

REVISIÓN TAXONÓMICA DEL *COLOSTETHUS* DEL NORTE DE VENEZUELA CONFUNDIDO DURANTE LARGO TIEMPO CON *C. BRUNNEUS*

ENRIQUE LA MARCA,^{1,2} JESÚS MANZANILLA³ Y ABRAHAM MIJARES-URRUTIA⁴

¹ Laboratorio de Biogeografía, Escuela de Geografía, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

³ Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela, y Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, España

⁴ Colección Herpetológica Regional, Centro de Investigaciones en Ecología y Zonas Áridas (CIEZA), Universidad Francisco de Miranda, Apartado 7559, Santa Ana de Coro 4101-A, Venezuela

Resumen: Durante más de cuatro décadas, algunas de las poblaciones de *Colostethus* presentes en los sistemas montañosos del Norte de Venezuela fueron identificadas como *C. brunneus*. Una revisión detallada sustenta la noción de que éstas corresponden a una especie distinta de *C. brunneus*. La nueva especie, descrita aquí como *Colostethus pittieri*, pertenece al grupo de *C. brunneus*, y es afín a *C. marchesianus* y *C. humilis*. Estudios moleculares basados en ADN mitocondrial agrupan al nuevo taxón como la especie hermana de *C. humilis*. En este trabajo describimos los adultos y el renacuajo de esta nueva especie, y discutimos aspectos sobre su ecología, historia natural y estado de conservación. *Colostethus pittieri* sp. nov. se caracteriza por los siguientes atributos: piel del dorso relativamente lisa; tímpano conspicuo en su parte inferior y anterior, oculto parcialmente por un engrosamiento dérmico en su parte superior; punta del hocico subtriangular a semicircular en vista lateral; canto rostral indefinido, ligeramente cóncavo; primer dedo de la mano más largo que el segundo; disco del tercer dedo de la mano aproximadamente igual de ancho que la falange precedente; quillas o repliegues gruesos a los lados de los dedos de la mano; pliegue corto sobre la abertura de la cloaca, de borde entero; pliegue tarsiano curvo, con borde bien definido; fórmula de la membrana interdigital en el pié: I0-0II0.5-0.5III1-1IV0-0V; quillas gruesas en dedos del pié; bandas claras dorsolaterales difusas o ausentes; disco del cuarto dedo del pié dos veces más ancho que la falange que le precede; banda oblicua, marcas sobre el pecho, banda ventrolateral y marcas sobre el vientre ausentes; hembras adultas con garganta y vientre amarillos, machos adultos con vientre gris claro y pecho y garganta negros; dedo III de la mano no engrosado; odontoforos vomerianos no evidentes; dientes no apreciables en el maxilar ni en el premaxilar; proceso lingual medio ausente; almohadilla supracarpiana presente sobre la porción distal del antebrazo de los machos; testículos crema.

Palabras claves: *Colostethus brunneus*, *Colostethus pittieri*, Taxonomía, Ecología, Conservación, Amphibia, Dendrobatidae, Venezuela.

Abstract: "Taxonomic revision of the *Colostethus* from northern Venezuela for long time mistaken for *C. brunneus*". For more than four decades, some populations of *Colostethus* in the mountain systems from Northern Venezuela were identified as *C. brunneus*. A detailed revision supports the notion that these correspond to a species different from *C. brunneus*. The new species, described here as *Colostethus pittieri*, belongs to the *C. brunneus* group, and is close to *C. marchesianus* and *C. humilis*. Molecular studies based on mitochondrial DNA group the new taxon as the sister species of *C. humilis*. We describe here the adults and the tadpoles of this new species, and discuss aspects of its ecology, natural history and conservation status. *Colostethus pittieri* sp. nov. is distinguished by the following attributes: skin of dorsum relatively smooth; tympanum conspicuous in its inferior and anterior parts, partially concealed by a dermal thickening in its superior part; point of snout sub-triangular to semicircular in lateral view; canthus rostralis ill-defined, slightly concave; first finger longer than second; disc on third finger about equal in width than preceding phalanx; keels along fingers; short fold over cloacal opening, with entire border; tarsal fold curved, with well-defined border; web-foot formula: I0-0II0.5-0.5III1-1IV0-0V; keels on toes; dorsolateral pale bands diffuse or absent; disc on fourth toe twice wider than preceding phalanx; oblique band, marks on chest, ventrolateral band and marks on venter absent; adult females with yellow throat and venter; finger III not thickened; vomerine odontophores not evident; teeth not evident on maxilla or premaxilla; median lingual process absent; supracarpal pad present on distal portion of forearm; testicles cream.

Key words: *Colostethus brunneus*, *Colostethus pittieri*, Taxonomy, Ecology, Conservation, Amphibia, Dendrobatidae, Venezuela.

Las ranas del género *Colostethus*, con una distribución esencialmente neotropical, están representadas en Venezuela por no menos de 19 especies (Frost 2004). Del Norte de este país sudamericano, en la porción central de la Cordillera de la Costa, han sido referidas solamente tres, *Colostethus bromelicola* (Test 1956), *C. brunneus* (Cope 1887) y *C. dunnii* (Rivero 1961). Esta última ha sido objeto de una revisión reciente, aunque sus relaciones sistemáticas siguen siendo enigmáticas (La Marca 2004). *Colostethus brunneus* y *C. bromelicola* fueron incluidas por Rivero (1990) dentro del "grupo II" de *Colostethus*, agrupación fenética definida por especies que poseen bandas dorsolaterales y ventrolaterales, flancos de color negro y tamaño generalmente menor de 20 mm. Sus nombres aparecen en la literatura de anfibios del norte de Venezuela desde 1956, con una historia taxonómica de pocos cambios respecto de su asignación genérica, en la cual han estado involucrados, además del más reciente uso como *Colostethus*, los nombres de *Prostherapis* y *Phyllobates*.

El nombre de *brunneus* (con sus diferentes asociaciones genéricas) ha sido aplicado indistintamente a algunas poblaciones de ranas dendrobátidas del Norte y del Sur de Venezuela, aún cuando ya Rivero (1961) había notado una diferencia en el tamaño de los discos en los dedos del pié (de mayor tamaño en los ejemplares del Sur). La Marca (1992) sugirió que este nombre probablemente representaba un taxon diferente a *Prostherapis brunneus* Cope, 1887, y más tarde precisó (La Marca 1997a; IUCN et al. 2004) que las poblaciones del Norte del país correspondían a una especie hasta entonces sin describir. Los ejemplares al Sur del Orinoco han sido identificados como *C. brunneus* por Rivero (1961) y La Marca (1997a).

La revisión detallada de los ejemplares del Norte de Venezuela sustenta la propuesta de que ellos representan una especie distinta de *Colostethus brunneus* y formas afines. El objeto de este trabajo es describir este nuevo taxón de anfibios.

Materiales y métodos: Los ejemplares empleados para la descripción fueron coleccionados manualmente, con redes de mano o mediante trampas de caída provistas de cercas de desvío. Las larvas fueron capturadas utilizando redes de mano. Las coordenadas geográficas de las localidades de colección fueron tomadas con un geoposicionador Garmin® 12 G.P.S. Los datos de localidad y museo para los individuos de la serie tipo son dados en la descripción, mientras que los de ejemplares adicionales de ésta y otras especies estudiadas se muestran en el Apéndice 1. Los acrónimos de los museos citados en este trabajo identifican a las siguientes instituciones: ANSP= Academy of Natural Sciences, Filadelfia, Estados Unidos; EBRG= Estación Biológica de Rancho Grande, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, Maracay, Venezuela; KU= Museo de Zoología de la Universidad de Kansas, Lawrence, Estados Unidos; MBUCV= Museo de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas; MCNG= Museo de Ciencias Naturales Guanare, Venezuela; ULABG= Colección de Anfibios y Reptiles, Laboratorio de Biogeografía, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela; UMMZ= University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan, Estados Unidos.

El formato de la descripción, la fórmula de las membranas interdigitales y las medidas empleadas se presentan siguiendo a La Marca (1997a). Los numerales 1 al 19 en el formato de la sección de Definición y Diagnóstico siguen a La Marca (1997a); para apuntar caracteres que han probado ser útiles en diagnosticar especies de *Colostethus*, aquí agregamos los numerales 20 al 22. Estos se corresponden, respectivamente, con la coloración de los testículos (siguiendo a Coloma 1995), presencia de un proceso lingual medio (Grant et al. 1997) y una almohadilla supracarpiana en machos (Myers y Donnelly 2001).

Las abreviaturas empleadas en el texto son las siguientes: longitud hocico-cloaca (LHC); largo de la cabeza (LC; tomado desde el ángulo posterior de la boca hasta al extremo del hocico); ancho de la cabeza (AC; a nivel del ángulo de contacto de las mandíbulas); longitud del pie (PIE; desde el borde proximal del tubérculo metatarsiano externo hasta el extremo distal del dedo IV del pie); longitud de la mano (MANO; desde el borde proximal del tubérculo palmar al extremo distal del dedo III de la mano); longitud de la tibia (LT; desde el borde externo de la articulación tibio-femoral hasta el talón); diámetro horizontal del tímpano (TIM); ancho del párpado superior (PS); distancia interorbital (DIO); longitud del hocico (LH; desde el ángulo anterior del ojo hasta la punta del hocico); distancia ojo-narina (DON; desde borde anterior del ojo hasta borde posterior de narina); distancia narina-hocico (DNH; desde borde anterior de narina hasta la punta de la nariz, siguiendo el contorno del hocico); diámetro horizontal del ojo (DHO; longitud total a nivel medio del globo ocular); distancia internarinal (DIN; entre los bordes internos de la narina); distancia ojo-tímpano (DOT; desde el borde posterior medio del ojo hasta el borde anterior medio del tímpano); largo de la lengua (LL); y ancho de la lengua (AL).

Para la descripción de la especie se emplearon ejemplares adultos: se consideraron machos adultos a ejemplares que presentaban testículos agrandados, saco vocal, hendeduras vocales y saco vocal oscurecido; se consideraron hembras adultas a ejemplares que presentaban huevos maduros, o en su defecto presentaban oviductos agrandados y con circunvoluciones. Para la descripción de la larva se examinaron ejemplares provenientes de la localidad tipo, en estadios de desarrollo de 32 y 37 (según la tabla de desarrollo de Gosner 1960) identificados bajo el número ULABG 3960. Se empleó un ejemplar en estadio 37 para confeccionar la descripción. La terminología y caracteres empleados siguen la propuesta de Mijares-Urrutia (1998). Las medidas fueron tomadas con un vernier Helios® con una apreciación de 0.01 mm, bajo una lupa de disección WILD® M5A; las ilustraciones fueron realizadas utilizando una cámara lúcida adicionada a la lupa. Para la anotación de la fórmula de filas de queratodontes se empleó el sistema de Altig (1970).

Para maximizar el esfuerzo de captura empleamos trampas de caída provistas de formalina al 10% a la cual se adicionó jabón líquido. Estas fueron colocadas en transectos lineales de cinco trampas cada uno. Los transectos fueron ubicados en dos de los ambientes característicos de la vertiente Norte del Parque Nacional Henri Pittier, cercano a la localidad de La Trilla, Estado Aragua (Venezuela),

como sigue: 1) bosque semideciduo (selva semidecidua, según Manzanilla *et al.* 1995; o bosque tropófilo basimontano, según Huber y Alarcón 1988), ubicado a un kilómetro al sureste de La Trilla, a 260 m s.n.m.; 2) bosque siempreverde (selva de galería, según Manzanilla *et al.* 1995; o bosque ribereño, según Huber y Alarcón 1988), en un riachuelo afluente del río La Trilla, a 160 m s.n.m. Cada trampa constituyó una unidad conformada por dos recipientes de plástico de 10 L de capacidad, enterrados con el borde superior al ras del suelo. Los envases se ubicaron al extremo de cercas de desvío elaboradas con mallas plásticas de retículo fino, con 3 m de longitud y 0,2 m de altura. Cada cerca fue colocada formando un ángulo de 45° con una recta imaginaria que unía todos los envases. Cada trampa se separó de la siguiente por una distancia de 10 m. En el Bosque siempreverde, las trampas se colocaron, de manera alternada, a cada lado del curso del río y a tres metros de distancia de éste. Las trampas fueron revisadas de manera periódica dos veces al mes, durante 10 meses, en el transcurso del año 1993.

Examinamos el contenido estomacal de 40 individuos, 20 hembras ($x = 16,7 \text{ mm} \pm 1,2$) y 20 machos ($x = 16,9 \text{ mm} \pm 0,6$), todos provenientes de la localidad de La Trilla, a 160 m s.n.m. Un total de 219 y 452 presas fueron extraídas de las hembras y los machos, respectivamente. Las presas fueron separadas e identificadas hasta el nivel de Orden.

Colostethus pittieri sp. nov.

Figs. 1-5

[?] *Prostherapis trinitatis*. Boettger 1896 :54

Phyllobates brunneus. Test 1956:8. Rivero 1961:166 (parte).

Rivero 1964a:304. Rivero 1964b:311. Tello 1968:247.

Prostherapis brunneus. Ginés 1959:134 (parte).

[?] *Colostethus?* *brunneus*. Rivero 1971:394. Rivero 1990

("1988"):10 (parte).

Colostethus brunneus. Edwards 1974a:148 (parte). La Marca

1992:24 (parte). Manzanilla *et al.* 1995:298. La Marca 1995:61

(parte). La Marca 1997a ("1996"):13 (parte). La Marca

1997b:114 (parte). Barrio 1998:16. Barrio y Fuentes 1999:2.

[?] *Colostethus* "of the *fuliginosus* group". Lynch 1979:197.

Colostethus cf. *brunneus*. Mijares-Urrutia y Arends 2000:5 (parte).

Holotipo: Hembra adulta (oviductos agrandados y con circunvoluciones, sin huevos), coleccionada por Jesús Manzanilla el 5 de abril de 1994 y depositada en la colección ULABG bajo el número 5564.

Localidad tipo: Venezuela: Estado Aragua: Municipio Ocumare de la Costa de Oro (antes Municipio Mario Briceño Iragorri): quebrada afluente del Río La Trilla, 170 m s.n.m., entre la Estación Biológica de Rancho Grande y Ocumare de la Costa, vertiente Norte del Parque Nacional Henri Pittier (10°22'52" N; 67°44'57" W).

Paratipos: ULABG 5551-5563, topotipos, con los mismos datos que el holotipo. ULABG 5565-5578, topotipos, con los

mismos datos que el holotipo, aunque coleccionados el 9 de mayo de 1994. ULABG 3954-3959, topotipos coleccionados el 27 de abril de 1995 por Enrique La Marca y Jesús Manzanilla.

Etimología: El epíteto específico es un patronímico usado como un sustantivo en el caso genitivo singular, en honor a Henri Pittier, científico suizo cuya campaña en pro de la defensa de las áreas naturales de Venezuela culminó con el decreto del Parque Nacional que hoy lleva su nombre y donde se encuentra la localidad tipo de la nueva especie.

Definición y Diagnósis: Una especie del género *Colostethus* de tamaño pequeño (LHC en machos 16.8 mm, n= 10, valores extremos 16.3-18.3. LHC en hembras 18.8 mm, n= 12, valores extremos 16.3-20.0) definida por los siguientes caracteres: (1) piel del dorso relativamente lisa; (2) tímpano conspicuo en su parte inferior y anterior, oculto parcialmente por un engrosamiento dérmico en su parte superior; (3) punta del hocico subtriangular a semicircular, en vista lateral; (4) canto rostral indefinido, ligeramente cóncavo; (5) primer dedo de la mano más largo que el segundo; (6) disco del tercer dedo de la mano aproximadamente igual de ancho que la falange precedente; (7) quillas o pliegues gruesos a los lados de los dedos de la mano, particularmente en los artejos distales de todos los dedos; (8) pliegue sobre la abertura de la cloaca corto, de borde entero; (9) pliegue tarsiano curvo con borde bien definido; (10) fórmula de la membrana interdigital en el pie: I0-0II0.5-0.5III1-1IV0-0V; (11) quillas gruesas en todos los dedos del pie; (12) bandas claras dorsolaterales difusas o ausentes; (13) disco del cuarto dedo del pie dos veces más ancho que la falange que le precede; (14) banda oblicua ausente; (15) marcas sobre el pecho ausentes; (16) banda ventrolateral ausente; (17) marcas sobre el vientre ausentes; hembras adultas con garganta y vientre amarillos, machos adultos con vientre gris claro y pecho y garganta negros; (18) dedo III de la mano no engrosado; (19) odontoforos vomerianos no evidentes; dientes no apreciables en el maxilar ni en el premaxilar; (20) proceso lingual medio ausente; (21) almohadilla supracarpiana presente sobre la porción distal del antebrazo (muñeca) de los machos; (22) testículos crema.

Colostethus pittieri (Fig. 1) ha sido confundida por más de cuatro décadas con *C. brunneus*, por lo que es pertinente compararla primero con esta última especie. La nueva especie presenta el tímpano visible y el primer dedo de la mano más largo que el segundo (tímpano escondido y primer dedo de la mano igual al segundo en *C. brunneus*, según Cope 1887), pliegue tarsiano curvo con borde bien definido y ausencia de una banda ancha clara que interrumpe la franja lateral oscura (pliegue tarsiano en forma de tubérculo; banda ancha clara presente; Morales 2000, basado en sintipos de *C. brunneus*). *Colostethus pittieri* difiere de *C. brunneus* según Edwards (1974b), provenientes de la localidad tipo de esta última especie (caracteres entre paréntesis) por poseer el disco del tercer dedo de la mano aproximadamente igual de ancho que la falange precedente (más ancho que el diámetro del dedo); fórmula de la membrana interdigital en los dedos medios del pie un poco más extensa, I10.5-0.5III1-1IV (I10.5-0.0II10.5-0.5IV); banda dorsolateral difusa o ausente (presente) y banda oblicua ausente (presente).

Con respecto a estos dos últimos caracteres es pertinente recalcar inconsistencias en las descripciones para *C. brunneus* dada por algunos autores. Edwards (1974b) señala la presencia de una banda dorsolateral y una banda oblicua en ejemplares que provienen de la localidad tipo de *C. brunneus*. Morales (2000), quien revisó sintipos de la especie, señala en la diagnosis de la especie que ésta carece de la primera ("línea dorsolateral ausente") y aunque señala la presencia de una "línea oblicua clara en la región antero-inguinal", ésta no es evidente en la figura que acompaña la reseña de la especie Morales (2000:14 y Fig. 5). Estas y otras inconsistencias, como en lo que respecta al largo de los dos primeros dedos de la mano, presencia de pliegues a lo largo de los dedos y extensión de la membrana en los pies, destacan la necesidad de una revisión de la especie, lo cual escapa al objetivo de este trabajo.

Del resto de los *Colostethus* al Sur del río Orinoco, *C. pittieri* es más parecido a *C. marchesianus* y a *C. undulatus*. Difiere de *C. marchesianus* (caracteres tomados de Caldwell *et al.* 2002a) ya que este último es más pequeño (adultos <17 mm), posee el disco del tercer dedo de la mano algo más ancho que el ancho de la falange precedente; las quillas a los lados de los dedos del pie son poco desarrolladas, mientras que están ausentes en la mano; las bandas claras dorsolaterales son anchas y distintas; una banda oblicua lateral presente. Se diferencia de *C. undulatus* (caracteres tomados de Myers y Donnelly 2001) ya que este último es de mayor tamaño (20-25 mm LHC); posee el tubérculo metacarpiano interno de mayor tamaño (1/3 del palmar); presenta el tubérculo metatarsiano externo mayor y más elevado; discos de manos y pies más expandidos; y un patrón dorsal de coloración con manchas en el medio del dorso mejor definidas.

De los *Colostethus* del Norte de Venezuela, *C. pittieri* puede compararse con *C. bromelicola* y *C. humilis*. Se diferencia de *C. bromelicola* (caracteres tomados de Test 1956), una especie simpátrica que ha sido asociada con su mismo grupo fenético por Rivero (1990), ya que esta última presenta el primer dedo más corto que el segundo, una línea clara dorsolateral desde el ojo hasta la pata trasera y sin cadena de manchas oscuras sobre el dorso, disco del dedo IV del pie de mayor tamaño en relación con el tímpano, membrana interdigital en los pies considerablemente engrosada, un pliegue tarsiano elevado y bien definido, y muslos más delgados. Adicionalmente, el renacuajo de *C. pittieri* difiere de *C. bromelicola* (datos de este último, entre paréntesis, tomados de La Marca y Mijares-Urutia 1998), por poseer el cuerpo pigmentado (cuerpo translúcido), aleta caudal dorsal con origen en la unión cuerpo-cola (aleta caudal dorsal claramente se origina sobre la cola), disco oral intramarginal (disco oral transangular) y fórmula de queratodontes 2/3 (queratodontes 2(1-2)/3).

Estudios moleculares recientes basados en análisis de ADN mitocondrial (Manzanilla *et al.* 2002; JM, datos no publicados), relacionan a *C. pittieri* como la especie hermana de *C. humilis*. *Colostethus pittieri* difiere de *C. humilis* (caracteres tomados de La Marca *et al.* 2002) porque este último posee una banda lateral oscura difusa, el primer dedo de la mano aproximadamente del mismo tamaño que el segundo; el tubérculo palmar más pequeño y menos pronunciado; tubérculos metatarsianos externos e internos de menor tamaño y menos protuberantes;



FIG. 1. Paratopotipo de *Colostethus pittieri* (hembra adulta ULABG 5553) de La Trilla, 150 m, estado Aragua, Venezuela. De una diapositiva a color del autor.

Paratopotype of *Colostethus pittieri* (adult female ULABG 5553) from La Trilla, 150 m, Aragua State, Venezuela. From a color slide by the author.

y pliegues bien pronunciados en los dedos. El patrón de distribución de ambas especies es alopatrico, con *C. pittieri* distribuido a través de formaciones montañosas del tramo central de la Cordillera de la Costa y el complejo montañoso de Lara y Falcón, mientras que *C. humilis* habita la porción nororiental de los Andes Venezolanos. El tronco ancestral que diera origen a estas especies pudo haberse originado de elementos de tierras bajas amazónicas que colonizaron los Andes independientemente de otros linajes de ranas dendrobátidas, tal como fue postulado para *C. humilis* por La Marca *et al.* (2002).

Descripción del holotipo: cabeza tan ancha como larga; región interorbital ligeramente convexa, sin crestas craneanas; distancia interorbital 1.5 veces más ancha que el párpado superior; canto rostral ligeramente cóncavo, poco definido; narinas ligeramente elevadas, dirigidas lateralmente y ligeramente hacia atrás, ubicadas más próximas al extremo anterior del hocico que al ojo, aproximadamente a 1/3 de la distancia entre la punta del hocico y el borde anterior del ojo. Región loreal casi vertical, algo cóncava, con un descenso abrupto hacia los labios. Punta del hocico redondeada (semicircular) en vista lateral; ligeramente semicircular, entre las narinas, en vista dorsal. Longitud horizontal del ojo 1.5 veces la distancia del ojo a la narina; distancia entre narinas mayor (1.5 veces) que la distancia entre el ojo y la narina. Tímpano conspicuo en sus partes anterior e inferior, parcialmente oculto por un engrosamiento dérmico, separado del ojo por una distancia aproximada de 1/4 de su longitud horizontal. Longitud horizontal del tímpano 1/2 del diámetro del ojo.

Lengua 1.8 veces más larga que ancha, de forma espatulada, con bordes casi paralelos; ligeramente escotada en su borde posterior; cerca de 2/3 posteriores libre; proceso lingual ausente. Coanas pequeñas, redondeadas, ampliamente separadas entre sí, ocultas por el borde palatal del arco maxilar. Odontoforos vomerianos no evidentes. Dientes no apreciables en maxilar y premaxilar.

Superficie del dorso con tubérculos inconspicuos, desde la región occipital al sacro; tubérculos planos más conspicuos, pero no protuberantes, hacia el extremo posterior del dorso. Tubérculos planos, relativamente grandes, en la parte posterior de cada párpado. Flancos con tubérculos planos a lo largo de toda su extensión. Garganta, pecho y vientre lisos. Piel relativamente lisa en miembros anteriores; pliegue ulnar ausente; tubérculo metacarpiano externo (palmar) de forma oval, entero, ligeramente más largo que ancho, aproximadamente 3,5 veces el tamaño del tubérculo metacarpiano interno (tenar). Tubérculo tenar ovalado, aproximadamente dos veces más largo que ancho; tubérculos supernumerarios ausentes; tubérculos subarticulares de los dedos de las manos ovalados, elevados. Discos en los dedos pequeños, ligeramente más anchos que largos. El disco del tercer dedo sólo ligeramente más ancho que la falange precedente. El mayor de los discos, sobre el dedo IV, aproximadamente 1/6 del tamaño del tímpano cuando se coloca directamente sobre este.

Dedos de las manos sin membranas; quillas inconspicuas en el dedo III a lo largo de las dos últimas falanges, extendiéndose hasta antes del disco. Primer dedo de la mano más largo que el segundo por aproximadamente la mitad de la altura de su disco (Fig. 2). Tercer dedo de la mano no engrosado. Abertura de la cloaca muy por encima de línea media imaginaria que une a los muslos. Pliegue sobre la abertura de la cloaca reducido, con borde entero que cubre totalmente la abertura de la cloaca. Abertura de la cloaca dirigida posteroventralmente; longitud de la tibia 44.3% de la longitud hocico-cloaca. Superficie dorsal de muslos, tibia y tarso, con tubérculos poco evidentes de baja elevación, aunque más prominentes en las tibias. Pliegue tarsiano corto, bien definido, situado cerca del plano longitudinal medio del tarso, hacia su tercio posterior, conectado anteriormente con la base del tubérculo metatarsiano interno (Fig. 3). Pliegue tarsiano con borde posterior elevado, bien definido y oscurecido en su borde externo cercano a la articulación tibio-tarsiana, con un sesgo oblicuo casi a la mitad de su extensión y terminado en una quilla engrosada. Tubérculo metatarsiano interno prominente, aproximadamente del mismo tamaño que el tubérculo metatarsiano externo. Tubérculo metatarsiano externo subcónico en vista lateral. Pié sin tubérculos supernumerarios. Tubérculos subarticulares de los dedos de los pies entre redondeados y ovals, desde aplanados a subcónicos, no divididos; dedos de los pies con membrana basal entre los dedos II-III y III-IV, fórmula: I0-0II0.5-0.5III1-1IV0-0V; quilla lateral engrosada a lo largo de todos los dedos, más evidente sobre el dedo IV. Extremo distal de los dedos terminados en un disco, más grande sobre el dedo IV; discos más anchos que largos; disco del dedo IV del pié cerca de dos veces más ancho que la falange que le precede, 1/5 del tamaño del tímpano cuando es colocado directamente sobre éste. Los talones se solapan cuando los muslos son colocados en ángulo recto al eje longitudinal del cuerpo, alcanzan al ojo cuando los miembros posteriores son extendidos hacia adelante, paralelos al eje longitudinal del cuerpo.

Medidas del holotipo (en mm): LHC: 18.7; LT: 8.3; P: 7.4; M: 4.6; TIM: 1.2; AC: 5.5; LC: 6.5; DIO: 2.1; PS: 1.4; DNH: 0,7; DON: 1.6; DHO: 2.4; DIN: 2.6; DOT: 0,3 (derecho); LL: 3.7; AL: 2.0.

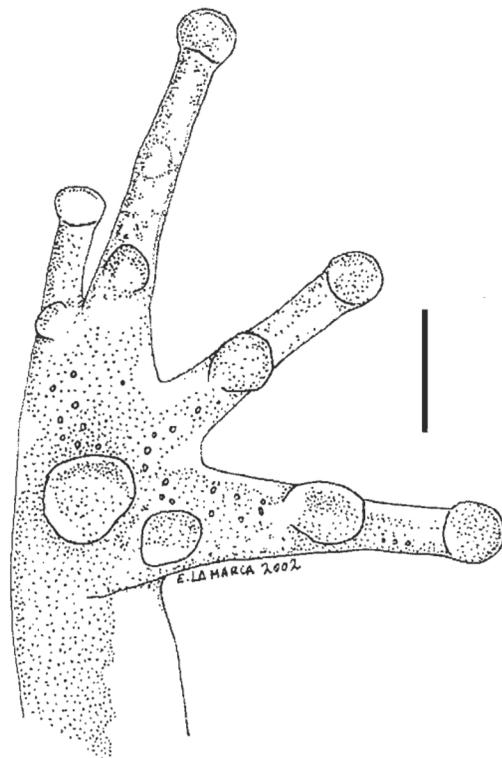


FIG. 2. Mano izquierda del holotipo de *Colostethus pittieri* (ULABG 3955). Escala igual 1 mm.

Left hand of holotype of *Colostethus pittieri* (ULABG 3955). Scale equals 1 mm.

Coloración del holotipo en alcohol: Dorso pardo, casi uniforme en vista general; en detalle se muestra como de fondo pardo claro muy manchado de oscuro. Banda de color pardo-oscuro que conecta las narinas, bordeando el hocico y que se prolonga hacia atrás como una banda loreal oscura hasta el ojo; a partir de la parte posterior del ojo se ensancha y se continúa en forma de una banda lateral, unas dos veces más ancha que la banda loreal. Región inguinal con una mancha irregular poco definida de color claro, pero que no llega a formar una banda cubierta de numerosos melanoforos. Mitad inferior del costado crema claro, en forma de banda con diminutos puntos pardos; esta banda crema se extiende hacia delante, pasando sobre la inserción del brazo, conectándose con los labios y rodeando a la punta del hocico. Labio superior con una concentración de puntitos pardo-oscuros en la parte media y posterior. Mitad superior del tímpano cubierto por una banda lateral de color pardo-oscuro. Brazo pardo claro, con manchas en forma de barras interrumpidas en la parte anterior y posterior. Antebrazos con congregaciones de puntos que conforman barras indefinidas. Palmas y plantas con numerosos puntos pardos oscuros diminutos; tubérculos subarticulares grisáceos. Escudetes dérmicos pardo-oscuros. Muslos y tibias, dorsalmente, cada uno con una mancha oscura en forma de barra. Parte posterior de los muslos con áreas despigmentadas más o menos redondeadas. Tarsos pardo-oscuros. Borde posterior del pliegue tarsiano negruzco, con una mancha posterior crema irregular. Pliegue sobre la abertura de la cloaca oscuro, con dos manchas irregulares cortas hacia los lados.

Coloración en vida: Garganta y vientre amarillo en las hembras ULABG 3954-3956; machos 3958-3959 con vientre gris claro, pecho y garganta negros, mentón gris claro. Juvenil ULABG 3957 con la garganta amarillenta y vientre gris blancuzco. Todos estos ejemplares tenían muslos dorsalmente de color gris claro; brazos y antebrazos dorsalmente de color rosado salmón (notas de campo ELM, 27 abril 1995).

Variación en la serie tipo: En todos los ejemplares examinados el primer dedo de la mano es más largo que el segundo; sin embargo, UMMZ 113885 tiene ambos dedos iguales en longitud. En UMMZ 113885 el pliegue supra-cloacal cubre parcialmente la abertura de la cloaca, a diferencia de la condición más común donde el pliegue cubre totalmente esta última. Otras variaciones encontradas en la serie tipo son: la punta del hocico puede ser ligeramente truncada en perfil (ULABG 3955); 1/5 posterior de la lengua puede estar libre (ULABG 3955); dientes maxilares diminutos presentes (ULABG 5552, 5560, 5564); los talones se extienden hasta un punto entre la nariz y el ojo (ULABG 5564); el hocico puede ser truncado en vista dorsal (ULABG 3954, 5559 y 5561); y las narinas pueden parecer muy elevadas (ULABG 3958). Ejemplares de ambos sexos (por ejemplos en el macho ULABG 5566 y en la hembra ULABG 5563) pueden presentar tubérculos conspicuos en la parte posterior de la espalda y los tarsos (especialmente notorios cerca del urostilo).

En cuanto a la coloración, esta es muy similar entre en la mayoría de los ejemplares; en algunos de éstos, al nivel medio de la espalda, puede presentarse una mancha pardo oscura de bordes pobremente definidos en la región occipital y manchas pardo oscuras inconspicuas, coincidentes con tubérculos, en la región del sacro. Sin embargo, se puede observar otras variaciones con respecto a la descrita para el holotipo: el dorso es uniformemente pardo en ULABG 5566; la banda lateral oscura aparece poco diferenciada del dorso en ULABG 5577; algunos ejemplares (e.g. ULABG 5556 y 5567) presentan una banda dorsolateral de color pardo más pálido en la parte superior de los flancos, la cual en ULABG 5556 está delimitando un área central oscura y sinuosa, parecida a la descrita para *C. humilis* aunque menos conspicua. Por otra parte, en ULABG 5562, 5571, 5573-5574 y 5576, hay una banda oscura central más pronunciada y sugiere la forma de rombos, reloj de arena o banda sinuosa. Algunos paratipos tienen una banda oscura bien definida sobre los muslos y tibias. También es frecuente ver manchas de color crema a los lados de la abertura de la cloaca aunque, a veces, éstas pueden ser algo difusas.

Descripción del renacuajo de *Colostethus pittieri*: Cuerpo deprimido-ovalado ($\pm 67\%$ tan alto como ancho), elongado en vista dorsal; elementos condrocraneos no visibles dorsalmente; ojos dorsolaterales; distancia interorbital mayor que la distancia internarinal (1.2 veces mayor); narinas dirigidas antero-dorsalmente, de redondeadas a ovaladas; narina situada casi equidistante entre la punta del hocico y el borde anterior del ojo (casi 53% de la distancia ojo-punta hocico, desde el ojo); margen de la abertura narinal con anillo camoso presente, no protuberante, liso; espiráculo siniestro, fusionado al cuerpo; abertura del espiráculo situada más cerca del dorso y del extremo posterior del cuerpo (71% de la altura del cuerpo desde el vientre y 66.9% de la longitud del cuerpo desde la punta del hocico); abertura del espiráculo dirigida dorso-posteriormente; cloaca caudal, medio-marginal; formando un tubo relativamente corto; musculatura caudal con miótomos parcialmente visibles a

todo lo largo; eje longitudinal de la cola recto; aletas caudales con origen sobre la unión cuerpo-cola y tan anchas como la musculatura caudal a la mitad de su longitud (Fig. 4); esbozos de los miembros posteriores con origen supra-cloacal, con pliegues dérmicos a nivel de la articulación tibio-femoral.

Aparato oral sin modificaciones, situado ventralmente, de tamaño mediano (48.3% del ancho del cuerpo), trans-angular; papilas orales marginales presentes, separadas por una diastema rostral, mixtas en cuanto a su forma (agudas y romas), dispuestas en una fila sencilla alternada supra-angular y lateral en el disco oral y en filas dobles en la región mental; papilas intramarginales ausentes; queratostomas parcialmente queratinizados; supraqueratostoma en forma de "M" ancha; infraqueratostoma en forma de "V" ancha; bordes libres de los queratostomas con sierras diminutas, romas; supraqueratostoma con una proyección en forma de "garfio", pequeña, situada casi en el medio del queratostoma; fórmula de filas de queratodontes 2/3 (Fig. 5), sin interrupciones medias en las filas más internas; filas supra-angulares ligeramente más largas que las infra-angulares; filas supra-angulares dispuestas en arco; filas infra-angulares angulosas al menos en uno de sus lados.

Medidas de los renacuajos (en mm): Los datos hacen referencia primero al ejemplar en estadio 32 y luego otro en estadio 37 del lote ULABG 3960: largo cuerpo 10.1, 10.9; ancho cuerpo 5.8, 6.2; altura cuerpo 4.1, 5.1; largo cola 15.7, 16.2; altura cola 5.2, 5.9; altura aleta dorsal 1.8, 2.0; altura aleta ventral 2.0, 1.9; distancia espiráculo-punta del hocico 6.1, 7.3; distancia espiráculo-dorso 2.9, 3.0; ancho disco oral 2.5, 3.0; distancia interorbital 2.2, 2.4; distancia ojo-punta hocico 2.5, 3.1; distancia ojo-narina 1.4, 1.5; distancia internarinal 1.8, 1.8.

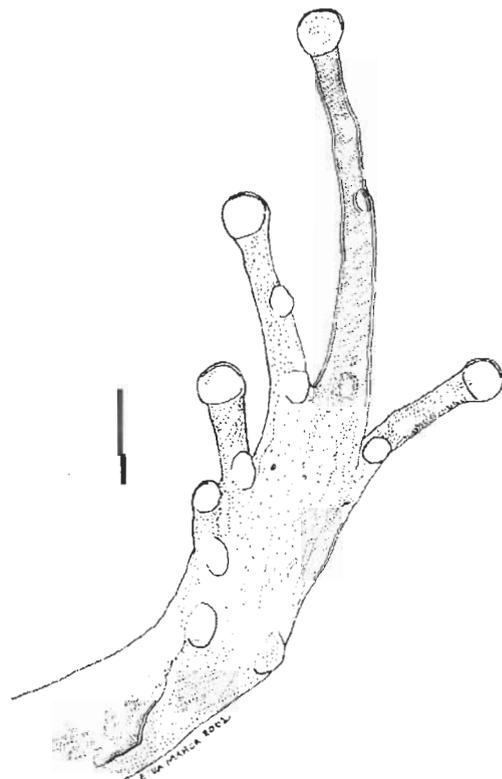


FIG. 3. Pata derecha del holotipo de *Colostethus pittieri* (ULABG 3955). Escala igual 1 mm.

Left foot of holotype of *Colostethus pittieri* (ULABG 3955). Scale equals 1 mm.

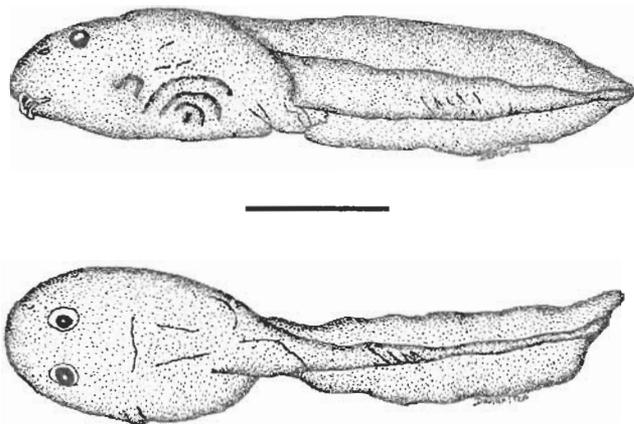


FIG. 4. Vistas dorsal y lateral del renacuajo de *Colostethus pittieri* en estadio 37 en lote ULABG 3960. Escala igual a 5 mm.

Dorsal and lateral views of tadpole of *Colostethus pittieri* in stage 37 in lot ULABG 3960. Scale equals 5 mm.

Coloración en formalina 10%: dorso pardo sin manchas; región posterior a las narinas algo más oscura; musculatura caudal pardo clara, mucho más pálida que el dorso; aletas caudales translúcidas con un ligero tono parduzco pálido. Vientre transparente con algunos cromatóforos.

Variación inter-estadios: El renacuajo en estadio 32 presenta pocas diferencias respecto al ejemplar descrito, excepto por la posición longitudinal de la narina la cual se sitúa más cerca de la punta del hocico que del ojo y no equidistante entre ambos; la posición dorso-ventral del espiráculo, la cual es francamente ventral en la larva más joven (70% de la altura del cuerpo desde el dorso); el supraqueratostoma en forma de arco amplio, y con el borde libre con una muy pequeña concavidad media indistinta y sin proyecciones.

El renacuajo de *Colostethus pittieri* es único entre los renacuajos conocidos del género en Venezuela debido a que presenta una combinación de características no descrita previamente: (1) disco oral trans-angular, (2) fórmula de filas de queratodontes 2/3 (sin divisiones en la filas más internas), (3) supra-queratostoma con una proyección aguda en su margen libre (al menos presente en el estadio más avanzado), y (4) la cloaca media. Estas son características cuyo registro en el género *Colostethus* es definitivamente novedoso (ver discusión).

Distribución ecológica: Los ejemplares estudiados, referidos en el Apéndice I, sugieren que la especie tiene una distribución que abarca ambientes montañosos de elevaciones bajas (150 m) a medias (1700 m) en la Cordillera de La Costa (Estados Aragua y Carabobo), la porción nororiental de la Cordillera de Mérida (Estado Lara) y en la costa oriental del Estado Falcón. Este patrón de distribución sugiere que la

especie es de esperar se encuentre en las montañas del Estado Yaracuy.

La localidad tipo de *Colostethus pittieri* (Fig. 6) se corresponde con la unidad ecológica denominada Bosque Ribereño de la Vertiente Norte [del Parque Nacional Henri Pittier] por Fernández-Badillo (2000). Este es un bosque tropófilo, semideciduo, ubicado en tierras bajas, cálidas y húmedas. Algunas comunidades se desarrollan en las orillas de ríos y quebradas provenientes de las montañas, con cursos que desembocan en el mar Caribe. En estos bosques se puede identificar tres estratos arbóreos: uno inferior que mide entre 8 y 12 m de altura, de copas irregulares; uno intermedio, más regular, que alcanza entre 20 y 25 m y un estrato irregular emergente que sobrepasa los 25 m. El sotobosque es más o menos denso.

Poco es lo que se conoce de los requerimientos ecológicos de *Colostethus pittieri*. La especie se ha registrado en las siguientes Zonas de Vida (en el sistema bioclimático de Holdridge, de acuerdo con Ewel *et al.* 1976): Bosque húmedo Tropical (Bh-T) en La Trilla; Bosque muy húmedo Premontano (Bmh-P) en la vertiente Norte del Parque Nacional Henri Pittier (Estado Aragua); Bosque húmedo Premontano (Bh-P) en Cerro Chiriviche (Estado Falcón); Bosque muy húmedo Montano Bajo (Bmh-MB) en Montalbán (Estado Carabobo) y el Parque Nacional Yacambú (Estado Lara). Se ha encontrado ejemplares de la especie en áreas cuyo promedio anual de precipitaciones oscila entre 1100 mm y 4000 mm. En algunas de estas localidades, tales como las ubicadas en el Bh-T y el Bh-P, se pueden registrar sequías de moderada intensidad por un periodo de 2 a 3 meses. Las temperaturas medias anuales extremas de las áreas ocupadas sugieren que la especie toleraría una amplitud térmica entre 21° y 26.2 °C, aún cuando es probable que la especie prefiera ambientes con los valores más bajos, a juzgar por las temperaturas medias anuales de hasta 12° C que se registran en el Bmh-MB.

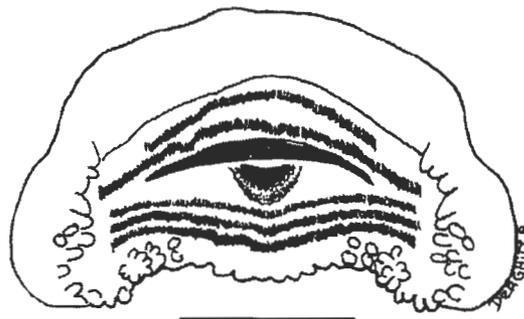


FIG. 5. Partes bucales del renacuajo de *Colostethus pittieri* en estadio 37 en lote ULABG 3960. Escala igual a 1mm.

Mouth parts of tadpole of *Colostethus pittieri* in stage 37 in lot ULABG 3960. Scale Equals 1 mm.

Historia natural: La abundancia relativa de *C. pittieri* con relación a otras especies sintópicas de anfibios, basada en una muestra de 651 ejemplares capturados en dos ambientes (bosque ribereño y bosque semidecídulo), uno de ellos correspondiente a la localidad tipo, fue la siguiente: a) en el bosque ribereño, el 35% de un total de 581 ejemplares capturados correspondieron a *C. pittieri*; mientras que en el bosque deciduo apenas el 4 % de un total de 70 anfibios capturados correspondieron a esta especie.

Colostethus pittieri fue la especie epigea de anfibio con mayor abundancia de individuos en el bosque ribereño en la localidad tipo, junto con el sapito sintópico *Bufo sternosignatus*. Las escasas capturas de individuos de *C. pittieri* en el bosque deciduo se realizaron durante la época de lluvia, lo cual sugiere que sólo está presente allí durante esta temporada.

En la localidad tipo y durante el trabajo de campo, *Colostethus pittieri* fue observado frecuentemente sobre el suelo en el bosque deciduo ribereño. Las áreas ocupadas por este anfibio son muy sombreadas, húmedas y están cubiertas por abundantes hojas en descomposición. Los ejemplares se encontraron generalmente a distancias superiores a dos metros del curso de los ríos o quebradas. De manera ocasional esta especie fue hallada próxima a los cursos o espejos de agua donde cohabita con *Mannophryne herminae*, una especie más abundante en ese microhábitat.

Varias especies adicionales de herpetofauna fueron observadas o capturadas en la localidad tipo de la nueva especie: a) anfibios: *Bufo sternosignatus*, *Mannophryne herminae*, *Leptodactylus poecilochilus*; b) Reptiles: *Bachia heteropa*, *Anolis nitens*, *Ptychoglossus kugleri*, *Pseudogonatodes lunulatus*, *Ameiva ameiva*, *Tretioscincus bifasciatus*, *Tropidurus plica*, *Tantilla melanocephala*, *Mastigodryas boddaerti* y *Erythrolamprus bizonus*.

Dieta: Todas las presas encontradas en el contenido estomacal de *C. pittieri* pertenecen al Phylum Arthropoda (Tabla 1). La Clase predominante fue Insecta. Los insectos fueron predominantemente especies no aladas o estadios juveniles de especies aladas, aunque ocasionalmente aparecieron adultos alados, especialmente dípteros. De los doce órdenes de insectos identificados, se observó una dominancia de Hymenoptera, principalmente hormigas (Formicidae), dentro de las cuales más del 80% pertenecen a una especie no identificada del género *Pheidoles*. El 100% de los ejemplares, machos y hembras, presentó insectos de la Familia Formicidae en su contenido estomacal. Otros órdenes de insectos abundantes fueron Diptera y Collembola.

La Clase Arachnida fue la segunda en representación en la muestra, mientras que las Clases Chilopoda y Crustacea estuvieron escasamente representadas. La Clase Diplopoda presentó un porcentaje muy bajo en las hembras y estuvieron ausentes en la dieta de los machos (Tabla 1). La composición de la dieta no mostró grandes diferencias entre ambos sexos, aunque se obtuvo un número promedio de presas mayor para los

ejemplares machos de *C. pittieri*, en comparación con las hembras. El tamaño de las presas varió entre 0,3 y 5,0 mm, con predominancia de presas entre 2,0 y 3,0 mm; sólo en el caso de los Diplopoda y Chilopoda se observaron presas superiores a los 5 mm.

Los componentes de la dieta encontrados en *C. pittieri*, conforman una amplia muestra de la diversidad de invertebrados que habitan en el sotobosque en la localidad tipo. La presencia de hormigas en la dieta de dendrobátidos es un hecho común en muchas especies y se ha demostrado su relación con respecto a la toxicidad de muchos miembros de esta familia (Caldwell 1996, Clough y Summers 2000.); sin embargo, aun no se ha demostrado toxicidad alguna en *C. pittieri*. Desconocemos si esta es una especie generalista en sus hábitos alimentarios o si selecciona de manera preferente las hormigas entre sus presas.

Poco sabemos de los aspectos reproductivos de *C. pittieri*. Javier Leal Valera (Com. Pers.), observó en un ecotono entre el bosque ribereño y el bosque deciduo de la Vertiente Norte del Parque Nacional Henri Pittier, a las 3pm, bajo una llovizna, un macho de *C. pittieri*, el cual transportaba 15 renacuajos en su dorso (determinados mediante su captura y conteo). Otro individuo que transportaba un número no determinado de crías fue observado en un área rocosa de una quebrada. Por la fecha de estas observaciones (26 mayo 2004), sospechamos que esta actividad concuerda con la época de reproducción de la especie, la cual coincidiría con la entrada de lluvias en el área (mayo-junio). El patrón de precipitaciones de la localidad tipo es de tipo biestacional, es decir, con un sólo pico máximo de precipitaciones (> 100 mm) durante los meses de junio a septiembre y los meses más secos (< 25 mm) durante los meses de febrero y marzo.

Conservación: Aunque muchas poblaciones de *C. pittieri* a lo largo de su distribución habitan dentro de Parques Nacionales, (v.g. P.N. Henri Pittier, P.N. San Esteban, P.N. Yacambú, P.N. Morrocoy y posiblemente otros más, tales como P.N. El Ávila, P.N. Macario y P.N. Yurubi), su futura conservación dependerá en gran parte del adecuado manejo que en un futuro se haga de estas áreas.



FIG. 6. Hábitat en la localidad tipo de *Colostethus pittieri*.
Habitat in the type locality of *Colostethus pittieri*.

Los bosques donde habita *C. pittieri* presentan condiciones ecológicas ideales para cierto tipo de cultivos, especialmente para el cacao en altitudes bajas y el café en altitudes superiores. Dentro de las áreas protegidas se encuentran actualmente explotaciones de estos cultivos a pequeña escala, bajo condiciones poca intervención relativa, sugiriendo que no se han visto afectadas significativamente las poblaciones de *C. pittieri*. Afortunadamente, los cultivos de cacao, debido a la ecología asociada a la polinización y producción de los frutos, exigen de un bajo uso de biocidas. No obstante, la introducción de nuevas técnicas y la intensificación de la explotación representan una fuerte amenaza actual. Por su parte, la explotación de café, tradicionalmente conocida como una actividad de bajo impacto ambiental, debido a la exigencia de una cobertura vegetal adecuada para dar sombra al cafeto, ha venido siendo sustituida por explotaciones a cielo abierto, con variedades más productivas pero con un mayor impacto y que desprotegen al sotobosque de la radiación solar. Estas nuevas condiciones, aunadas a un incremento en el uso de biocidas, genera espacios inhabitables para *C. pittieri*. Otra fuente de amenaza la representa las actividades de recreación y turismo que demandan de ambientes con ríos y cursos de agua a lo largo de las cordilleras, especialmente en la zona costera, y que generan una fuerte presión sobre los bosques ribereños, aún dentro de los parques nacionales y otras áreas protegidas.

Debido a su distribución relativamente amplia, hemos sugerido y apoyado que la especie sea considerada en la categoría de preocupación Menor (LC ó "Least Concern" por sus siglas en Inglés), de acuerdo con IUCN *et al.* 2004).

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro agradecimiento a Karel Lemoine y Alejandro Osuna por su asistencia técnica en el campo y en el laboratorio y a todos los estudiantes que participaron en el proyecto PA-93-AM-01. A Hemán Zamora por acompañamiento en el campo. Miriam de Arends, Draghitza Díaz, Pedro Palencia, y la Familia Roca por la colaboración brindada. A Javier Leal Valera por su comunicación personal. Las figuras 4 y 5 fueron dibujadas por Dragithza Díaz. Mario García-París hizo comentarios críticos al manuscrito.

Agradecemos igualmente a la Estación Biológica Dr. Alberto Fernández-Yépez, Rancho Grande, Facultad de Agronomía Universidad Central de Venezuela y al Instituto de Geografía de la Universidad de Los Andes, por el apoyo logístico brindado. Fondos utilizados para culminar este trabajo provienen parcialmente de proyectos financiados por FUNDACITE-Mérida y CDCHT-ULA a ELM, FUNDACITE-Falcón a AMU, FUNDACITE-Aragua y Proyecto CGL 2004-04-00401 (España) a JM.

LITERATURA CITADA

Boettger, O. 1896. Geschenke und Erwerbungen, Juni 1895 bis Juni 1896, Reptilien und Batrachiersammlung. Ber. Senckenb. Naturf. Ges., 1896: 54-55. (citado en Rivero 1961).

- Altig, R. 1970.** A key to the tadpoles of continental United States and Canada. *Herpetologica* 26(1):180-207.
- Barrio A., C.L. 1998.** Sistemática y biogeografía de los anfibios (Amphibia) de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 18(2):1-93.
- Barrio, C.L. y O. Fuentes. 1999.** Sinopsis de la Familia Dendrobatidae (Amphibia: Anura) de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 19(3):1-10.
- Caldwell, J. P. 1996.** The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *Journal of Zoology, London*, 240:75-101.
- Caldwell, J., A. Lima y C. Keller. 2002a.** Redescription of *Colostethus marchesianus* (Melin, 1941) from its type locality. *Copeia*, 2002 (1): 157-165.
- Clough, M. y K. Summers. 2000.** Phylogenetic systematics and biogeography of the poison frogs: evidences from mitochondrial DNA sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 515-540.
- Coloma, L.A. 1995.** Ecuadorian frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). The University of Kansas, Natural History Museum, Miscellaneous publication 87:1-72 + 3 láminas.
- Cope, E.D. 1887.** Synopsis of the Batrachia and Reptilia obtained by H.H. Smith in the Province of Matto Grosso, Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society* 24(125):44-60.
- Edwards, S. 1974a.** Taxonomic notes on South American dendrobatid frogs of the genus *Colostethus*. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 30:1-14.
- Edwards, S. 1974b.** A revision of the genus *Colostethus* of the family Dendrobatidae (Anura). Ph.D. Dissertation, University of Kansas.
- Ewel, J.J., A. Madriz y J.A. Tosi. 1976.** Zonas de Vida de Venezuela. Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico. MAC y FONAIAP. Caracas. 270 pp + 1 mapa.
- Fernández-Badillo, A. 2000.** El Parque Nacional Henri Pittier. Universidad Central de Venezuela, Alcance 60:1-283.
- Frost, Darrel R. 2004.** Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 3.0 (22 August, 2004). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.

- Ginés, Hno. 1959.** Familias y géneros de Anfibios -Amphibia- de Venezuela. Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle 19(53):84-146.
- Gosner, K.L. 1960.** A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183-190.
- 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.
- Hernández, O. y J. Manzanilla. 1994.** Estudio comparativo de las comunidades de vertebrados epigeos de dos bosques ombrófilos submontanos y montanos siempreverdes de la Cordillera de la Costa. Resúmenes del III Congreso Latinoamericano de Ecología. Mérida, Venezuela.
- Huber, O. y C. Alarcón. 1988.** Mapa de Vegetación de Venezuela. MARNR, The Nature Conservancy, Caracas. Tamaño 95x70.5 cm. Escala 1:2.000.000.
- IUCN, Conservation International, and NatureServe. 2004.** Global Amphibian Assessment. <www.globalamphibians.org>. Revisado el 16 noviembre 2004.
- La Marca, E. 1992.** Catálogo taxonómico, biogeográfico y bibliográfico de las ranas de Venezuela. Cuadernos Geográficos (Universidad de Los Andes, Mérida) 9:1-197.
- La Marca, E. 1995.** Crisis de diversidad en anfibios de Venezuela: estudio de casos. Pp. 47-70 *In* M.E. Alonso (ed.). La Biodiversidad Neotropical y la Amenaza de las Extinciones. Cuadernos de Química Ecológica (Universidad de Los Andes) 4. Mérida, Venezuela. 160 pp.
- La Marca, E. 1997a ("1996").** Ranas del género *Colostethus* (Amphibia: Anura; Dendrobatidae) de la Guayana venezolana con la descripción de siete especies nuevas. *Publicaciones de la Asociación Amigos de Doñana* 9:1-64.
- La Marca, E. 1997b.** Lista actualizada de los anfibios de Venezuela. Pp. 103-120 *In* E. La Marca (ed.). Vertebrados Actuales y Fósiles de Venezuela. Serie Catálogo Zoológico de Venezuela. Vol. 1. Museo de Ciencia y tecnología de Mérida, Venezuela. 298 pp.
- La Marca, E. 2004.** Systematic status of an enigmatic and possibly endangered dendrobatid frog (*Colostethus dunnii*) from the valley of Caracas, northern Venezuela. *Herpetotropicos* 1(3):19-28.
- La Marca y Mijares-Urrutia. 1998 ("1997").** The tadpole of *Colostethus bromelicola* (Test, 1956) (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) of northern Venezuela. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande Do Sul, Série Zoologia*, Porto Alegre, 10:3-11.
- La Marca, E., M. Vences y S. Lötters. 2002.** Rediscovery and mitochondrial relationships of the dendrobatid frog *Colostethus humilis* suggest parallel colonization of the Venezuelan Andes by poison frogs. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37(3):233-240.
- Lötters, S; S. Reichle y K. Jungfer. 2003.** Advertisement calls of Neotropical poison frogs *Dendrobates* and *Epipedobates*, with notes on dendrobatid call classification. *Journal of Natural History* 37(15):1899-1911.
- Lynch, J.D. 1979.** The amphibians of lowland tropical forests. Pp. 189-215 *In* W.E. Duellman (ed.). The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal. Museum of Natural History, The University of Kansas, Monograph No. 7. 485 pp.
- Manzanilla, J. 2002.** Amphibians of Henri Pittier National Park. *Reptilia* 21: 48-54.
- Manzanilla, J., M. García y E. La Marca. 2002.** Filogenia molecular del Género Mannophryne. VII Congreso Luso-Español de Herpetología, Evora, Portugal, 19-23 enero 2002. p. 61.
- Manzanilla, J., A. Fernández-Badillo y E. La Marca. 1995.** Fauna del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela. Composición y distribución de los anfibios. *Acta Científica Venezolana* 46:294-302.
- Mijares-Urrutia, A. 1998.** Los renacuajos de los anuros (Amphibia) altoandinos de Venezuela: Morfología externa y claves. *Revista de Biología Tropical* 46(1):119-143.
- Mijares-Urrutia, A. y A. Arends, 2000.** Herpetofauna of Estado Falcón, Northwestern Venezuela: A checklist with geographical and ecological data. *Smithsonian Herpetological Information Service* 123:1-30.
- Morales, V.R. 2000.** Sistemática y biogeografía del grupo trilineatus (Amphibia, Anura, Dendrobatidae, *Colostethus*), con descripción de once nuevas especies. *Publicaciones de la Asociación Amigos de Doñana* 13: 1-59.
- Myers, C.W. y M.A. Donnelly. 2001.** Herpetofauna of the Yutajé-Corocoro massif, Venezuela: second report from the Robert G. Goelet American Museum- Terramar expedition to the northwestern tepuis. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 261: 1-85.
- Rivero, J.A. 1961.** Saliencia of Venezuela. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 126(1):1-207.
- Rivero, J.A. 1964a.** Saliencias (Amphibia) en la Colección de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle de Venezuela. *Caribbean Journal of Science* 4 (1): 297-305.

Rivero, J.A. 1964b. The distribution of Venezuelan frogs, IV. The Coastal Range. *Caribbean Journal of Science* 4 (1):307-319.

Rivero, J.A. 1971. Un Nuevo e interesante *Dendrobates* (Amphibia, Salientia) del Cerro Yapacana de Venezuela. *Kasmera* 3(4):389-396.

Rivero, J.A. 1990 ("1988"). Sobre las relaciones de las especies del género *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 48(129):3-32.

Tello, J. 1968. [Clase Amphibia, Clase Reptilia]. Pp. 246-249 *In* Historia Natural de Caracas. Ediciones del Consejo Municipal del Distrito federal, Caracas, Venezuela.

Test, F. 1956. Two new dendrobatid frogs from northern Venezuela. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 577:1-9.

APENDICE I

Material adicional examinado (instituciones de depósito de material como se indica en el texto).

***Colostethus pittieri*.** EBRG 782, 789, Cerro Chichiriviche, Municipio Silva, Estado Falcón, 200 m; ULABG 1277, Hacienda Bucarito, Estado Carabobo, 700 m; ULABG 2622,

Parque Nacional Yacambú, quebrada en vía Sanare-Instalaciones de INPARQUES (El Blanquito), 1680m; MBUCV 1996, near La Cumbre, Rancho Grande, Estado Aragua, Venezuela. Col. Test. 9-I-1952. (recatalogado de UMMZ 113885, Field Series AB 4841); UMMZ 113885 (Field Series 4432, 4464-4465, 4497, 4840 y 4844) and 55548, de "near La Cumbre" [probably La Cumbre de Rancho Grande, cerca de Paso El Portachuelo, pero no La Cumbre de Choroní], 800 m, Maracay-Turiamo road, Estado Aragua, Venezuela; ejemplares no disponibles para este estudio en particular, pero examinados por el primer autor varios años atrás.

***Colostethus humilis*.** MCNG (Museo de Ciencias Naturales Guanare, Venezuela) 1204, Cerro Mollejón, cerca de Chabasquén, Estado Portuguesa, Venezuela; ULABG 4477 (recatalogado de ULABG 3344). Vía desde Laguna Los Cedros hasta Páramo de Guaramacal, 2010 m., 9°15'12" 70°13'07"W, Estado Trujillo, Venezuela.

***Colostethus aff. brunneus*.** ULABG 4202-4207, Río Cunucunuma, NW Cerro Duida, Estado Amazonas, Venezuela.

***Colostethus undulatus*.** EBRG 3039 (paratipo). Cerro Yutajé, 1750 m, 50°46'N, 66°08'W, W Estado Amazonas, Venezuela.