–71.
- Myers, C. W., A. Paolillo O., y J. W. Daly. 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.
- Nelson, G. J. 1973. The higher-level phylogeny of vertebrates. *Systematic Zoology*, 22(1): 87-91.
- Nelson, G. J. 1978. Phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Systematic Zoology*, 27(3): 324-345.
- Nelson, G. J. 2004. Cladistics: Its arrested development. En: Williams, D., y P. L. Forey (Eds). *Milestones in Systematics*. CRC Press, The Systematics association. Boca Raton, pp: 127 – 147.

- Nelson, G. J., y N. I. Platnick. 1981. Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance. Columbia University Press, New York. 567 pp.
- Nixon, K. C., y J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9: 413–426.
- Noble, G.K. 1926. The pectoral girdle of the brachycephalid frogs. *American Museum Novitates*, 230: 1–14.
- Okutomi, K. 1937. Die Entwicklung des Chondrocraniums von *Polypedates buergeri schlegelii*. *Z. Anat. Entwicklungsgesch.*, 3002: 1 – 33.
- Páez-Vacas, M. I., L. A. Coloma., y J. C. Santos. 2010. Systematics of the *Hyloxalus bocagei* complex (Anura: Dendrobatidae), description of two new cryptic species, and recognition of *H. maculosus*. *Zootaxa*, 2711: 1 – 75.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. En Joysey, K. A, y A. E. Friday (Eds). Problems in phylogenetic reconstruction. Systematic Association, 21: 21–74.
- Pramuk., J. B., T. Robertson., J. W. Sites Jr., y B. P. Noonan. 2008. Around the World in 10 Million Years: Biogeography of the Nearly Cosmopolitan True Toads (Anura: Bufonidae). *Global Ecology and Biogeography*, 17: 72–83.
- Proveté, D. B., M V. Garey., N. Y. N. Dias, y D. de C. Rossa-Feres. 2011. The tadpole of *Physalaemus moreirae* (Anura: Leiuperidae). *Herpetologica*, 67 (3): 258 – 270.
- Proveté, D. B., M V. Garey., L. F. Toledo., J. Nascimento, L. B. Lourenço., D. de C. Rossa-Feres., y C. F. B. Haddad. 2012. Redescription of *Physalaemus barriori* (Anura: Leiuperidae). *Copeia*, 2012(3): 507 – 518.
- Pugener, L., y M. Maglia. 1997. Osteology and Skeletal Development of *Discoglossus sardus* (Anura: Discoglossidae).
- Pusey, H.K. 1943. On the head of the liopelmid frog, *Ascaphus truei*. I. The chondrocranium, jaws, arches, and muscles of a partly-grown larva. *Q. J. Microsc. Sci.* 84, 105–185.
- Pyron, R. A., y J. J. Wiens. 2011. A Large-Scale Phylogeny of Amphibia Including over 2800 Species, and a Revised Classification of Extant Frogs, Salamanders, and Caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 543–583.
- Rieppel, O., y M. Kearney. 2002. Similarity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 59–82.
- Sánchez, D. A. 2013. Larval morphology of dart-poison frogs (Anura: Dendrobatidae: Aromobatidae and Dendrobatidae)

- Santos, J. C., L. A. Coloma., K. Summers., J. P. Caldwell., R. Ree., y D. C. Cannatella, 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean Lineages. *PLoS Biology*, 7(3):448–461.
- Savage, J. M. 1968. The dendrobatid frogs of Central America. *Copeia*, 1968: 745–776.
- Savage, J. M., y F. Bolaños. 2009. A checklist of the amphibians and reptiles of Costa Rica: addition and nomenclatural revisions. *Zootaxa*, 2005: 1 – 23.
- Swart, C., R. de Sá. 1999. The condrocranium of the Mexican Burrowing Toad, *Rhinophrynus dorsalis*. *Journal of Herpetology*, 33: 23-28.
- Silverstone, P. A. 1975. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin*, 21: 1–55.
- Silverstone, P. A. 1976. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* Bibron in Sagra (family Dendrobatidae). *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin*, 27: 1–53.
- Sokol, O. M. 1975. The phylogeny of anuran larvae: A new look. *Copeia*, 1–23.
- Sokol, O.M. 1977. The free swimming *Pipa* larvae, with a review of pipid larvae and pipid phylogeny (Anura: Pipidae). *Journal of Morphology*, 154: 357–426.
- Sokol, O.M. 1981. The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. *Journal of Morphology*, 169: 161–183.
- Trueb, L., J. Hanken. Skeletal Development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae). *Journal of Morphology* 214: 1 – 41.
- Trueb, L., R. Diaz., D. Blackburn. 2011. Osteology and chondrocranial morphology of *Gastrophryne carolinensis* (Anura: Microhylidae), with a review of the osteological diversity of New World microhylids. *Phyllomedusa*, 10 (2): 99-135.
- Van Bocxlaer, I., S. P. Loader., K. Roelants., S. D. Biju., M. Menegon., y F. Bossuyt. 2010. Gradual Adaptation Toward a Range-Expansion Phenotype Initiated the Global Radiation of Toads. *Science*, 327: 679–682.
- van Eeden, J.A. 1951. The development of the chondrocranium of *Ascaphus truei* with special references to the relations of the palatoquadrate to the neurocranium. *Acta Zoologica. Stockh*, 32: 41–176.
- Vélez, C. 1995. Estudio taxonómico del grupo *Bufo typhonius* (Amphibia, Anura, Bufonidae) en Colombia. Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Colombia.
- Vera Candioti, M. F. 2007. Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: systematic relevance and correlation with feeding habits. *Zootaxa*, 1600: 175 pp.

- Vera Candiotti, M. F., F. Brusquetti., F. Flavia. 2007. Morphological characterization of *Leptodactylus elenae* tadpoles (Anura: Leptodactylidae: *L. fuscus* group), from central Paraguay. *Zootaxa*, 1435: 1 -17.
- Vera Candiotti, M. F., J Nuñez., C. Úbeda. 2011. Development of the nidicolous tadpoles of *Eupsophus emilio pugini* (Anura: Cycloramphidae) until metamorphosis, with comments on systematic relationships of the species and its endotrophic developmental mode. *Acta zoological*, 92: 27-45.
- Watrous, L. E., y Q. D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*, 30 (1): 1–11.
- Wild, E. R. 1999. Description of the Chondrocranium and Osteogenesis of the Chacoan Burrowing Frog, *Chacophrys pierotti* (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Morphology*, 242: 229-246.
- Wogel, H., P. A. Abrunhosa., y L. N Weber. 2004. The tadpole, vocalization and displays of *Hylodes nasus* (Anura: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia*, 25: 219–227.
- Ziermann J., C. Infante., J. Hanken; L. Olsson. 2013. Morphology of the cranial skeleton and musculature in the obligate carnivorous tadpole of *Lepidobatrachus laevis* (Anura: Ceratophryidae). *Acta zoological*, 94: 101- 112.
- Zimmermann, H., y E. Zimmermann, 1988. Etho-taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei pfeilgiftfroschen (Anura: Dendrobatidae). *Salamandra*, 24: 125-160.