

# Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 52(32):387-399, 2012

www.mz.usp.br/publicacoes  
http://portal.revistasusp.sibi.usp.br  
www.scielo.br/paz

ISSN impresso: 0031-1049

ISSN on-line: 1807-0205

## UNA ESPECIE NUEVA DE RANA VENENOSA DE ALTURA DEL GÉNERO *EXCIDOBATES* (DENDROBATOIDEA: DENDROBATIDAE) DE LA CORDILLERA DEL CÓNDOR

ANA ALMENDÁRIZ C.<sup>1</sup>  
SANTIAGO R. RON<sup>2</sup>  
JORGE BRITO M.<sup>1</sup>

### ABSTRACT

The genus *Excidobates* comprises two species, *E. captivus* and *E. mysteriosus*, distributed in the Río Marañón basin in Peru. Herpetofaunal assessments in the eastern Andean montane forest in Province of Zamora Chinchipe, Ecuador, resulted in the discovery of a new species of the genus, which we describe as *Excidobates condor* sp. nov. We provide information on habitat, natural history, and distribution, as well as describe its tadpoles. The species is known from three localities separated by 18 km (straight line distance) that generate a polygon of 7 km<sup>2</sup>. A phylogenetic analysis based on mitochondrial genes 12S and 16S rRNA suggests the new species is closely related to *Excidobates mysteriosus* and *E. captivus*, and is distinguished by color pattern and the texture of the skin of the dorsum. With the addition of the new species to *Excidobates*, none of the morphological characters diagnostic of the genus is synapomorphic. Thus, *Excidobates* is supported by genetic characters only. Additionally we analyze the morphological affinities between adults and larvae *Andinobates abditus* with members of the genus *Excidobates*.

KEY WORDS: New species; Dendrobatidae; *Excidobates condor*; *Andinobates*; Ecuador; phylogenia; ecological information.

### INTRODUCCIÓN

Las ranas venenosas (flecha o dardo) constituyen una familia de anuros de colores brillantes, habitan los bosques tropicales y subtropicales de América Central y América del Sur (desde Nicaragua hasta el sur de Ecuador, la cuenca amazónica y el sureste de Brasil); son principalmente diurnas, de hábitos semiacuáticos y terrestres (Savage, 2002) excepto por algunas especies que depositan sus huevos en bromelias terrestres o

arbóreas, en donde se desarrollan las larvas. Grant *et al.* (2006) ubicaron a estas ranas en la superfamilia Dendrobatoidea, la misma que se subdivide en las familias Aromobatidae y Dendrobatidae. Según Ron *et al.* (2011), en el Ecuador se registran dos géneros y ocho especies para Aromobatidae (*Allobatinae* y *Anomaloglossinae*) y a Dendrobatidae (*Colostethinae*, *Dendrobatinae* e *Hyloxalinae*) pertenecen 45 especies de 8 géneros (*Ameerega*, *Andinobates*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Excidobates*, *Hyloxalus*, *Oophaga* y *Ranitomeya*).

1. Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional, Casilla 17-01-2759, Telefax: 2236690. Quito, Ecuador. E-mail: ana.almendariz@epn.edu.ec

2. Museo de Zoología, Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Av. 12 de Octubre y Roca, Aptdo. 17-01-2184, Quito, Ecuador.

Para el Ecuador, en los últimos años (2010) se describieron tres especies nuevas de dendrobátidos, dos del género *Hyloxalus* (*H. italo* e *H. yasuni*, Páez-Vacas et al., 2010) y una de *Epipedobates* (*E. darwinwallacei* Cisneros-Heredia & Yáñez-Muñoz, 2010).

El género *Excidobates* pertenece a la subfamilia Dendrobatinae, siendo el grupo hermano del clado *Andinobates* + *Ranitomeya* (Brown et al., 2011). Twomey & Brown (2008), basándose en un análisis filogenético Bayesiano, determinaron que *Adelphobates captivus* y *Dendrobates mysteriosus* eran especies hermanas y propusieron el género *Excidobates* para asignar a estas especies; este nuevo género se distingue de *Ranitomeya* por substituciones en sus secuencias de ADN y por tener el primer dedo manual bien desarrollado y puntos pálidos en las superficies ventrales de los muslos.

Las dos especies de *Excidobates* habitan el noroccidente de Perú y el suroeste de Ecuador, en la desembocadura del Río Santiago en el Marañón (*E. captivus*) y el flanco oriental de la Cordillera del Cóndor (*E. mysteriosus*), en altitudes que oscilan entre 200 a 1500 msnm, (Twomey & Brown, 2008). Santos et al. (2009) reportan dos especímenes de *E. captivus* (material suplementario) del occidente de la Cordillera del Cóndor en Ecuador y Brown et al. (2011) citan material de Zamora Chinchipe. Twomey & Brown (2008) describen a las ranas del género *Excidobates*, como especies pequeñas o medianas, que no sobrepasan los 17 mm de longitud rostro-cloacal en *E. captivus* y 29 mm en *E. mysteriosus*. El color dorsal es café oscuro o negro, con puntos rojos y amarillos en *E. captivus* y blanquecinos en *E. mysteriosus*; ventralmente, en la quijada y en la superficie ventral de los miembros, hay puntos amarillos asimétricos en *E. captivus* y blanquecinos en *E. mysteriosus*. No se aprecian líneas dorsolaterales. La cabeza es más estrecha que el cuerpo, no se notan dientes y los machos presentan hendiduras vocales. La lengua es de forma ovoide. El primer dedo manual es más corto que el segundo pero bien desarrollado, la fórmula para los dedos manuales es III > IV > II > I. Para los dedos de los pies la fórmula es IV > III > V > II > I. Adicionalmente Twomey & Brown (2008) resaltan que la ausencia de reticulaciones pálidas en las patas posteriores, diferencian a *Excidobates* de *Ranitomeya* y *Andinobates* (*sensu* Brown et al., 2011), pero sugieren a que a futuro se realicen investigaciones filogenéticas para aclarar sus diferencias.

Evaluaciones ecológicas rápidas de la herpetofauna (Sayre et al., 2002), realizadas entre 2008-2011, en algunos puntos del Alto Río Machinaza (flanco occidental de la Cordillera del Cóndor), resultaron

en el descubrimiento de la tercera especie conocida del género *Excidobates*, la misma que se describe en el presente artículo. Adicionalmente, discutimos los caracteres que serían útiles para definir el género, se describen las larvas en el estadio 35 (Gosner, 1960) y se presentan anotaciones sobre el hábitat.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares adultos y las larvas fueron colectados en cinco campañas de campo realizadas en varios puntos cercanos a la localidad típica (Paquisha Alto: 78°29'54.2"O, 03°54'52.2"S) y a dos sitios adicionales: Tigres Alto (78°27'39.2"O, 03°45'59.4"S) y Río Blanco (78°30'19.8"O, 03°54'29.2"S). Las localidades pertenecen a los Cantones Paquisha y Yantzaza, Provincia Zamora Chinchipe.

Para las medidas y terminología del holotipo y paratipos se usan los criterios de Grant et al. (2006). La determinación del sexo se realizó por inspección directa de las gónadas y de las hendiduras vocales. La terminología usada para la descripción de las larvas sigue las recomendaciones de Altig (1970), Lips & Savage (1996) y McDiarmid & Altig (1999). Los especímenes y larvas fueron preservados según los protocolos de Simmons (2002) y Chen & Combs (1999). Las medidas fueron tomadas con un calibrador digital Buffalo Tools (precisión de  $\pm 0.01$  mm) en especímenes fijados en formalina al 10% y preservados en etanol de 70% (adultos) y en formalina al 10% (larvas).

Las fotografías del holotipo preservado fueron tomadas en un estéreo microscopio Olympus SZ61, con el acople de una cámara Nikon D7000; para las ilustraciones de la mano, pie y disco oral de la larva se utilizó un estéreo microscopio Wild M7 S con cámara lúcida.

Los ejemplares (adultos y larvas) examinados están depositados en las colecciones del Museo de Historia Natural Gustavo Orcés de la Escuela Politécnica Nacional (EPN) y Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ). Para los especímenes EPN y QCAZ las coordenadas geográficas UTM fueron tomadas según el datum geodésico WGS 84 con el GPS Garmin eTrex Summit® HC.

## Extracción, secuenciación y amplificación de ADN

Para determinar la posición filogenética de la nueva especie hicimos un análisis con secuencias de los genes mitocondriales 12S y 16S del GenBank ([www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank)) y el paratipo EPN

14337 (Paquisha Alto). El ADN total fue extraído de tejido de hígado preservado en etanol al 95% con el protocolo de guanidina tiocianato. Aplicamos la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para amplificar, en cuatro fragmentos sobrelapados, los genes mitocondriales 12S rRNA, Valina-tRNA y 16S rRNA. Los primers utilizados fueron los listados en Santos *et al.* (2003). La amplificación se llevó a cabo con protocolos estándar. Los productos de PCR fueron secuenciados por el Grupo de Secuenciación Macrogen (Macrogen Inc., Seúl, Corea). La secuencia generada de la nueva especie tiene el número JX657839 de acceso al GenBank.

### Análisis Filogenético

El grupo interno fue el clado descendiente del ancestro común más reciente de *Phyllobates* y *Ranitomeya* (en base a la filogenia de Santos *et al.* 2009). La mayoría de secuencias provienen de Summers *et al.* (1999), Clough & Summers (2000), Santos *et al.* (2003), Symula *et al.* (2003), Grant *et al.* (2006), Noonan & Wray (2006), Roberts *et al.* (2006), Brown *et al.* (2008), Santos *et al.* (2009) y Brown *et al.* (2011). Los números de acceso al GenBank están listados en la Fig. 2 y su información asociada consta en el Apéndice I de Brown *et al.* (2011).

Para el grupo externo incluimos secuencias de *Hyloxalus nexipus* e *H. sauli* obtenidas del GenBank. La elección del grupo externo se basó en filogenias que muestran que *Hyloxalus* es el clado hermano del grupo interno (Santos *et al.*, 2009). Las secuencias se alinearon con el programa MAFFT 6.814b bajo el algoritmo L-INS-i (Katoh *et al.*, 2002). Subsecuentemente la matriz fue importada a Mesquite (versión 2.72; Maddison & Maddison, 2009) donde las regiones con alineación ambigua fueron manipuladas para generar una alineación que minimice los sitios informativos. Los árboles filogenéticos fueron obtenidos bajo el criterio de optimalidad de máxima verosimilitud. El modelo de evolución de caracteres fue seleccionado con el programa JModelTest v. 0.1.1 (Posada, 2008) usando el criterio de información de Akaike como medida de optimalidad. La matriz fue analizada bajo una sola partición y también bajo dos particiones (una para el gen 12S y otra para 16S) utilizando el programa Garli v. 2.0 (Zwickl, 2006). Cada análisis fue terminado luego de 20000 generaciones sin mejora en la topología del árbol. El soporte de las ramas fue evaluado con 100 réplicas bootstrap con cada réplica terminada luego de 10000 generaciones sin mejora en la topología del árbol.

## RESULTADOS

### Relaciones filogenéticas

El modelo de evolución con el mejor ajuste fue GTR +  $\gamma$  + I. El análisis de máxima verosimilitud de 2531 caracteres resultó en un árbol de topología similar a la inferida en estudios previos (*e.g.*, Brown *et al.*, 2011; Santos *et al.*, 2009). El árbol fue muy similar entre los análisis con una y dos particiones y por brevedad solo reportamos el árbol del análisis con una partición. Se hizo ocho búsquedas estocásticas independientes empezando desde árboles iniciales diferentes. Entre las ocho réplicas, la diferencia en máxima verosimilitud fue < 0.1 indicando un buen desempeño de las búsquedas y que la topología encontrada fue la de mayor verosimilitud. El género *Excidobates*, incluyendo *Excidobates condor* sp. nov., tuvo un soporte robusto (bootstrap = 97). Hubo un soporte moderado para la posición de *E. mysteriosus* como especie hermana de *E. condor* sp. nov. (bootstrap = 69). Las distancias *p* no corregidas (genes 12S y 16S) entre *E. mysteriosus* y *E. condor* sp. nov. son 0.091 y 0.092; el rango de *p* entre *E. captivus* y *E. condor* sp. nov. es 0.062 y 0.087 (Fig. 2). La evidencia genética es congruente con la evidencia morfológica (ver abajo) lo cual confirma que *E. condor* sp. nov. es una especie nueva que describimos a continuación.

### *Excidobates condor* sp. nov.

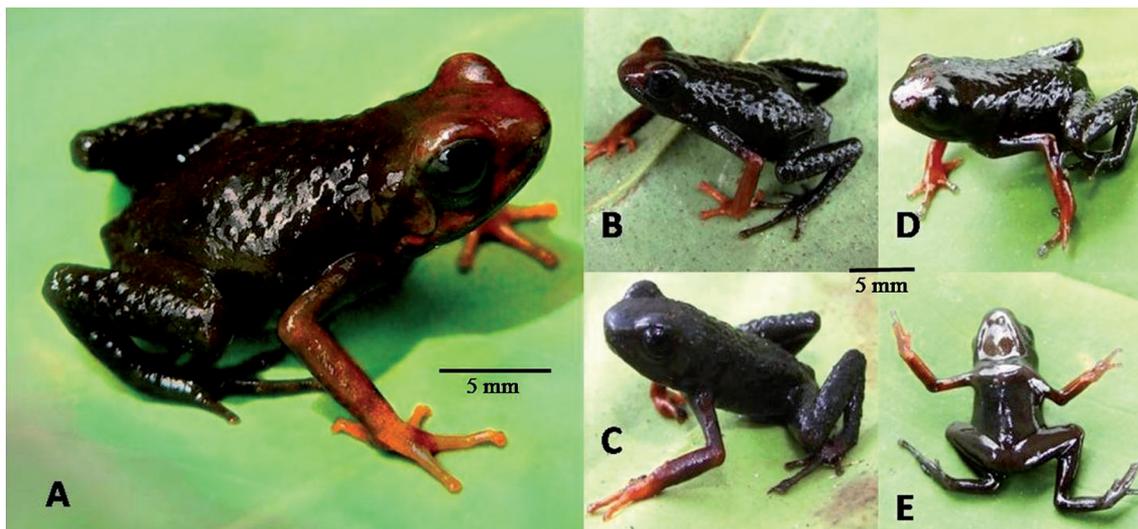
(Fig. 1)

#### Holotipo

EPN 11511, macho adulto colectado en la Loma Paquisha Alto (78°30'3.13"O, 03°54'49.7"S, 1800 msnm), Cantón Paquisha, Provincia de Zamora Chinchipe, Ecuador. Colectado por A. Almendáriz y J. Puchacela el 18 Marzo de 2008.

#### Paratipos

Todos los paratipos provienen de Ecuador, Provincia de Zamora Chinchipe. EPN 13659 hembra adulta y QCAZ 49453-54 machos adultos, Loma Paquisha Alto, 78°29'54.2"O, 03°54'52.2"S, 1900 msnm, Cantón Paquisha, colectados por A. Almendáriz, M. Angamarca, L. Benalcázar y Dixon Torres el 14 de noviembre de 2008; QCAZ 49453-54 colectados como metamorfos y criados en cautiverio; EPN 12204 metamorfo, Loma Tigres Alto,



**FIGURA 1:** A = Holotipo Macho adulto EPN 11511; B = Paratipo Macho adulto EPN 13659; C = Paratipo Hembra adulta EPN 13596; D y E = Paratipo (joven) vista dorsal y ventral EPN 14228. Paquisha, Prov. Zamora Chinchipe. Fotos: A. Almendáriz.

78°97'39.2"O, 03°45'59.4"S, 1930 msnm, Cantón Yantzata, Parroquia Los Encuentros, colectado por A. Almendáriz y A. Lozano el 29 de mayo de 2009; EPN 13596 macho adulto, Loma Paquisha Alto, 78°30'24.6"O, 03°54'48.9"S, 1840 msnm, colectado por A. Almendáriz, J. Vaca y J. Hurtado el 25 de octubre de 2010; EPN 14228-29 (jóvenes), Loma Paquisha Alto, 78°30'09,80"O 03°55'02,08"S 1840 msnm, colectados por A. Almendáriz, J. Brito y J. Hurtado el 26 de julio de 2011. Lotes de renacuajos: EPN 1141, EPN 1231 y EPN 14337 provienen de la localidad Paquisha Alto y EPN 14338 de Río Blanco, 78°30'19.8"O, 03°54'29.2"S, 1770 msnm.

### Diagnóstico

La especie nueva es un miembro del género *Excidobates*. La designación genérica se basa en la filogenia molecular (Fig. 2) que muestra un alto soporte para su inclusión dentro del género *Excidobates*.

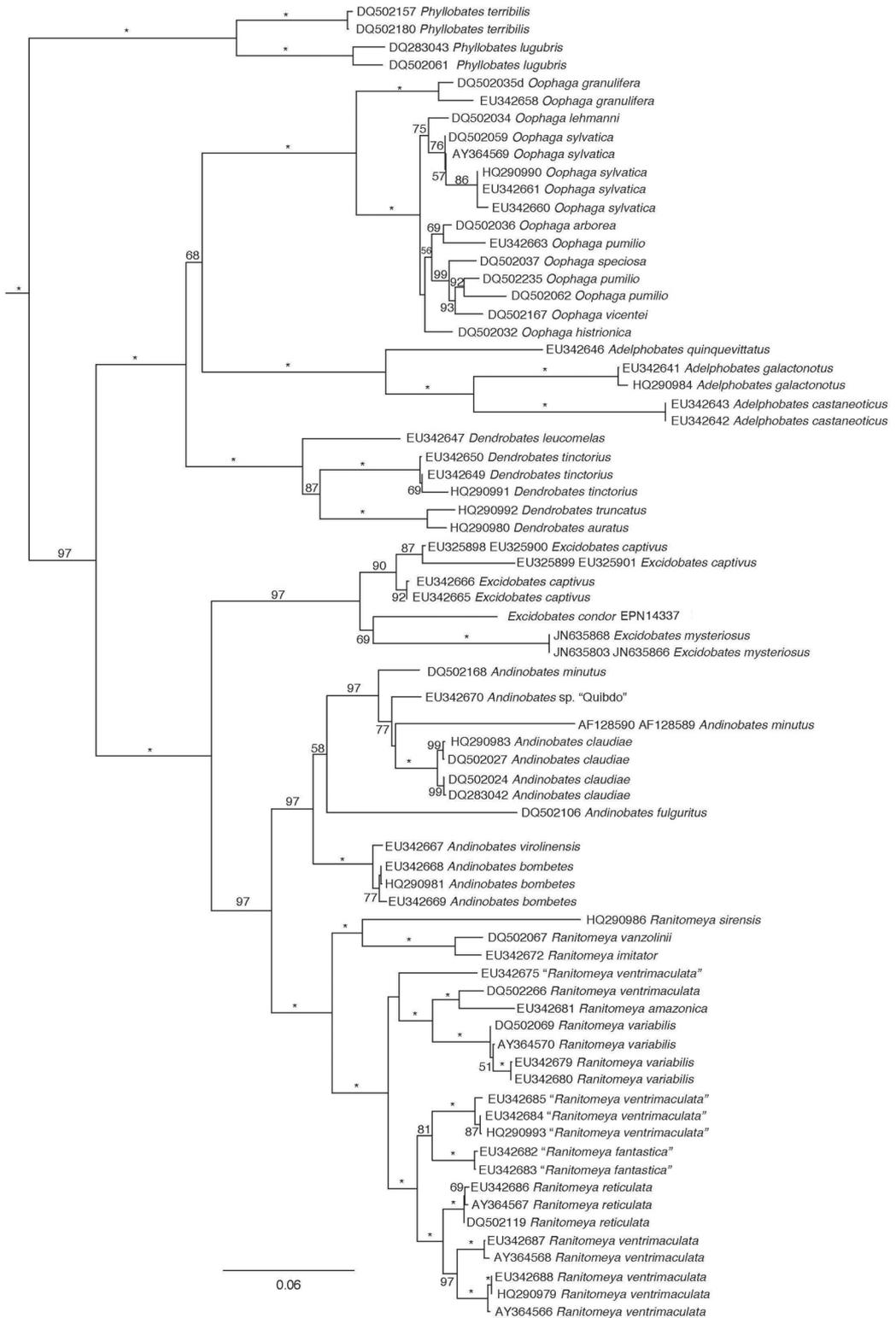
*Excidobates condor* (Fig. 1) es una rana pequeña, machos adultos LRC promedio = 19.8 mm (n = 4) y hembra adulta LRC = 21.6 mm (n = 1); un juvenil recién metamorfoseado (EPN 12204), no sexado, tuvo LRC = 7.67 mm. El dorso es de color negro y fuertemente tuberculado, patrón que se extiende hacia las extremidades. En vida, la región anterior de la cabeza es de color rojo escarlata con negro difuminado. Las extremidades anteriores son de color anaranjado, particularmente en las manos, esta coloración se torna más oscura hacia el antebrazo y parte superior del codo. El primer dedo anterior ligeramente más corto

que el segundo, sin membrana interdigital, con leves rebordes cutáneos; el vientre es predominantemente negro. La hembra es ligeramente más grande que los machos y carece de la coloración rojiza de la región anterior de la cabeza.

### Comparaciones con otras especies

*Excidobates condor* se diferencia de *E. captivus* y *E. mysteriosus* por la ausencia de grandes puntos blancos o amarillentos en la superficie ventral de los muslos (Twomey & Brown, 2008). También difiere de sus congéneres por la textura de la piel del dorso, la cual es tuberculada. Se diferencia de *E. mysteriosus* por ser más pequeño, carece de grandes puntos coloreados en el dorso y vientre y por estar distribuido en zonas de mayor altitud.

Los Dendrobátidos de altura corresponden particularmente a especies del género *Hyloxalus*, los cuales alcanzan hasta 2.800 msnm. *Andinobates abditus* (sensu Brown et al., 2011) es la única especie de este género que habita en Ecuador, en las estribaciones orientales de la Cordillera de los Andes, hasta una altura de 1700 msnm. *Excidobates condor* es similar a *A. abditus* (Myers & Daly, 1976) en rango altitudinal, coloración dorsal y en el uso de fitotelmatas para la cría de las larvas. Sin embargo, ambas especies difieren en tamaño (*A. abditus* LRC máxima hembras = 17.78 mm; *E. condor* LRC máxima hembras = 21.06 mm) y coloración. En *E. condor* las manos y antebrazos son anaranjados y no hay manchas amarillas o anaranjadas en la axila y la ingle (en *A. abditus* las manos y antebrazos



**FIGURA 2:** Relaciones filogenéticas de Dendrobatinae mostrando la ubicación de *Excidobates condor* sp. nov. Árbol de máxima verosimilitud obtenido bajo el modelo de evolución de caracteres GTR +  $\gamma$  + I con GARLI (lnL = -24175.7). Los números en las ramas son valores de bootstrap no-paramétrico (a partir de 100 pseudoréplicas de búsquedas de máxima verosimilitud). Los asteriscos representan valores de 100; no se muestran los valores menores a 50. Las muestras con nombre entre comillas no fueron incluidas en la revisión de *Ranitomeya* de Brown *et al.* (2011) y por lo tanto su identidad necesita ser corroborada; se reporta su asignación de especie del GenBank.

son negros y las manchas en las axilas e ingle están presentes). Las dos especies también difieren en la textura de la piel del dorso pues en *E. condor* es notablemente tuberculada mientras que en *A. abditus* es casi lisa. En las dos especies la piel del vientre es lisa.

### Descripción del Holotipo

En vida, dorso y región dorsal de las patas fuertemente tuberculados. En preservación los tubérculos son inconspicuos y la superficie de la cabeza y cuerpo presenta leves arrugas; la piel del vientre es lisa; la cloaca presenta una abertura horizontal. La cabeza es del mismo ancho del cuerpo, siendo la parte más ancha de la cabeza a la altura de las orbitas. El hocico es corto, inclinado, truncado en vista dorsal o ventral y redondeado en vista lateral. Las narinas están dirigidas lateralmente, no son visibles desde arriba pero sí desde

el frente. El canto rostral es redondeado y la región loreal plana y vertical. El tímpano está oculto dorsalmente y solamente su mitad inferior es visible; el diámetro del tímpano es  $1/3$  del iris, el cual es negro.

Los dedos manuales son relativamente largos y su longitud es  $III > IV > II$ , II es ligeramente más grande que I; todos, excepto el primero, presentan discos expandidos, siendo su ancho al 50% del ancho del dedo del ancho del dedo. Se notan leves rebordes cutáneos. No hay excrescencias nupciales en los machos y el tubérculo tenar es bifurcado y ensanchado en la parte media. Un tubérculo subarticular está presente en los dedos manuales I y II y dos en III y IV. Los discos de los dedos pedales son menos expandidos que los de la mano; el primer dedo del pie es corto y alcanza algo más de la  $1/2$  del largo del dedo II, los discos de los dedos I y V son menos anchos que los de los dedos II, III y IV; el disco del dedo I es del ancho del dedo y con relación al del dedo V es ligeramente más angosto

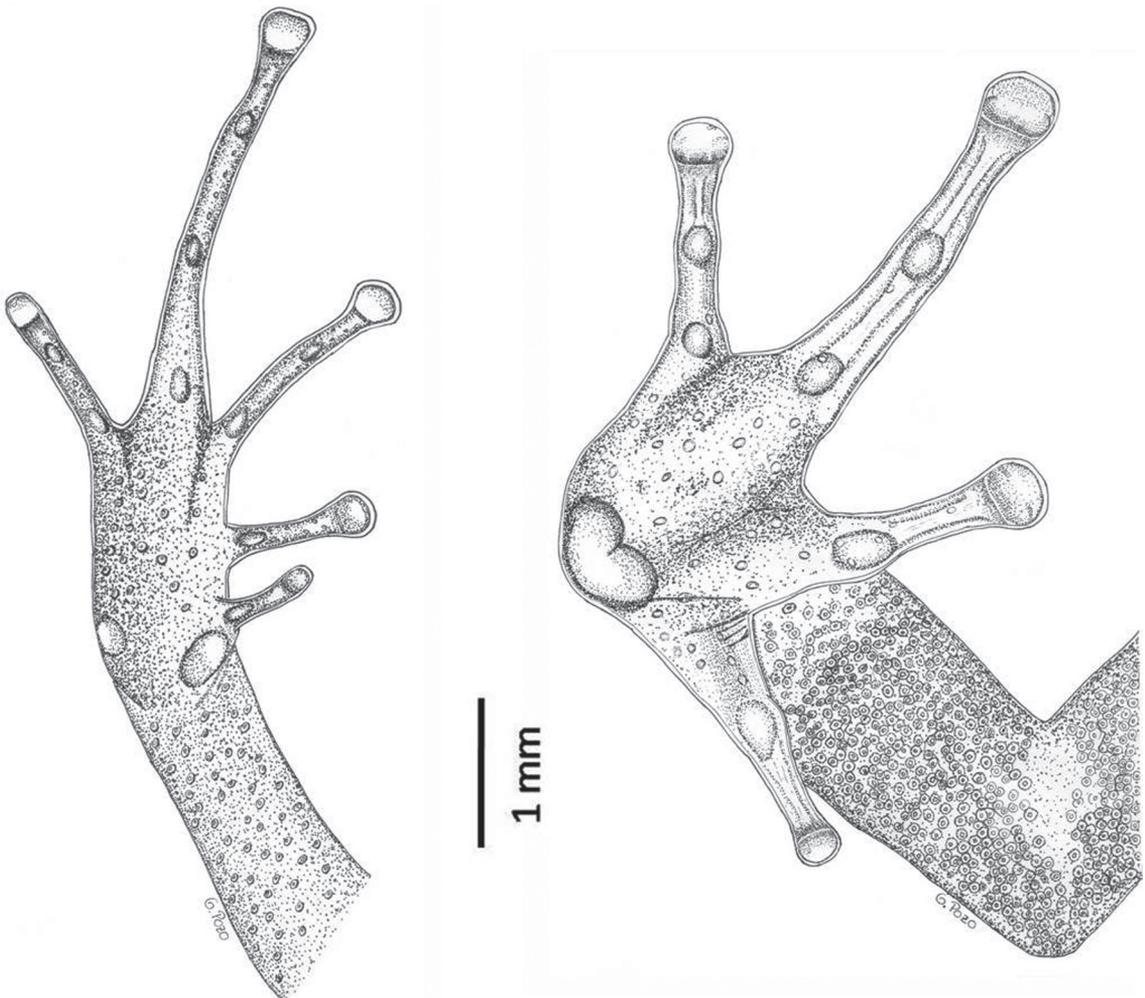


FIGURA 3: Vista ventral de la pata (A) y Mano (B) del holotipo EPN 11511 de *Excidobates condor*.

(Fig. 3). El tubérculo metatarsal interno es el doble en longitud del tubérculo metatarsal externo.

### Coloración en vida

Notas de campo de A. Almendáriz. Dorso y vientre negro. Extremidades delanteras de color anaranjado, particularmente las manos; la coloración se torna más oscura hacia el antebrazo, extendiéndose un poco más arriba del codo. Ventralmente las palmas de las manos son anaranjadas y las plantas de los pies son negras y lisas. La cabeza es rojo-oscuro desde el extremo anterior de la mandíbula superior hasta la mitad de las órbitas (rojo espectral con tintes negros).

### Coloración en alcohol

Dorsal y ventralmente negro-grisáceo, palmas y plantas grises, dedos de las manos y pies gris-blancuzco, (Fig. 4).

### Variación

Las medidas de la serie tipo se presentan en la Tabla 1 y el rango de proporciones en la Tabla 2. El espécimen EPN 13656 presenta la misma coloración

que el holotipo. EPN 13596 y el metamorfo EPN 12204 tienen la cabeza completamente negra, mientras que en los jóvenes EPN 14228-29 se nota la coloración rojiza en la región anterior de la cabeza. En los metamorfos y jóvenes, la piel dorsal es levemente tuberculada. Los especímenes QCAZ 49453-54, completaron su desarrollo en cautiverio, en el centro de crianza de La Balsa de los Sapos de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Son completamente negros (dorsal y ventralmente), con el dorso semituberculado; no desarrollaron el color rojizo de la parte delantera de la cabeza y solamente se mantuvo el color anaranjado de las extremidades anteriores.

La hembra es ligeramente más grande que los machos y carece de la coloración rojiza en la región anterior de la cabeza.

### Descripción de los renacuajos

Para el estudio de los renacuajos se usaron cuatro lotes: EPN 14338 con 11 renacuajos (10 analizados); un lote con 22 individuos EPN 14337 (13 para análisis); EPN 12313 con 10 individuos (7 analizados) y EPN 11411 con 12 renacuajos (cuatro analizados). De este material se obtuvo muestras de los estadios 21 a 42 (Gosner, 1960). Para la descripción se seleccionó un renacuajo en estadio 35 (Gosner, 1960) del lote EPN 14337. Sin embargo, la totalidad de los

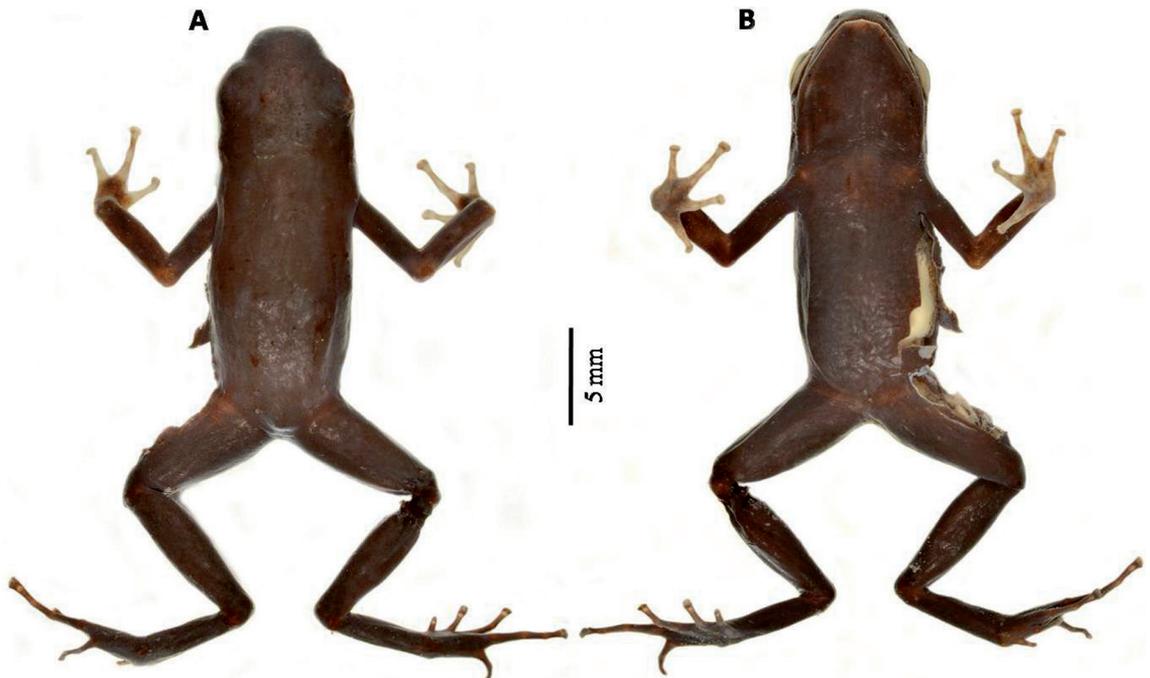


FIGURA 4: Vista dorsal y ventral del holotipo en preservado Fotos: V. Carvajal.

**TABLA 1:** Medidas de la serie tipo de *Excidobates condor*, en mm; rango, promedio y desviación estandar en paréntesis.

Carácter	EPNH 13659	EPNH 115111	EPNH 13596	QCAZ 49453	QCAZ 49454	n = 4 ♂
LRC	21.6	20.6	18.5	20.3	19.9	18.5-20.6 (19.8 ± 0.9)
Longitud del antebrazo	7.8	7.1	6.1	6.5	6.5	6.1-7.1 (6.6 ± 0.4)
Longitud de la mano	5.7	5.1	5.5	5.6	5.4	5.1-5.6 (5.4 ± 0.2)
Longitud de la tibia	9.5	8.6	8.5	8.4	8.5	8.4-8.6 (8.5 ± 0.1)
Longitud de la pata	13	13.8	12.9	13.7	13.3	12.9-13.8 (13.4 ± 0.4)
Ancho de la cabeza	6.6	6.8	6.1	6.7	6.7	6.1-6.8 (6.6 ± 0.3)
Altura de la cabeza	4.1	4.6	3.8	4.8	4.9	3.8-4.9 (4.5 ± 0.5)
Longitud de la cabeza	6.9	7.2	6.2	7	6.9	6.2-7.2 (6.8 ± 0.4)
Diámetro del ojo	—	2.9	2.6	2.3	2.5	2.3-2.9 (2.6 ± 0.2)
Distancia ojo-narina	2	2.3	2.1	2.1	2.1	2.1-2.3 (2.2 ± 0.1)
Distancia entre narinas	2.3	2.7	2.4	2.5	2.5	2.4-2.7 (2.5 ± 0.1)
Distancia entre órbitas	2.9	2.8	2.5	2.6	2.5	2.5-2.8 (2.6 ± 0.1)
Diámetro del tímpano	—	1.4	1.1	1.5	1.2	1.1-1.5 (1.3 ± 0.2)
Sexo	♀	♂	♂	♂	♂	—

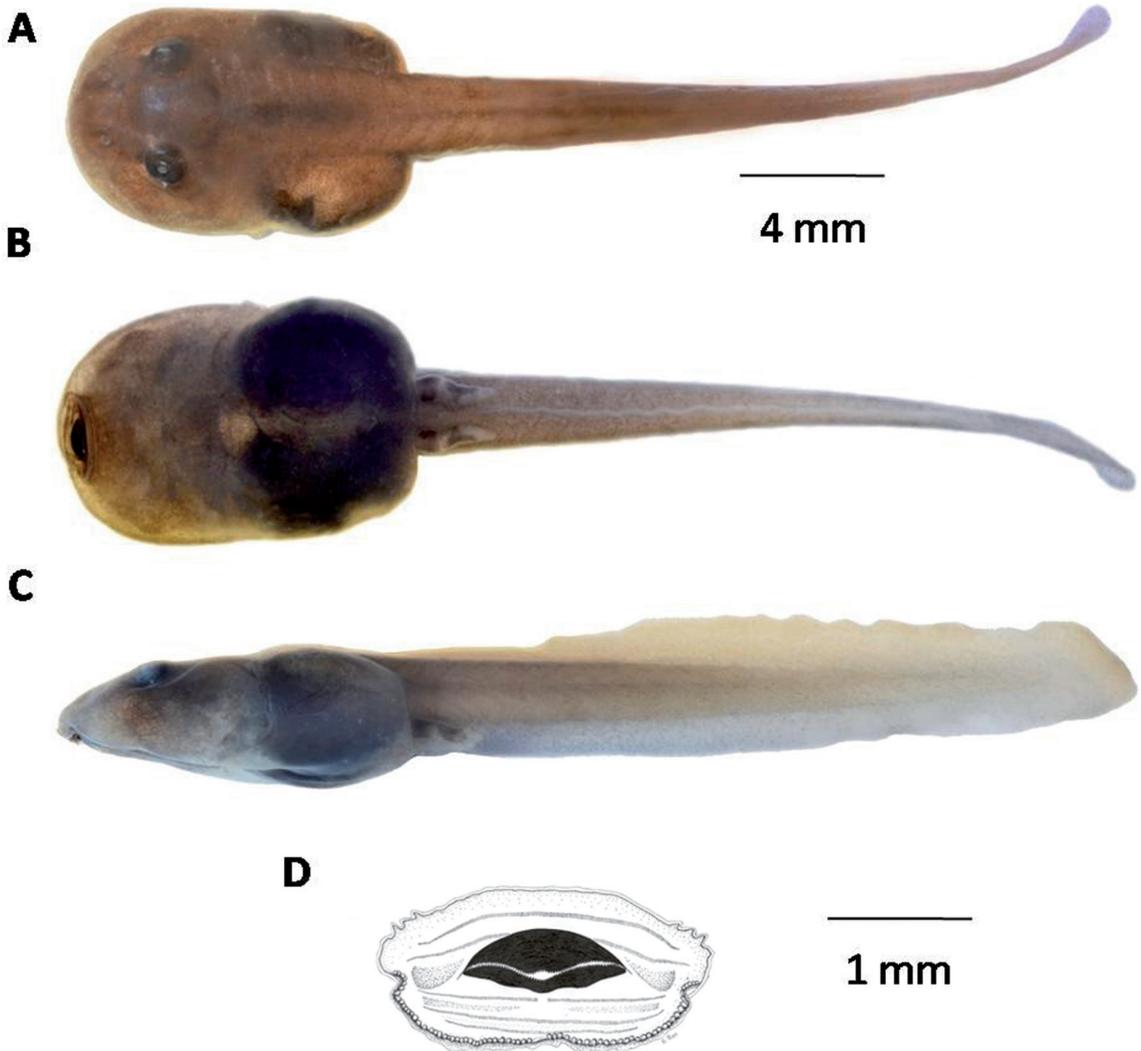
**FIGURA 5:** Renacuajo. EPNH 14337. **A** = Vista dorsal; **B** = Vista Ventral; **C** = Vista Lateral; **D** = Disco Oral. Fotos: V. Carvajal.





FIGURA 6: Hábitat de larvas y metamorfos de *Excidobates condor*.

### Distribución y Hábitat

La mayor parte del material obtenido corresponde a colecciones realizadas en la Loma Paquisha Alto y Río Blanco, entre 1800 y 1900 msnm (Fig. 7). La zona corresponde a Bosque Montano Oriental de acuerdo con la clasificación de Ron *et al.* (2011). Según Foster & Beltrán (1997) la localidad Paquisha pertenece a la formación vegetal Bosque de cumbre gris-verdoso o al denominado Bosque sobre arenisca en Tepuy Medio (D. Neill, *com. pers.*), en alturas del rango 1400-1900 m. El bosque generalmente permanece nublado y se caracteriza por árboles de 15 a 20 m de alto con muchas briofitas y bromelias de los géneros: *Guzmania*, *Tillandsia* y *Acchnea* a alturas entre 0.5 a 2 m. La Loma Tigres Alto, meseta del tepuy, se incluye dentro de la formación Matorrales Esclerófilos (Foster & Beltrán, 1997), en alturas bajo los 2000 m, en donde los árboles no superan los 5 m de alto y crecen sobre un substrato de arena cristalina, muy ácido y pobre en nutrientes. Entre Paquisha Alto y Tigres Alto hay una distancia de 18 km en línea recta y entre Río Blanco y Tigres Alto 17.15 km. Entre estas tres localidades se genera un polígono de distribución de 7 km<sup>2</sup>.

Los ejemplares adultos EPN 11511, 13596 y 13659 fueron colectados en horas de la tarde, en la base de árboles y bromelias, en un manto cubierto por raíces, hojarasca y musgo, que tapiza el suelo de arenisca y que los pobladores llaman “bamba”.

Los lotes de renacuajos y metamorfos EPN 11411, EPN 12204, EPN 12313, EPN 14337 y EPN 14338 provienen de los tres puntos de colección y fueron tomados de la base de brácteas de bromelias grandes del género *Guzmania* (Fig. 6), en las cuales se almacena suficiente agua y humedad.

En casi todas las visitas a los puntos de muestreo se encontró muchos renacuajos en diversos estadios,

a excepción de la inspección realizada en octubre de 2010 en la que no se localizaron larvas, menos aún metamorfos o adultos.

Nos llama la atención, que los adultos de *Excidobates condor* sean escasos o muy difíciles de localizar, pese a la observación y colecta de un gran número de renacuajos. Posiblemente el suelo tipo “bamba” constituya un refugio para los ejemplares adultos.

### DISCUSIÓN

Existen afinidades entre las especies de los géneros *Excidobates* y *Andinobates* en cuanto a la ecología reproductiva y al uso de fitotelmatas. *Excidobates mysteriosus* desarrolla sus larvas en bromelias de la especie *Aechmea nudicaulis* y *E. captivus* en las brácteas de *Heliconia* (Twomey & Brown, 2009). Según Myers & Daly (1976) las larvas y un adulto de *Dendrobates (Andinobates, sensu Brown et al., 2011) abditus* fueron encontradas en bromelias terrestres, mientras que las larvas y metamorfos de la especie nueva: *Excidobates condor*, se desarrollan en bromelias arbóreas del género *Guzmania* (observaciones de A. Almendáriz y J. Brito). Adicionalmente, existen diferencias en el tipo de hábitat: *E. mysteriosus* proviene de un bosque andino, que permanece seco la mayor parte del año y donde predominan cactáceas, rocas y bromelias terrestres (Monsalve, 2011). La localidad típica de *A. abditus* corresponde a un bosque lluvioso montano bajo (Myers & Daly, 1976); para *E. captivus* el hábitat es un bosque húmedo con abundancia de epífitas y musgos (Twomey & Brown, 2009 y Lötters *et al.*, 2007); en cambio, para *E. condor* el hábitat corresponde a las formaciones de tepuy con un piso denominado “bamba” (D. Neill, *com. pers.*). En cuanto al tamaño, *E. mysteriosus* resulta ser la especie más grande (Twomey & Brown, 2008). Los renacuajos de *Excidobates condor* son similares en morfología a los de *E. captivus* (Twomey & Brown, 2008), *E. mysteriosus* (Ostrowski & Mahn, 2012) y *Andinobates abditus* (Myers & Daly, 1976), en los cuales se mantiene la fórmula 2 (2) / 3 (1), (Brown *et al.*, 2011); sin embargo, la longitud total en *E. captivus* (estadio 25) es 12.5 mm, en *A. abditus* 20 mm y en *E. condor* el promedio es de 23.4 mm, lo que equivale a una diferencia de 87.2 y 17% respectivamente. En cuanto a la longitud del cuerpo, en *E. condor* el promedio es 8.2 mm, en *E. captivus* es de 4.7 mm y para *A. abditus* es 7.5, esto es un 74.4 y 9.3% más grande.

En su definición del género *Excidobates*, Twomey & Brown (2008) sugieren como caracteres diagnósticos un primer dedo manual no reducido y la

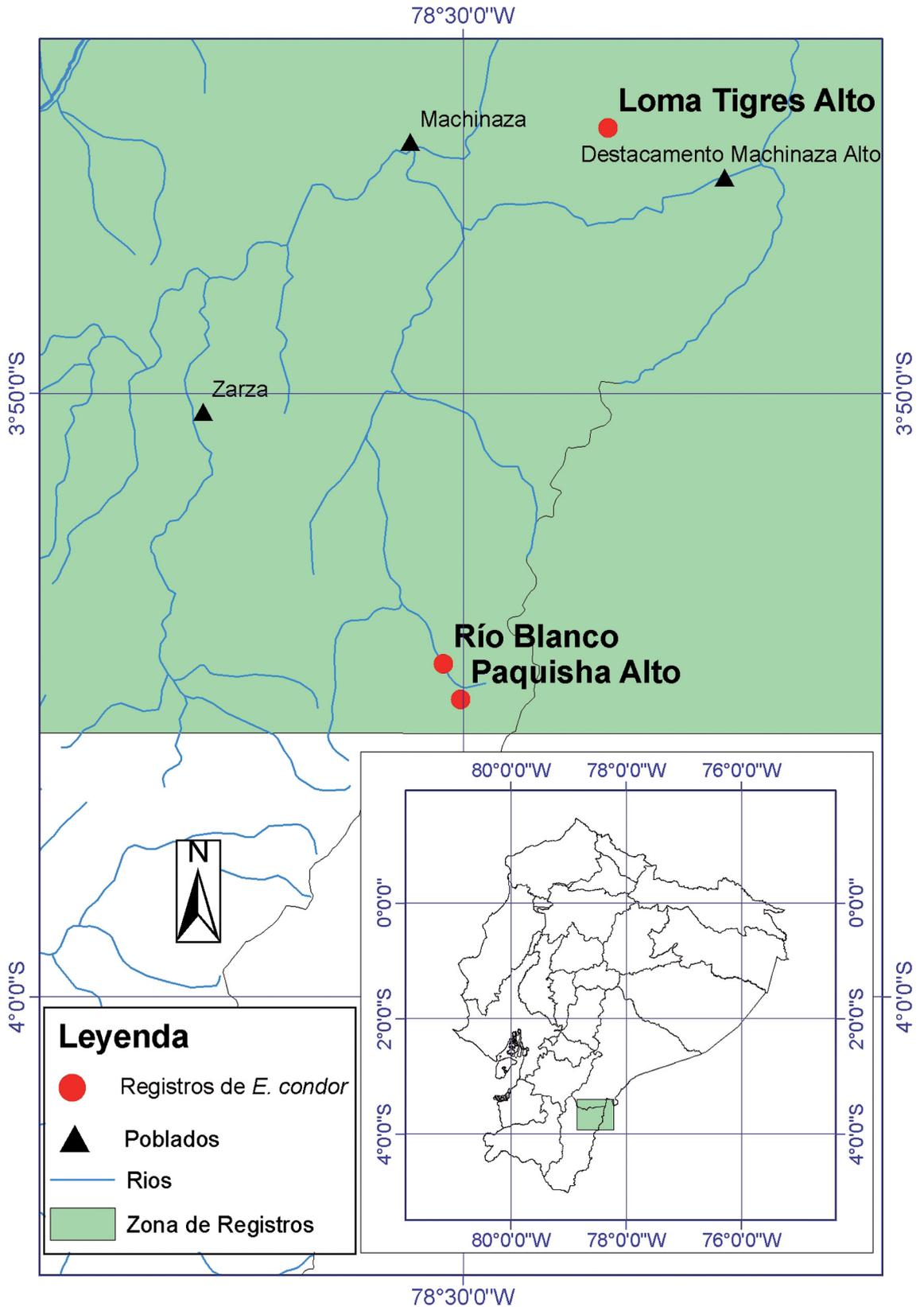


FIGURA 7: Distribución de *Excidobates condor*.

presencia de manchas pálidas en la superficie ventral de los muslos. La reducción del Dedo I parece ser una sinapomorfia del clado formado por *Ranitomeya* y *Andinobates* (Brown *et al.*, 2011) por lo que la condición de *Excidobates* sería simpliesiomórfica. El segundo carácter, presencia de manchas pálidas en la superficie de los muslos, está ausente en *E. condor* por lo que habría la posibilidad de que no haya estado presente en el ancestro común de *Excidobates* y por lo tanto no sea una sinapomorfia para el género. De acuerdo con la filogenia, dos escenarios son igualmente parsimónicos: ganancia de las manchas independientemente en *E. captivus* y *E. mysteriosus* o ganancia de las manchas en el ancestro común de *Excidobates* y pérdida secundaria en *E. condor*. Debido a que el soporte de las relaciones entre especies de *Excidobates* no es fuerte, otros escenarios evolutivos serían plausibles bajo topologías alternativas. Mayor información genética, morfológica y descubrimientos de nuevas especies de *Excidobates* podrían esclarecer la evolución de la única sinapomorfia morfológica putativa para el género.

Myers & Daly (1976) indican que el renacuajo de *A. abditus* tiene un disco oral idéntico al ilustrado para *Andinobates opisthomelas* por Silverstone (1975, pp. 32). La misma similitud es evidente entre la ilustración de Silverstone (1975) y el disco oral de *Excidobates condor* (Fig. 5). *Andinobates abditus* fue asignado a su género actual por Brown *et al.* (2011) en base a la presencia de una apertura media en las papilas del labio posterior del disco oral que es compartida por las especies del grupo *bombetes* en *Andinobates*. Sin embargo, *A. abditus* difiere de sus congéneres por su coloración predominantemente oscura y su distribución geográfica ya que es la única especie del género que habita al oriente de los Andes. Esas diferencias y las características morfológicas de adultos y larvas de *Excidobates condor* sugieren que *A. abditus* es en realidad un miembro del género *Excidobates*. Las similitudes entre *A. abditus* y *E. condor* son: (1) morfología del disco oral incluyendo la presencia de una apertura media en las papilas del labio posterior (Brown *et al.*, 2011), (2) coloración dorsal y ventral predominantemente oscura (también compartida con *E. captivus*), (3) rango altitudinal, (4) ecología reproductiva y (5) distribución geográfica al oriente de los Andes. La evidencia disponible sugiere una mayor afinidad morfológica y biogeográfica de *A. abditus* con miembros del género *Excidobates*. Se requiere información morfológica o genética adicional para determinar las afinidades evolutivas de *A. abditus* y por lo tanto su correcta asignación genérica.

## RESUMEN

El género *Excidobates* está conformado por dos especies, *E. captivus* y *E. mysteriosus*, distribuidas en la cuenca del Río Marañón en Perú. Evaluaciones de la herpetofauna del bosque montano oriental de los Andes de la provincia de Zamora Chinchipe en Ecuador, resultaron en el descubrimiento de una nueva especie del género, la misma que describimos como *Excidobates condor* sp. nov. Proveemos información sobre su hábitat, distribución y describimos sus renacuajos. La especie se conoce de tres localidades separadas por 18 km en línea recta y genera un polígono de 7 km<sup>2</sup>. Un análisis filogenético basado en los genes mitocondriales 12S y 16S rRNA sugiere que la especie nueva está cercanamente relacionada con *Excidobates mysteriosus* y *E. captivus*, de las cuales se diferencia por su patrón de coloración y la textura de la piel del dorso. Con la inclusión de la nueva especie en *Excidobates* ninguno de los caracteres morfológicos diagnósticos del género resulta sinapomórfico. Por lo tanto, *Excidobates* queda soportado solamente por caracteres genéticos. Adicionalmente se analiza las afinidades morfológicas entre los adultos y larvas de *Andinobates abditus* con los miembros del género *Excidobates*.

**PALABRAS-CLAVE:** Especie nueva; Dendrobatidae; *Excidobates condor*; *Andinobates*; Ecuador; filogenia; información ecológica.

## AGRADECIMIENTOS

Ana Almendáriz y Jorge Brito agradecen a la Compañía Kinross quien a través de la Consultora socio ambiental Entrix Inc., contrató a la EPN para la realización de evaluaciones faunísticas en varios puntos del Alto Machinaza, en el marco del desarrollo de los estudios socio ambientales que se realizan en la zona. A Jorge Vaca-Guerrero, Juan Hurtado y otros colaboradores de Kinross que acompañaron a A. Almendáriz en las campañas de campo. Presentamos nuestro reconocimiento, al director de la Balsa de los Sapos, donde se criaron los metamorfos, a Daniel Montalvo por la elaboración del mapa, a Vladimir Carvajal por las fotografías del material preservado, a Glenda Pozo por las ilustraciones y a dos revisores anónimos por sus acertados comentarios. Santiago R. Ron agradece a la Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación por brindar financiamiento para el trabajo de laboratorio en el marco del proyecto PIC08-0000470. Las colecciones se hicieron amparadas por el permiso N° 026-IC-FAU-DBAP-VS-DRLZCH-MA

## REFERENCIAS

- ALTIG, R. 1970. A key to the tadpoles of the Continental United States and Canada. *Herpetologica*, 26:180-207.
- BROWN, J.L.; TWOMEY, E.; AMÉZQUITA, A.; BARBOSA DE SOUZA, M.; CALDWELL, J.P.; LÖTTTERS, S.; VON MAY, R.; MELO-SAMPAIO, P.R.; MEJÍA-VARTAS, D.; PEREZ-PEÑA, P.; PEPPER, M.; POELMAN, E.H.; SANCHEZ-RODRIGUES, M. & SUMMERS, K. 2011. A taxonomic revision of the Neotropical poison frog genus *Ranitomeya* (Amphibia: Dendrobatidae). *Zootaxa*, 3083:1-120.
- BROWN, J.L.; TWOMEY, E.; PEPPER, M. & RODRIGUEZ, M.S. 2008. Revision of the *Ranitomeya fantastica* species complex with description of two new species from Cenral Peru (Anura: Dendrobatidae). *Zootaxa*, 1823:1-24.
- CHEN, M.H. & COMBS, C.A. 1999. An alternative anesthesia for amphibians: ventral application of benzocaine. *Herpetological Review*, 30:34.
- CISNEROS-HEREDIA, D.F. & YÁNEZ-MUÑOZ, M.H. 2010. A new poison frog of the genus *Epipedobates* (Dendrobatoidea: Dendrobatidae) from the north western Andes of Ecuador. *Avances*, 3:B83-B86.
- CLOUGH, M. & SUMMERS, K. 2000. Phylogenetic systematics and biogeography of the poison frogs: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70:515-540.
- FOSTER, R. & BELTRAN, H. 1997. In: Schulenberg, T. & Awbrey, K. The Cordillera del Cóndor Region of Ecuador and Peru: A Biological Assessment. *RAP Working Papers*, (7): 47.
- GOSNER, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16:183-190.
- GRANT, T.; FROST, D.R.; CALDWELL, J.P.; GAGLIARDO, R.; HADDAD, C.F.B.; KOK, P.J.R.; MEANS, D.B.; NOONAN, B.P.; SCHARGEL, W.E. & WHEELER, W.C. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299:1-262.
- KATO, K.; MISAWA, K.; KUMA, K. & MIYATA, T. 2002. MAFFT: a novel method or rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30:3059-3066.
- LIPS, K.R. & SAVAGE, J.M. 1996. Key to de Known Tadpoles (Amphibia: Anura) of Costa Rica. *Neotropical Fauna & Environment*, 31(1):17-26.
- LÖTTTERS, S.; JUNGFER, K.; HEKELN, F. & SCHMIDT, W. 2007. "Poison frogs". *Biology, Species and Captive Husbandry*. Ed. Chimaira, Frankfurt am Main, 668 p.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. 2009. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72*. <http://mesquiteproject.org>.
- MCDIARMID, W. & ALTIG, R. 1999. *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. University of Chicago Press, London. 444 p.
- MONSALVE, S. 2011. *Habitat utilization of the endemic poison dart frog Excidobates mysteriosus in North-western Peru*. (Disertación de maestría). Linköpings Universitet, Department of Physics, Chemistry and Biology, Sweden.
- MYERS, C. & DALY, J. 1976. A New species of Poison Frog (*Dendrobates*) from Andean Ecuador, including an analysis of its skin toxins. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 59:1-12.
- NOONAN, B.P. & WRAY, K.P. 2006. Neotropical diversification: the effects of a complex history on diversity within the poison frog genus *Dendrobates*. *Journal of Biogeography*, 33:1007-1020.
- OSTROWSKI, T. & MAHN, T. 2012. *Artbeschreibung Excidobates mysteriosus - Dendrobate.de - Eine Online-Datenbank der Familie Dendrobatidae (Anura)*. [www.dendrobate.de/index.php?gattung=Excidobates&art=mysteriosus](http://www.dendrobate.de/index.php?gattung=Excidobates&art=mysteriosus); Acceso: 15 Marzo 2012.
- PÁEZ-VACAS, M.; COLOMA, L. & SANTOS, J.C. 2010. Systematics of the *Hyloxalus bocagei* complex (Anura: Dendrobatidae), description of two new cryptic species, and recognition of *H. maculosus*. *Zootaxa*, 2711:1-75.
- POSADA, D. 2008. Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25:1253-1256.
- ROBERTS, J.L.; BROWN, J.L.; VON MAY, R.; ARIZABAL, W.; PRESAR, A.; SYMULA, R.; SCHULTE, R. & SUMMERS, K. 2006. Phylogenetic relationships among poison frogs of the genus *Dendrobates* (Dendrobatidae): a molecular perspective from increased taxon sampling. *Herpetological Journal*, 16:377-385.
- RON, S. R.; COLOMA, L.A.; GUAYASAMIN, J.M. & YÁNEZ-MUÑOZ, M.H. 2011. *AmphibiaWebEcuador. Version 2011.0*. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <http://zoologia.puce.edu.ec/Vertebrados/anfibios/AnfibiosEcuador>. Acceso: 10 de febrero, 2012.
- SANTOS, J.C.; COLOMA, L.A. & CANNATELLA, D.C. 2003. Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100:12792-12797.
- SANTOS, J.C.; COLOMA, L.A.; SUMMERS, K.; CALDWELL, J.P.; REE, R. & CANNATELLA, D.C. 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *PLoS Biology*, 7:e1000056.
- SAVAGE, J. 2002. *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two Continents, between two Seas*. The University of Chicago Press. 934p.
- SAYRE, R.; ROCA, E.; SEDAGHATKISH, G.; YOUNG, B.; KEEL, S.; ROCA, R. & SHEPPARD, S. 2002. *Un enfoque en la naturaleza. Evaluaciones ecológicas rápidas*. The Nature Conservancy, Virginia. 195 p.
- 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.
- SIMMONS, J.E. 2002. Herpetological collecting and collection management. *Herpetological Circular*, 31:1-153.
- SUMMERS, K.; WEIGHT, L.A. BOAG, P. & BERMINGHAM, E. 1999. The evolution of female parental care in poison frogs of the genus *Dendrobates*: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Herpetologica*, 55:254-270.
- SYMULA, R.; SCHULTE, R. & SUMMERS, K. 2003. Molecular systematics and phylogeography of Amazonian poison frogs of the genus *Dendrobates*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26:452-475.
- TWOMEY, E. & BROWN, J.L. 2008. Spotted poison frogs: rediscovery of a lost species and a new genus (Anura: Dendrobatidae) from Northwestern Peru. *Herpetologica*, 64:121-137.
- TWOMEY, E. & BROWN, J.L. 2009. *Excidobates captivus* y *Excidobates mysteriosus*. [www.dendrobates.org/captivus-mysteriosus.html](http://www.dendrobates.org/captivus-mysteriosus.html) (agosto 2012).
- ZWICKL, D.L. 2006. *Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence dataset under the maximum likelihood criterion*. (Tesis Doctorado). University of Texas, Austin.

Aceito em: 05.09.2012  
Publicado em: 28.09.2012

## EDITORIAL COMMITTEE

**Publisher:** Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Avenida Nazaré, 481, Ipiranga, CEP 04263-000, São Paulo, SP, Brasil.

**Editor-in-Chief:** Carlos José Einicker Lamas, Serviço de Invertebrados, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 42.494, CEP 04218-970, São Paulo, SP, Brasil. E-mail: [editormz@usp.br](mailto:editormz@usp.br).

**Associate Editors:** Mário César Cardoso de Pinna (*Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil*); Luis Fábio Silveira (*Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil*); Marcos Domingos Siqueira Tavares (*Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil*); Sérgio Antonio Vanin (*Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil*); Hussam El Dine Zaher (*Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil*).

**Editorial Board:** Rüdiger Bieler (*Field Museum of Natural History, U.S.A.*); Walter Antonio Pereira Boeger (*Universidade Federal do Paraná, Brasil*); Carlos Roberto Ferreira Brandão

(*Universidade de São Paulo, Brasil*); James M. Carpenter (*American Museum of Natural History, U.S.A.*); Ricardo Macedo Corrêa e Castro (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Mario de Vivo (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Marcos André Raposo Ferreira (*Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil*); Darrel R. Frost (*American Museum of Natural History, U.S.A.*); William R. Heyer (*National Museum of Natural History, U.S.A.*); Ralph W. Holzenthal (*University of Minnesota, U.S.A.*); Adriano Brilhante Kury (*Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil*); Gerardo Lamas (*Museo de Historia Natural "Javier Prado", Lima, Peru*); John G. Maisey (*American Museum of Natural History, U.S.A.*); Naércio Aquino Menezes (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Christian de Muizon (*Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France*); Nelson Papavero (*Universidade de São Paulo, Brasil*); James L. Patton (*University of California, Berkeley, U.S.A.*); Richard O. Prum (*University of Kansas, U.S.A.*); Olivier Rieppel (*Field Museum of Natural History, U.S.A.*); Miguel Trefaut Urbano Rodrigues (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Randall T. Schuh (*American Museum of Natural History, U.S.A.*); Ubirajara Ribeiro Martins de Souza (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Paulo Emilio Vanzolini (*Universidade de São Paulo, Brasil*); Richard P. Vari (*National Museum of Natural History, U.S.A.*).

## INSTRUCTIONS TO AUTHORS - (April 2007)

**General Information:** *Papéis Avulsos de Zoologia (PAZ)* and *Arquivos de Zoologia (AZ)* cover primarily the fields of Zoology, publishing original contributions in systematics, paleontology, evolutionary biology, ontogeny, faunistic studies, and biogeography. *Papéis Avulsos de Zoologia* and *Arquivos de Zoologia* also encourage submission of theoretical and empirical studies that explore principles and methods of systematics.

All contributions must follow the International Code of Zoological Nomenclature. Relevant specimens should be properly curated and deposited in a recognized public or private, non-profit institution. Tissue samples should be referred to their voucher specimens and all nucleotide sequence data (aligned as well as unaligned) should be submitted to GenBank ([www.ncbi.nih.gov/Genbank](http://www.ncbi.nih.gov/Genbank)) or EMBL ([www.ebi.ac.uk](http://www.ebi.ac.uk)).

**Peer Review:** All submissions to *Papéis Avulsos de Zoologia* and *Arquivos de Zoologia* are subject to review by at least two referees and the Editor-in-Chief. All authors will be notified of submission date. Authors may suggest potential reviewers. Communications regarding acceptance or rejection of manuscripts are made through electronic correspondence with the first or corresponding author only. Once a manuscript is accepted providing changes suggested by the referees, the author is requested to return a revised version incorporating those changes (or a detailed explanation of why reviewer's suggestions were not followed) within fifteen days upon receiving the communication by the editor.

**Proofs:** Page-proofs with the revised version will be sent to e-mail the first or corresponding author. Page-proofs *must be returned to the editor, preferentially within 48 hours*. Failure to return the proof promptly may be interpreted as approval with no changes and/or may delay publication. Only necessary corrections in proof will be permitted. Once page proof is sent to the author, further alterations and/or significant additions of text are permitted only at the author's expense or in the form of a brief appendix (note added in proof).

**Submission of Manuscripts:** Manuscripts should be sent to the **SciELO Submission** (<http://submission.scielo.br/index.php/paz/login>), along with a submission letter explaining the importance and originality of the study. Address and e-mail of the corresponding author must be always updated since it will be used to send the 50 reprints in titled by the authors. Figures, tables and graphics **should not** be inserted in the text. Figures and graphics should be sent in separate files with the following formats: ".JPG" and ".TIF" for figures, and ".XLS" and ".CDR" for graphics, with 300 DPI of minimum resolution. Tables should be placed at the end of the manuscript.

Manuscripts are considered on the understanding that they have not been published or will not appear elsewhere in substantially the same or abbreviated form. The criteria for acceptance of articles are: quality and relevance of research, clarity of text, and compliance with the guidelines for manuscript preparation.

Manuscripts should be written preferentially in English, but texts in Portuguese or Spanish will also be considered. Studies with a broad coverage are encouraged to be submitted in English. All manuscripts should include an abstract and key-words in English and a second abstract and key-words in Portuguese or Spanish.

Authors are requested to pay attention to the instructions concerning the preparation of the manuscripts. Close adherence to the guidelines will expedite processing of the manuscript.

**Manuscript Form:** Manuscripts should not exceed 150 pages of double-spaced, justified text, with size 12 and source Times New Roman (except for symbols). Page format should be A4 (21 by 29.7 cm), with 3 cm of margins. The pages of the manuscript should be numbered consecutively.

The text should be arranged in the following order: **Title Page, Abstracts with Key-Words, Body of Text, Literature Cited, Tables, Appendices, and Figure Captions**. Each of these sections should begin on a new page.

(1) **Title Page:** This should include the **Title, Short Title, Author(s) Name(s) and Institutions**. The title should be concise and, where appropriate, should include mention of families and/or higher taxa. Names of new taxa should not be included in titles.

(2) **Abstract:** All papers should have an abstract in **English** and another in **Portuguese or Spanish**. The abstract is of great importance as it may be reproduced elsewhere. It should be in a form intelligible if published alone and should summarize the main facts, ideas, and conclusions of the article. Telegraphic abstracts are strongly discouraged. Include all new taxonomic names for referencing purposes. Abbreviations should be avoided. It should not include references. Abstracts and key-words should not exceed 350 and 5 words, respectively.

(3) **Body of Text:** The main body of the text should include the following sections: **Introduction, Material and Methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References at end**. Primary headings in the text should be in capital letters, in bold and centered. Secondary headings should be in capital and lower case letters, in bold and centered. Tertiary headings should be in capital and lower case letters, in bold and indented at left. In all the cases the text should begin in the following line.

(4) **Literature Cited:** Citations in the text should be given as: Silva (1998) *or* Silva (1998:14-20) *or* Silva (1998: figs. 1, 2) *or* Silva (1998a, b) *or* Silva & Oliveira (1998) *or* (Silva, 1998) *or* (Rangel, 1890; Silva & Oliveira, 1998a, b; Adams, 2000) *or* (Silva, *pers. com.*) *or* (Silva *et al.*, 1998), the latter when the paper has three or more authors. The reference need not be cited when authors and date are given only as authority for a taxonomic name.

(5) **References:** The literature cited should be arranged strictly alphabetically and given in the following format:

- **Journal Article** - Author(s). Year. Article title. *Journal name*, volume: initial page-final page. Names of journals must be spelled out in full.
- **Books** - Author(s). Year. *Book title*. Publisher, Place.
- **Chapters of Books** - Author(s). Year. Chapter title. *In: Author(s) ou Editor(s), Book title*. Publisher, Place, volume, initial page-final page.
- **Dissertations and Theses** - Author(s). Year. *Dissertation title*. (Ph.D. Dissertation). University, Place.
- **Electronic Publications** - Author(s). Year. *Title*. Available at: <electronic address>. Access in: date.

**Tables:** All tables must be numbered in the same sequence in which they appear in text. Authors are encouraged to indicate where the tables should be placed in the text. They should be comprehensible without reference to the text. Tables should be formatted with vertical (portrait), not horizontal (landscape), rules. In the text, tables should be referred as Table 1, Tables 2 and 4, Tables 2-6. Use "TABLE" in the table heading.

**Illustrations:** Figures should be numbered consecutively, in the same sequence that they appear in the text. Each illustration of a composite figure should be identified by capital letters and referred in the text as: Fig. 1A, Fig. 1B, for example. When possible, letters should be placed in the left lower corner of each illustration of a composite figure. Hand-written lettering on illustrations is unacceptable. Figures should be mounted in order to minimize blank areas between each illustration. Black and white or color photographs should be digitized in high resolution (300 DPI at least). Use "Fig(s)," for referring to figures in the text, but "FIGURE(S)" in the figure captions and "fig(s)," when referring to figures in another paper.

---

**Responsibility:** Scientific content and opinions expressed in this publication are sole responsibility of the respective authors.  
**Copyrights:** The journals *Papéis Avulsos de Zoologia* and *Arquivos de Zoologia* are licensed under a Creative Commons Licence (<http://creativecommons.org>).

---

For other details of manuscript preparation of format, consult the CBE Style Manual, available from the Council of Science Editors ([www.councilscienceeditors.org/publications/style](http://www.councilscienceeditors.org/publications/style)).  
*Papéis Avulsos de Zoologia* and *Arquivos de Zoologia* are publications of the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo ([www.mz.usp.br](http://www.mz.usp.br)). Always consult the Instructions to Authors printed in the last issue or in the electronic home pages: [www.scielo.br/paz](http://www.scielo.br/paz) or [www.mz.usp.br/publicacoes](http://www.mz.usp.br/publicacoes).