

Hyalinobatrachium vireovittatum Starrett & Savage, 1973 en Costa Rica (Anura: Centrolenidae)

Hyalinobatrachium vireovittatum Starrett & Savage, 1973 in Costa Rica (Anura: Centrolenidae)

Josué Alberto Vargas¹, Juan David Jiménez-Bolaño^{2,3}, Diego Avilés¹, Mathieu Ouellette⁴,
Erick Arias^{5,6} & César Barrio-Amorós⁷

¹CRWild, Programa de Iniciativa Herpetológica. Costa Rica.

²Grupo de Investigación en Manejo y Conservación de Fauna, Flora y Ecosistemas Estratégicos Neotropicales (MIKU),
Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia. orcid.org/0000-0003-0562-4958

³Fundación Gecos, Santa Marta, Colombia.

⁴Université Laval. Département des sciences du bois et de la forêt, 2405 rue de la Terrasse, Québec,
Québec G1V 0A6, Canada.

⁵Museo de Zoología, Centro de Investigaciones en Biodiversidad y Ecología Tropical, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

⁶Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San Pedro, 11501-2060 San José, Costa Rica. orcid.org/0000-0002-4449-1070

⁷CRWild, Dirección científica. Costa Rica. orcid.org/0000-0001-5837-9381

Correspondencia: cbarrioamoros@crwild.com

(Recibido: 15-01-2025 / Aceptado: 19-04-2025 / En línea: 31-07-2025)

RESUMEN

En Costa Rica se reconocen 15 especies de ranas de cristal de la familia Centrolenidae, de las cuales hay ocho en el género *Hyalinobatrachium* Ruiz-Carranza & Lynch, 1991. Entre ellas, la especie que posee menos información es *Hyalinobatrachium vireovittatum* (Starret & Savage, 1973), que se conocía sólo de tres localidades en el Pacífico central y sur. Aumentamos a nueve el número de localidades de la especie en el país, comentando sobre su distribución en Costa Rica y la confusión que se ha generado con otra especie similar del género, *H. talamancae* (Taylor, 1952). Describimos el canto de anuncio de *H. vireovittatum*, cercano a localidad tipo, que tiene una duración de 0,266–0,348 s y una frecuencia dominante de 5042,62–5299,59 Hz, y lo comparamos con el de *H. talamancae*, que posee una duración de 0,254–0,351 s y una frecuencia dominante de 4494,10–4933,34 Hz. Generamos un árbol filogenético comparando las dos especies con congéneres cercanos utilizando secuencias parciales de los genes mitocondriales 16S y COI. La filogenia incluye, por primera vez, especímenes provenientes de muy cerca de la localidad tipo de *H. vireovittatum*, lo cual genera un mejor y más confiable entendimiento de la taxonomía de estas poblaciones. También apuntamos datos sobre su historia natural y conservación.

Palabras clave: Anura, bioacústica, biogeografía, canto nupcial, Centroamérica, genética.

ABSTRACT

Fifteen species of glass frogs from the family Centrolenidae are recognized in Costa Rica, of which eight belong to the genus *Hyalinobatrachium* Ruiz-Carranza & Lynch, 1991. Among them, the species with the fewest reports is *Hyalinobatrachium vireovittatum* (Starret & Savage, 1973), which was known only from three localities in the central and southern Pacific. We increased the number of localities of the species to nine in Costa Rica, commenting on its distribution in the

country and the confusion that has been generated with a similar species, *H. talamancae* (Taylor, 1952). We describe the announcement call of *H. vireovittatum*, from close to the type locality, which has a duration of 0.266–0.348 s and a dominant frequency of 5042.62–5299.59 Hz, and we compare it with that of *H. talamancae*, which has a duration of 0.254–0.351 s and a dominant frequency of 4494.10–4933.34 Hz. We performed a phylogenetic tree comparing the two species with close congeners using partial sequences of the 16S and COI mitochondrial genes. This phylogeny includes for the first time, individuals from very close to the type locality of *H. vireovittatum*, permitting a better and more reliable understanding of the taxonomic status of those populations. We also record data about its natural history and conservation.

Keywords: Anura, bioacoustics, biogeography, Central America, nuptial call, genetics.

INTRODUCCIÓN

Muchas ranas de la familia Centrolenidae Taylor, 1951, destacan por la apariencia translúcida del área abdominal; de ahí su nombre común de ranas de cristal o vidrio. Esta familia cuenta con más de 150 especies, entre las cuales la mayor diversidad se encuentra en el sector andino de Colombia y Ecuador (Guayasamín *et al.* 2009a, 2020, Frost 2025). En Costa Rica se conocen hasta la fecha 15 especies, de las cuales ocho se agrupan en el género *Hyalinobatrachium* Ruiz-Carranza & Lynch, 1991 (Kubicki 2007, Leenders 2016, Mendoza-Henao *et al.* 2020).

Hyalinobatrachium se caracteriza por carecer de espina humeral; tienen tracto digestivo e hígado bulboso, recubierto por peritoneo blanco; peritoneo parietal ventral transparente; huesos blancos en vida (excepto en *H. mesai* e *H. taylori*, que los presentan verdes); coloración dorsal en líquido preservante blanca o crema; los machos carecen de espículas dorsales conspicuas durante la época de reproducción; cuando están presentes, los callos nupciales son pequeños y restringidos al borde interior del dedo I en machos; procesos dentígeros vomerianos y dientes vomerianos ausentes; tibia y fibula fusionados. Los machos usualmente cantan bajo las hojas, y las hembras depositan una capa de huevos bajo las hojas (Guayasamín *et al.* 2009a).

Descrita originalmente como *Centrolenella vireovittata* Starrett & Savage, 1973, la especie en cuestión fue posteriormente transferida al género *Hyalinobatrachium* (Ruiz-Carranza & Lynch 1991). Su localidad tipo es a 0,5 km al NE de Alfombra, Pérez Zeledón, en la vertiente del Pacífico de la Fila Brunqueña o Cordillera Brunca, no obstante, nadie ha vuelto a registrarla en esa localidad. Kubicki (2007) menciona haber intentado sin éxito reencontrarla en este sitio, sugiriendo que ya no se encuentra allí. Existen pocos registros adicionales a la localidad tipo (ver comentarios bajo Distribución Geográfica).

Hyalinobatrachium vireovittatum es la especie hermana de *H. talamancae* (Taylor, 1952), ambas son morfológicamente tan similares, que se ha cuestionado la validez de la primera (Kubicki 2007, Kubicki *et al.* 2015). La característica más obvia para diferenciar estas dos especies se basa en

su patrón de coloración. *H. vireovittatum* presenta dos líneas paravertebrales muy conspicuas, de color verde lima o amarillento (aunque este carácter es algo variable: ver más adelante) bordeando la línea vertebral verde oscura, con el resto de manchas amarillentas del cuerpo muy pequeñas (Figs. 1A, B, F); mientras que *H. talamancae* tiene una línea verde oscura vertebral bordeada por manchas paralelas amarillentas de tamaño variable (Figs. 2A, B). Las restantes manchas del cuerpo pueden ser de tamaño mediano a grande, siempre mayores que en *H. vireovittatum*, pero a la vez nunca tan grandes como las de *H. valerioi* (Dunn, 1931). Tanto en *H. vireovittatum* como en *H. talamancae* el pericardio es transparente, y su canto es extremadamente similar, por lo que algunos autores mantienen dudas sobre la validez de la primera. Hasta el momento, no existe ninguna comparación genética de ambas especies que incluya material topotípico (o de registros cercanos a sus localidades tipo). Kubicki *et al.* (2015) incluyeron en su filogenia ejemplares de *H. vireovittatum* del Darién, Panamá, muy lejos de la localidad tipo de la especie.

En este artículo se revisa la distribución geográfica de *H. vireovittatum* en Costa Rica, basándonos en reportes antiguos y recientes (propios), rectificando identificaciones ciertamente erróneas y proponiendo que posiblemente se trate de un taxón endémico de Costa Rica. Adicionalmente, se evalúan el estatus taxonómico de *H. talamancae* e *H. vireovittatum*, comparando secuencias de ADN y cantos de aviso provenientes de las cercanías de las localidades tipo de *H. vireovittatum* y de *H. talamancae*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Distribución

Para la recopilación de registros de *Hyalinobatrachium vireovittatum*, hemos revisado la literatura pertinente, hemos revisado los registros existentes en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica (UCR) para corroborar si la identificación de los especímenes allí alojados es correcta. Se realizó una búsqueda online en plataformas de ciencia ciudadana iNaturalist así como en la de la GBIF (2024), descartando a nuestro criterio las identificaciones



Figura 1. *Hyalinobatrachium vireovittatum*. A. Macho adulto, Sendero los Gigantes (Loc. 8). B. Amplexo, Las Tumbas (Loc. 2). C. Vista ventral de macho de la especie. D. Vista ventral de hembra de la especie. E. Metamorfo de la especie; Las Tumbas (loc. 2). F. Amplexo con dos puestas, Las Tumbas (Loc 2). Fotos: Diego Avilés, excepto C (César Barrio-Amorós).

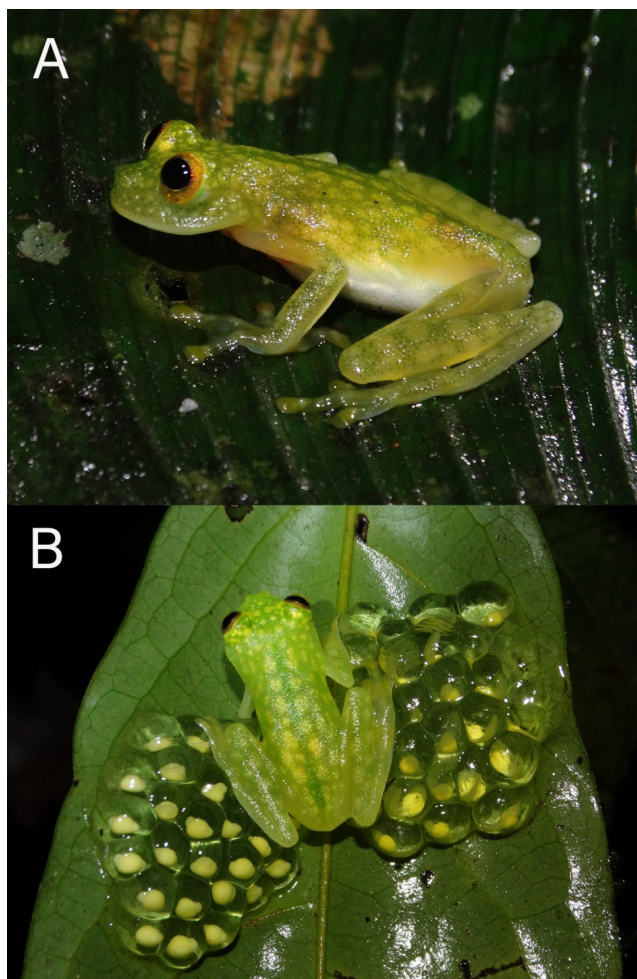


Figura 2. *Hyalinobatrachium talamancae*, Veragua Rainforest, Limón, Costa Rica. A. Vista lateral de un macho. B. Macho en vista dorsal cuidando dos puestas. Fotos: César Barrio-Amorós.

que no correspondían con los caracteres únicos de la especie. Igualmente, sólo hemos considerado los datos de ejemplares de Costa Rica. Para la elaboración del mapa de distribución potencial según elevación se ha usado QGIS 3.22 (<http://www.qgis.org>). Con este propósito, utilizamos el modelo de elevación digital (DEM) Global 30 Arc-Second Elevation (GTOPO30) (https://www.usgs.gov/centers/eros/science/usgs-eros-archive-digital-elevation-global-30-arc-second-elevation-gtopo30?qt-science_center_objects=0#qt-science_center_objects) y extrajimos las celdas con valores que oscilan entre 308 y 1.957 metros, lo que corresponde al rango de elevación conocido de la especie en resolución de 1x1 km. También creamos un polígono convexo mínimo basado en las localidades conocidas de *H. vireovittatum* para estimar el área de su distribución conocida. Convertimos el ráster de la distribución potencial en un polígono que nos permitió calcular el área de distribución potencial de la especie en Costa Rica.

Bioacústica

Dos machos adultos de *Hyalinobatrachium vireovittatum* fueron grabados (21 cantos) entre las 21:00 y las 23:00 h del 9 de mayo de 2020, en Las Tumbas de Barú, San José, Costa Rica y dos machos de *H. talamancae* fueron grabados (11 cantos) el 5 de junio del 2021 en las faldas del volcán Cacho Negro, Heredia, Costa Rica, con una grabadora digital Tascam DR-05, con micrófonos estéreo omnidireccionales incorporados. Las grabaciones se tomaron a una distancia de 1 a 2 m aproximadamente de los machos activos. Las temperaturas del aire en el momento de la grabación fueron entre 24.0 y 25.2 °C. Todos los llamados fueron analizados usando el software Praat (v. 6.0.13) para Windows (Boersma & Weenink 2007: Praat: Doing phonetics by computer; disponible en <http://www.fon.hum.uva.nl/praat/>; consultado en abril de 2021) a una frecuencia de muestreo de 44,1 kHz y una resolución de 16 bits. Todos los llamados fueron analizados de manera consecutiva en la misma grabación. Para cada uno, se midieron los siguientes parámetros: número de notas, duración del llamado (en segundos: s), tiempo entre llamados (en segundos: s), frecuencia inferior (Hz), superior (Hz) y dominante (Hz). También fueron calculadas las medias, la desviación estándar (DE) y el coeficiente de variación (CV) para cada rasgo de los llamados. Las figuras fueron generadas utilizando el paquete Seewave v.1.6 (Sueur *et al.* 2008) en la plataforma R (v.2.13.0) (R Development Core Team, 2011). También describimos los llamados de *Hyalinobatrachium* cf. *vireovittatum* de Carmen de Atrato, Chocó, Colombia, tomados por Ángela Mendoza, y depositados en la Colección de Sonidos Ambientales del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt en Colombia (Borja-Acosta & Pantoja 2024) para poder compararlos con los de *H. vireovittatum* y los de *H. talamancae* de Costa Rica. Lamentablemente no tenemos información acerca de la temperatura en que fueron grabados los llamados de la región del Chocó.

Amplificación y secuenciación

Se obtuvieron secuencias parciales de los genes mitocondriales citocromo oxidasa 1 (COI) y la subunidad ribosomal grande (16S), para cinco especímenes del género *Hyalinobatrachium*. El ADN fue extraído usando el protocolo de fenol-cloroformo (Sambrook & Russell 2006). Los iniciadores dgLCO y dgHCO (Meyer 2003) fueron usados para amplificar el COI. Los iniciadores 16Sar y 16Sbr (Palumbi *et al.* 1991) sirvieron para amplificar el gen 16S. Los protocolos detallados de extracción de ADN, amplificación, secuenciación y edición de secuencias pueden ser consultados en Kubicki *et al.* (2022). Se incluye la

lista de vouchers referidos en este trabajo y sus números de acceso en el GenBank (Apéndice 1).

Análisis filogenético

Las secuencias obtenidas en este estudio fueron comparadas con aquellas disponibles en GenBank para las especies del género *Hyalinobatrachium*, incluyendo *Hyalinobatrachium talamancae* e *H. vireovittatum*. Comparamos las secuencias obtenidas con aquellas para los genes 16S y COI, adicionalmente, dada la alta disponibilidad de secuencias para el gen mitocondrial NADH deshidrogenasa subunidad 1 (ND1) decidimos incluirlo en el análisis. Se usaron secuencias de *Celsiella revocata* (Rivero, 1985) como grupo externo y de *Teratohyla pulverata* (Peters, 1873) para enraizar el árbol. El alineamiento de secuencias se realizó con el software MUSCLE 3.7 (Edgar 2004), usando los parámetros preestablecidos y recortando en el punto donde la mayoría de taxones tienen secuencia. El software PartitionFinder v2.1.1 (Lanfear *et al.* 2017) y el criterio de información Bayesiana (BIC) fueron usados para seleccionar el mejor esquema de partición y los mejores modelos de evolución para cada partición. Usamos un único set de longitudes de ramas a través de todas las particiones (*branchlengths=linked*) y la búsqueda del mejor esquema de partición se hizo utilizando una búsqueda heurística (*scheme=greedy* Lanfear *et al.* 2012); usamos siete subsets *a priori*: uno para el 16S, tres para COI (uno por cada posición de codón), y tres para ND1 (uno por cada posición de codón).

El análisis filogenético se realizó siguiendo tanto métodos de máxima verosimilitud (ML) como de inferencia Bayesiana (BI). El análisis de máxima verosimilitud se hizo usando el software Garli 2.01 (Zwickl 2006). El análisis Bayesiano se realizó con MrBayes 3.2.6 (Ronquist *et al.* 2012); el esquema de partición y los modelos de evolución para cada partición como seleccionados previamente. El análisis de Garli fue corrido usando el portal CIPRES (Miller *et al.* 2010). Las distancias genéticas (distancias *p* no corregidas) fueron calculadas usando MEGA11 (Tamura *et al.* 2021).

RESULTADOS

Historia natural

Hyalinobatrachium vireovittatum podría ser considerado un indicador de nacientes de aguas puras y limpias en las cadenas montañosas de la vertiente Pacífica de las Cordilleras de Talamanca y Brunqueña (obs. pers.). La actividad de esta especie comienza con las primeras lluvias del año (entre abril y mayo), cuando comienzan a escucharse cantos provenientes del dosel (10–20 m). Se necesitan varias semanas de actividad para que estas ranas

desciendan a aposentos más bajos, y, aun así, dependiendo del microhábitat, pueden seguir cantando a alturas entre 3 y 6 m. En pocos lugares (especialmente Localidad 2, aunque también eventualmente en la 5) se hallan a poca altura en vegetación riparia (entre 1 y 2 m). Los machos cantan generalmente desde el envés de las hojas, aunque los hemos observado también en el haz, tanto cantando como estacionados. Se determinó que el auge de la actividad reproductiva es desde agosto hasta finales de noviembre. El microhábitat preferido parece estar constituido por nacientes, arroyos pequeños y muy empinados, quebradas con saltos de agua considerables y cascadas, a veces cañones y paredes húmedas; también se hallan en ríos de corriente rápida entre 2 y 8 m de ancho, aunque en estos lugares suelen cantar más arriba del estrato arbóreo; no se les ha visto ni escuchado en ríos más amplios. La distribución altitudinal conocida es entre 320 y 1.957 m s.n.m.

Hemos observado machos cuidando hasta cuatro puestas, albergando éstas entre 19 y 38 huevos (25–40 según Kubicki 2007), siempre en el envés de hojas, medianas a grandes. Sus metamorfos se han encontrado entre abril y agosto (Fig. 1E).

Descripción del llamado de H. vireovittatum, H. cf. vireovittatum e H. talamancae

Los cantos de anuncio de *Hyalinobatrachium talamancae* y de *H. vireovittatum* son muy similares, debido a que en ambos casos está constituido por una sola nota total o parcialmente pulsada y metálica, similar a un silbido, emitido esporádicamente o en temporada alta con cierta continuidad. En ninguno de los dos casos los llamados presentan armónicos claramente visibles. Los llamados de *H. vireovittatum* presentan una duración de 0,266–0,348 s y son emitidos a una tasa de 8,169–8,438 llamado/minuto. La frecuencia dominante fue de 5042,62–5299,59 Hz ($5245,84 \pm 51,96$ Hz). La frecuencia fundamental tuvo un punto más bajo de 4421,72–4817,75 Hz ($4661,95 \pm 150,69$) y uno superior de 4609,69–5048,94 Hz ($4912,33 \pm 143,80$). El tiempo entre llamadas varió de 0,998–12,957 s ($7,638 \pm 3,883$) (Tabla 1, Fig. 3). En el caso de *H. talamancae*, los llamados duran 0,254–0,351 s y tienen una tasa promedio de 3,5 llamados/minuto. La frecuencia dominante fue de 4494,10–4933,34 Hz ($4805,49 \pm 143,49$ Hz). La frecuencia fundamental tuvo un punto más bajo de 4646,85–5218,39 Hz ($5028,17 \pm 134,64$) y uno superior de 5259,33–5401,57 Hz ($5333,54 \pm 27,87$). El tiempo entre llamadas varió de 10,16–31,38 s ($19,273 \pm 034$) (Tabla 1, Fig. 3).

En el caso de *Hyalinobatrachium cf. vireovittatum* los llamados son bastante similares a los de *H. talamancae* y *H. vireovittatum*, porque también consisten en una sola

Tabla 1. Comparación de parámetros principales del canto de llamada de *Hyalinobatrachium talamancae* Braulio Carrillo, Costa Rica), *H. vireovittatum* (Las Tumbas, Costa Rica) e *H. cf. vireovittatum* (Carmen de Atrato, Chocó).

	<i>H. talamancae</i>	<i>H. vireovittatum</i>	<i>H. cf. vireovittatum</i>
N (individuos/cantos)	2/11	2/21	2/27
Número de notas	1	1	1
Duración del canto [s]	0,302±0,028 (0,254–0,351)	0,316±0,072 (0,266–0,348)	0,407±0,090 (0,243– 0,566)
Tiempo entre cantos [s]	7,638±3,883 (0,998–12,957)	19,273±6,541 (10,16–31,38)	14,901±3,010 (10,40– 21,57)
Baja frecuencia [Hz]	4661,95±150,69 (4421,72–4817,75)	5028,17±134,64 (4646,85–5218,39)	4589,12±89,90 (4432,32–4806,78)
Alta frecuencia [Hz]	4912,32±143,80 (4609,69–5048,94)	5332,84±27,87 (5259,33–5259,57)	4873,79±111,17 (4638,23–5131,16)
Frecuencia dominante [Hz]	4805,49±143,49 (4494,10–4933,34)	5245,84±51,96 (5042,62–5299,59)	4750,48±88,84 (4521,61–4886,45)

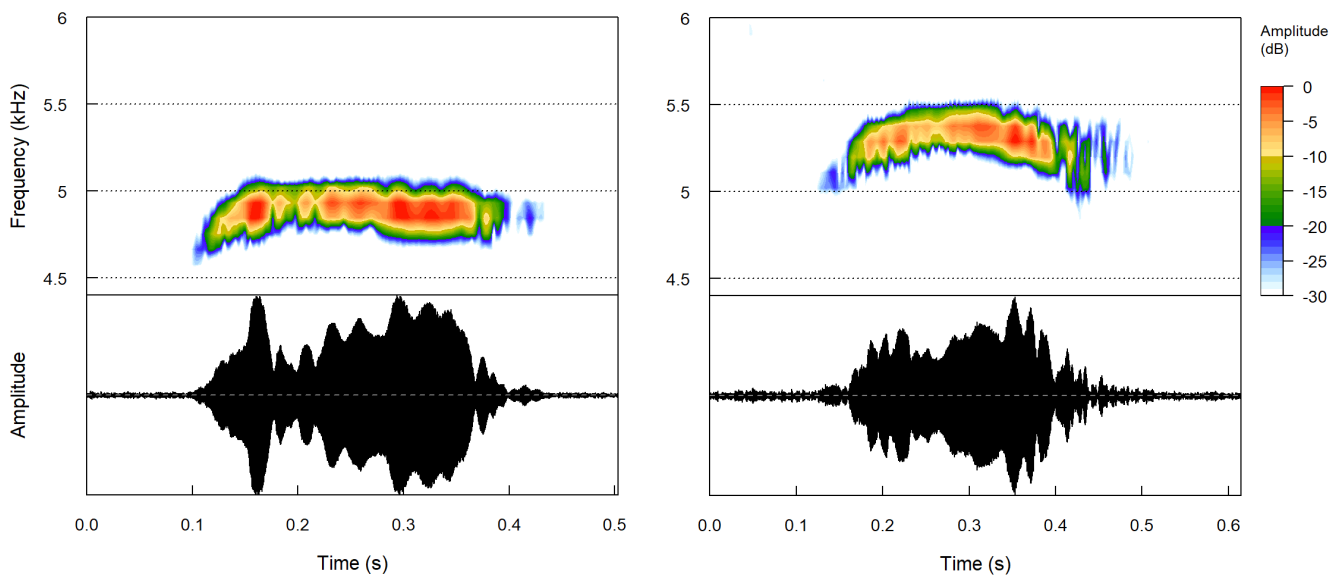


Figura 3. Oscilograma y espectrograma del canto de anuncio para *Hyalinobatrachium vireovittatum* de Costa Rica (izquierda) de Las Tumbas de Barú, provincia de San José y de *H. talamancae* de las faldas del volcán Cacho Negro, Braulio Carrillo, provincia de Heredia, Costa Rica (derecha).

nota total o parcialmente pulsada y metálica, similar a un silbido, emitida con cierta continuidad. Pero, los llamados de *H. cf. vireovittatum* presentan una duración de 0,243–0,566 s y son emitidos a una tasa de 1,540–6,624 llamado/minuto. La frecuencia dominante es de 4521,61–4886,45 Hz (4750,48±88,84 Hz), una frecuencia fundamental de 4432,32–4806,78 Hz (4589,12±89,90), y una frecuencia superior de 4638,23–5131,16 Hz (4873,79±111,17). El tiempo entre llamadas varió de 10,401 a 21,571 s

(14,901±3,010). Aunque la duración de los llamados puede superponerse hasta cierto punto en los tres casos, parece ser que los llamados de *H. cf. vireovittatum* pueden ser un poco más largos que los llamados de *H. vireovittatum* y *H. talamancae*, pero en este caso la frecuencia es más similar a la de los llamados de *H. talamancae* que a la de los llamados de *H. vireovittatum*.

Es posible que las similitudes en los llamados como una frecuencia alta sea una adaptación convergente que busque

aumentar la eficiencia de la transmisión de señales acústicas en entornos ruidosos.

Datos moleculares

La matriz mitocondrial incluye muestras de 30 especies nombradas de *Hyalinobatrachium* (Fig. 4). La matriz resultante tiene una longitud total de 2.493 pb, incluyendo las inserciones: 874 pb de 16S, 658 pb de COI y 961 pb de ND1. Dos particiones fueron encontradas con los siguientes modelos de evolución: 1) GTR+I+G para 16S, codón 1 y 2 de COI y codón 1 y 3 de ND1. 2) HKY+I para codón 3 de COI y codón 2 de ND1. Las filogenias obtenidas con Garli y MrBayes son altamente concordantes en topología (Fig. 4). En la filogenia se observa un clado hermano a todas las demás especies dentro del género, este clado está formado por las siguientes cuatro especies *Hyalinobatrachium cappellei* Van Lidth de Jeude, 1904, *H. iaspidiense* (Ayarzagüena, 1992), *H. taylori* (Goin, 1968) y *H. tricolor* Castroviejo-Fisher, Vilà, Ayarzagüena, Blanc & Ernst, 2011. Posteriormente se observa la separación de clado conteniendo 14 especies, en su gran mayoría exclusivas de América del Sur, excepto por el subclado formado por *H. fleischmanni* (Boettger, 1893), *H. tatayoi* Castroviejo-Fisher, Ayarzagüena & Vilà, 2007 y *H. viridissimum* (Taylor, 1942), distribuidas en América Central. Se observa un clado formado por dos especies exclusivas de América Central Ístmica+Chocó, *H. aureoguttatum* (Barrera-Rodríguez & Ruiz-Carranza, 1989) y *H. valerioi* (Dunn, 1931), el cual es hermano al clado que contiene los dos subclados más recientes dentro del género. Uno de estos subclados incluye ocho especies distribuidas tanto en América Central como América del Sur, incluyendo a *H. chirripoi* (Taylor, 1958), *H. colymbiphyllum* (Taylor, 1949). El segundo subclado, también contiene especies distribuidas en ambos subcontinentes, incluyendo *H. talamancae*, *H. vireovittatum*, y *H. cf. vireovittatum* de Panamá; además de una especie de Colombia, aún no descrita. El individuo CRARC1033 de cerca de Turrialba puede ser asignado tentativamente a *H. talamancae*, dada su similitud morfológica y proximidad geográfica a la localidad tipo. Por lo tanto, se puede afirmar con alta probabilidad que *H. talamancae* se distribuye, al menos, desde el Caribe de Costa Rica hasta El Copé en Panamá. Los dos individuos provenientes de Tinamastes (Las Tumbas, Loc 2), cerca de la localidad tipo de *H. vireovittatum*, forman un subclado hermano a *H. talamancae*. Sin embargo, el estatus taxonómico de dos individuos provenientes de Panamá es incierto, uno (CH5330) presenta un patrón de coloración coincidente con *H. talamancae* y el segundo (CH6443) es concordante con el de *H. vireovittatum*. Es prioritario establecer el estatus taxonómico de estas poblaciones para poder delimitar adecuadamente las

especies de este complejo. Las distancias genéticas entre *H. talamancae*, *H. vireovittatum* y la especie nueva de Colombia son de 1.93% a 4.52% para el 16S y de 2.63% a 4.4% para el COI, respectivamente.

Distribución geográfica

Posterior a su descripción, en 2005 se localizó una población de *H. vireovittatum* en Rainmaker, entre Quepos y Parrita, en Fila Chonta (T. Leenders, com. pers.). En este sentido, la distribución potencial de *H. vireovittatum* en Costa Rica se extiende a lo largo de la vertiente Pacífica de la Cordillera de Talamanca, desde el Parque Nacional Carara en dirección al sureste hasta la frontera con Panamá. Kubicki (2007) desestima los registros previos de Jaramillo *et al.* (1988) para el Parque Nacional Altos de Campana, Panamá, ya que pudieron tratarse de *H. talamancae*, una apreciación en que también concuerda el mismo César Jaramillo (com. pers. a CBA). Kubicki (2007) también descubre una población de *H. cf. vireovittatum* en El Valle de Antón, mientras que Díaz-Ricaurte & Guevara Molina (2020) señalan al menos dos individuos identificados como *H. vireovittatum* de Darién, ambas localidades en Panamá, lo cual demuestra que la presencia de *H. vireovittatum* en este país es poco clara, aunque por los registros fotográficos de Kubicki (2007: 267) y Díaz-Ricaurte & Guevara-Molina (2020: 8) bien podrían ser asignables a *H. vireovittatum* debido a algunas características morfológicas (ver más abajo).

En el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica (UCR) se encuentran cinco especímenes identificados como *Hyalinobatrachium vireovittatum*. Dos son claros ejemplos de la localidad tipo o sus inmediatos alrededores (recolectados por Floyd Downs y Arnold Kluge en 1976, UCR 6495–96). Pero los otros ejemplares merecen una mayor atención. El ejemplar UCR11896 proviene de la estación biológica Alberto Manuel Brenes en Los Ángeles de San Ramón y el ejemplar UCR13650 es de la Estación Biológica San Gerardo en el Bosque Eterno de los Niños, Monteverde. Ambas localidades se hallan en la vertiente Caribe del país, donde no existe *H. vireovittatum*, pero sí su especie hermana *H. talamancae*.

A pesar del estado deteriorado del patrón dorsal de los ejemplares UCR11896 y UCR13650 (Fig. 5) en ambos las líneas paravertebrales son formadas por manchas y no por líneas completas, delatando su pertenencia a *H. talamancae*. También se menciona a *H. vireovittatum* de San Carlos de Alajuela, en la cuenca del Río Peñas Blancas, identificada por Savage (Hayes & Krampels 1985). Savage (2002) muestra una imagen de un ejemplar de "*Hyalinobatrachium vireovittatum*" al parecer de esta misma localidad de "Peñas Blancas" donde se puede apreciar un patrón dor-

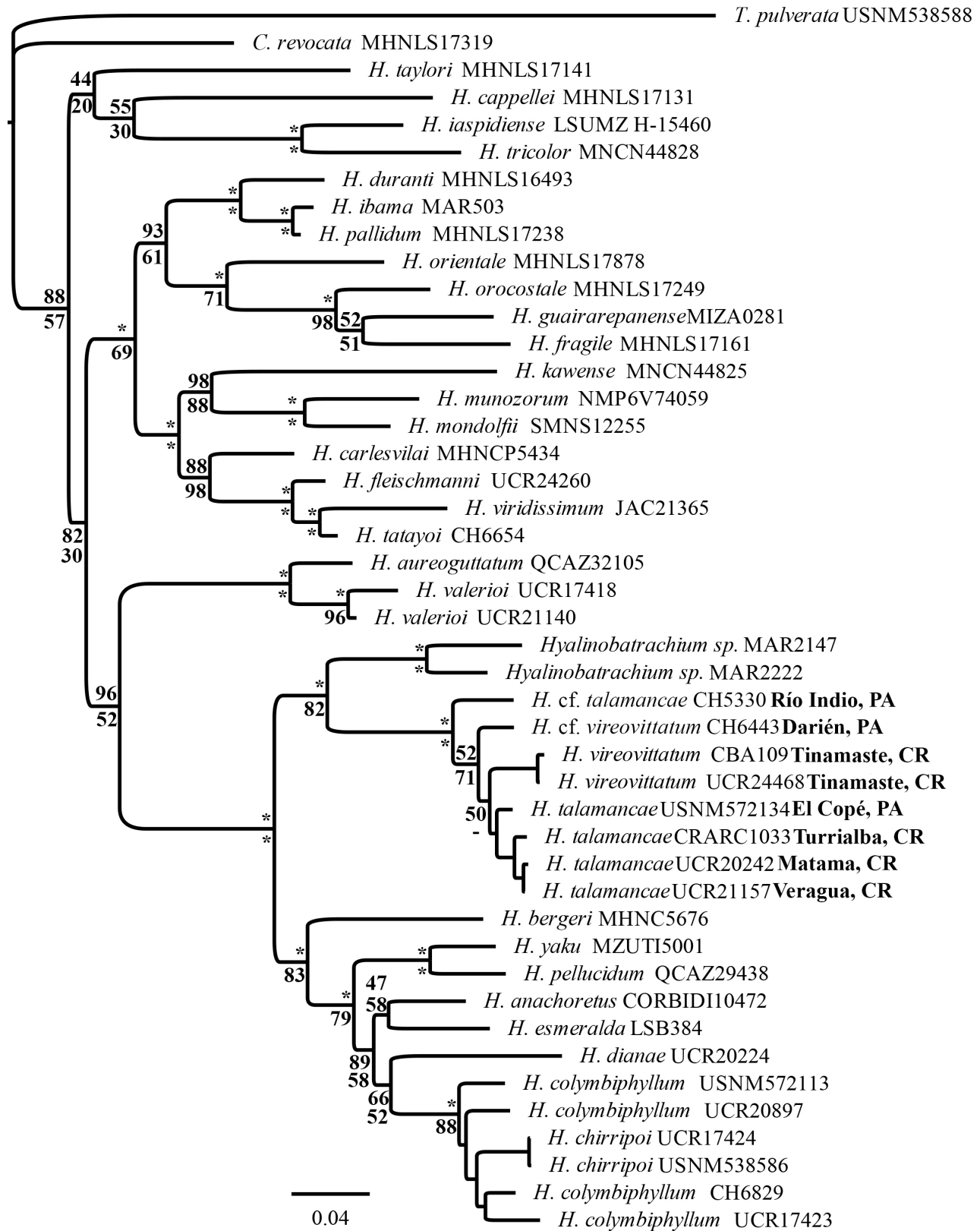


Figura 4. Filogenia Bayesiana mostrando las relaciones dentro del género *Hyalinobatrachium* basado en los genes mitocondriales 16S, COI y ND1. Las probabilidades posteriores (multiplicadas por 100) se muestran sobre las ramas, debajo de las ramas se muestran las proporciones (bootstraps) obtenidas del análisis de máxima verosimilitud. La barra de escala se refiere a sustituciones estimadas por sitio. Los valores de soporte dentro de los nodos de especie no se muestran. El asterisco representa valores de apoyo >99.

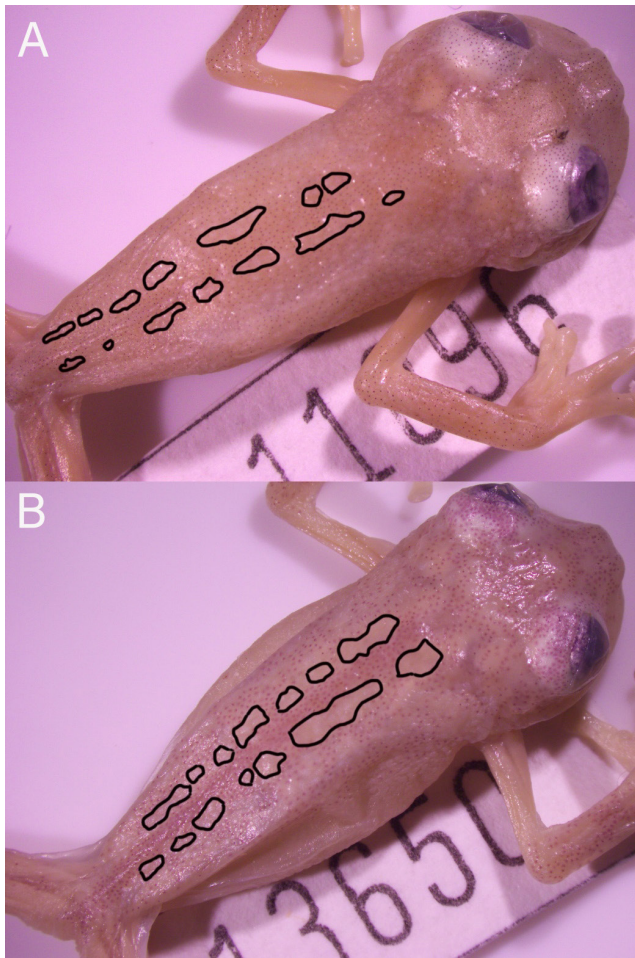


Figura 5. Patrón típico de *Hyalinobatrachium talamancae*: dos especímenes de las colecciones de la Universidad de Costa Rica, confundidos con *H. vireovittatum*: UCR11896 y UCR13650. Fotos: Gerardo Chaves.

sal que concuerda más con *H. talamancae* (lámina 210). No hemos podido revisar el ejemplar CRE-1466 (*Costa Rica Expedition* depositado en la Universidad de Miami) y mencionado por Hayes & Krampels; lo más probable es que, por la procedencia se trate también de *H. talamancae*. En el mapa de la especie los puntos que aparecen en la parte norte del país (Tilarán y Volcán Tenorio) deben ser asumidos como *H. talamancae* (Leenders 2016, Savage 2002: 376).

El espécimen UCR9397 (de Palmira, Cañas, Guanacaste) desafortunadamente, no conserva ningún patrón apreciable, por lo que es imposible determinar su identificación de manera definitiva, pero sí posee el pericardio blanco, lo que confirma que no pertenece ni a *H. vireovittatum* ni a *H. talamancae*, ya que ambos lo poseen transparente. La situación geográfica hace posible que pueda corresponder a *H. fleischmanni*, que sí se conoce en la región.

Según iNaturalist, se pueden observar registros de *Hyalinobatrachium vireovittatum* de cinco localidades, dos de ellas del área cercana a Buenos Aires de Puntarenas, una en Ceibón de Pilas, y otra cerca de la Finca La Lucha, Puntarenas. El autor de los reportes escogió oscurecer las coordenadas de ambas localidades por lo que no podemos estar seguros de su ubicación y no están reflejadas en nuestro mapa. Dos localidades más de R. Núñez sí poseen coordenadas: a) 1,3 km al SSW de Bajo Las Bonitas, Platanares de Pérez Zeledón, San José, a 982 m s.n.m. y b) a 4 km al norte de la localidad de Ojochal, a 972 m s.n.m. La última localidad es la ya mencionada, con el registro de altitud de *Hyalinobatrachium vireovittatum* a 1.957 m s.n.m. en la Zona Protectora Las Tablas (Campos-Villalobos *et al.* 2020). El ejemplar de la foto de la izquierda en la página 233 en Campos-Villalobos *et al.* (2020) tiene toda la apariencia de *H. talamancae*. No obstante, no se posee registro del canto ni comprobación molecular de individuos de esta población, por lo que es imposible saber si realmente corresponde a *H. vireovittatum*. A falta de pruebas, y sólo por razones biogeográficas, nos decantamos por el momento por ésta última.

La página web de GBIF (2024) provee dos localidades para Costa Rica. Una localidad no está especificada (10,3 N; 84,7 O) correspondiente a un ejemplar depositado en LACM (Los Angeles County Museum) pero sin número de referencia, y que fue recolectado el 20 de agosto de 1983. Lo más probable es que sea el mismo (CRE 4633) de Peñas Blancas, San Carlos de Alajuela (Hayes & Krampels 1985), que ya hemos visto, y corresponde a *H. talamancae*. Los otros ejemplares referenciados corresponden a la serie tipo (LACM 75141, 149516-21) (Starret & Savage 1973).

La distribución de la especie en Costa Rica nos provee, incluyendo los nuevos registros a continuación, un Polígono Convexo Mínimo (PCM) de 3.164 km², y un área potencial de distribución por elevación de 13.075 km² (incluyendo el oeste de Panamá) (Fig. 6). Esto sin tomar en cuenta registros en Panamá o Colombia, que, de confirmarse, configurarían otra noción de esta área de distribución.

Nuevos registros y comentarios sobre la localidad tipo

Localidad tipo (Localidad 1). La Alfombra. La localidad que mencionan Starret & Savage (1973) cuando describen la especie es exactamente: “0.5 km NE Alfombra: a place 16 km SW San Isidro de El General on the road to Dominical, 880 m” literalmente: 0,5 km al noreste de la Alfombra, un lugar a 16 km al suroeste de San Isidro de El General en la carretera de San Isidro a Dominical, 880 m s.n.m.; provincia de San José, Costa Rica, y se ubica en la Fila Brunqueña.

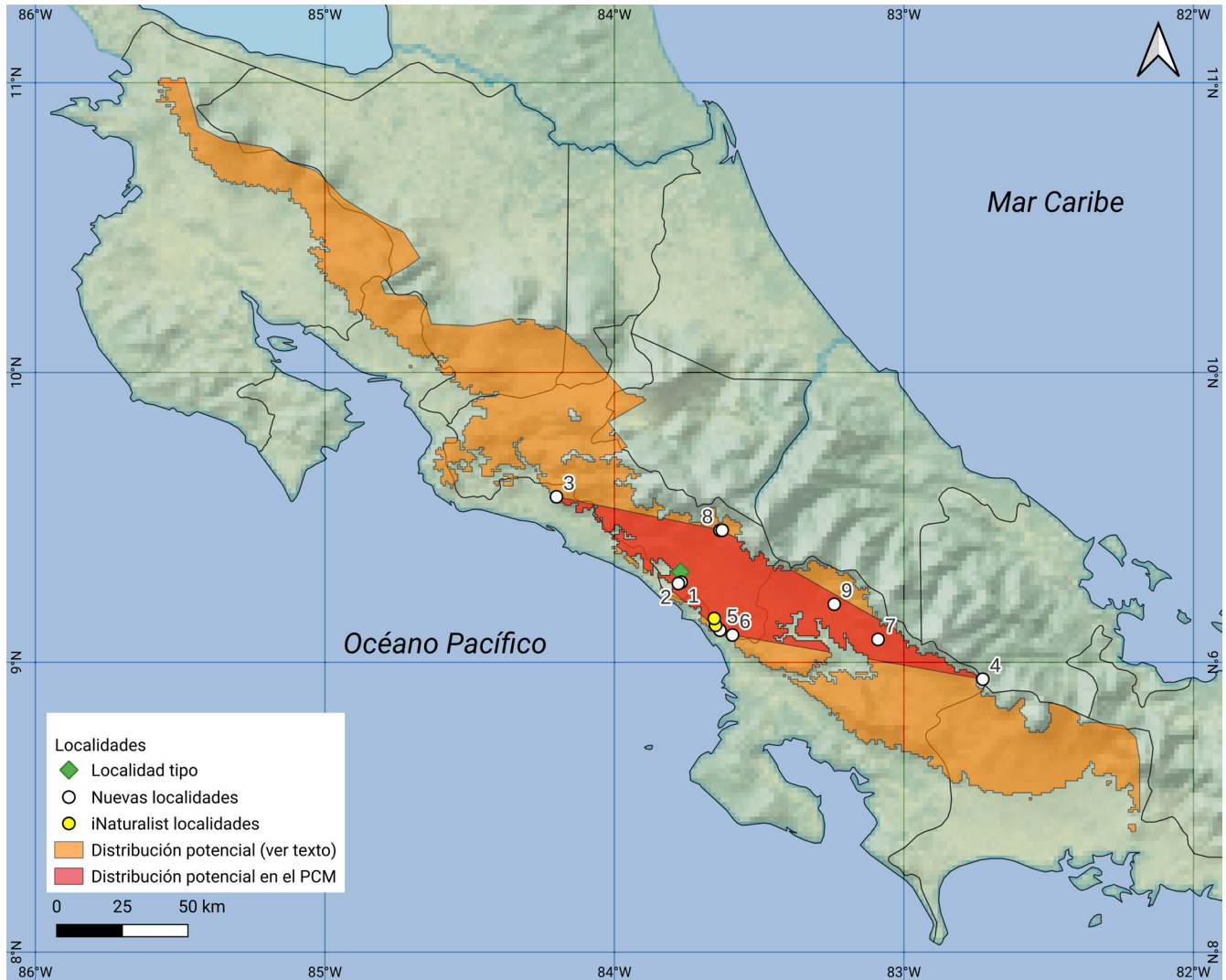


Figura 6. Distribución de *H. vireovittatum* en Costa Rica. Diamante verde: Localidad tipo. Círculos blancos: localidades reportadas aquí. Círculos amarillos: otras localidades. Área en naranja: distribución potencial en la vertiente pacífica de Costa Rica, dentro del rango de altitud señalado para la especie. Área en carmesí: Polígono Convexo Mínimo (PCM). Números de las localidades: 1. La Alfombra (Localidad tipo); 2. Fila Tinamastes; 3. Rainmaker. 4; Las Tablas; 5. Ojochal de Osa; 6. El Vergel; 7. La Luchita; 8. Los Gigantes; 9. Salitre “Örkö Bata”.

Nosotros visitamos la misma localidad en numerosas ocasiones, pero nunca observamos la especie ni escuchamos su canto, por lo que consideramos que su ausencia se deba a fluctuaciones poblacionales o cambios en el hábitat, el cual no es ahora compatible con los requerimientos de esta especie debido a cambios antropogénicos en las inmediaciones del área. No obstante, se observa la frecuente presencia de otros anfibios como *Incilius coniferus* (Cope, 1862), *Espararana prosoblepon* (Boettger, 1892), *Pristimantis ridens* (Cope, 1866), *P. cruentus* (Peters, 1873), *P. pardalis* (Barbour, 1928), *Duellmanohyla legleri* (Taylor, 1958) y *D. rufofulvis* (Taylor, 1952).

Fila Tinamastes (localidad 2). Sin embargo, en la contigua Fila Tinamastes, se ha localizado una población en

una quebrada que cae de esta pared (860 m s.n.m.) y que llega al valle de las Tumbas (450 m s.n.m.). No se ha localizado en la parte más alta de la fila, donde nace la quebrada. Curiosamente sólo se ha conseguido en esta sola quebrada, de la miriada que hay en la zona, aunque deberían hacerse esfuerzos adicionales para determinar su distribución en el valle. Esta localidad se ubica en la Fila Brunquena, donde se han localizado machos cantando, guardando puestas (hasta cuatro) e hidratándolas, hembras solitarias, amplexos y metamorfos, desde mayo hasta noviembre. El microhábitat consiste en una pequeñísima quebrada (2 m de ancho), a veces encañonada, en su zona superior, la cual cae en cascada hacia el valle de Las Tumbas, donde la rana en cuestión ha sido escuchada a 450 m s.n.m., ya en

una quebrada algo más ancha (2–5 m) con un dosel de una altura de unos 20 m. La herpetofauna acompañante observada incluye *Craugastor fitzingeri* (Schmidt, 1857), *Duellmanohyla rufiocularis*, *Pristimantis cruentus*, *P. pardalis*, *Bothriechis nigroadspersus* (Steindachner, 1870), *Sibon* sp., *Micrurus yatesi* Dunn, 1942 e *Imantodes cenchoa* (Linnaeus, 1758).

Rainmaker (localidad 3). Una de las pocas localidades reconocidas en años más recientes es la de Rainmaker (localizada por Twan Leenders en 2005). La población es saludable con muchos machos cantando, puestas de huevos y metamorfos vistos. Sin embargo, no se ha vuelto a observar desde entonces (T. Leenders, com. pers.). La herpetofauna acompañante es: *Atelopus varius* (Lichtenstein & Martens, 1856), *Rhaebo haematiticus* (Cope, 1862), *Silverstoneia flotator* (Dunn, 1931), *Hyalinobatrachium valerioi*, *Espadarana prosoblepon*, *Sachatamia albomaculata* (Taylor, 1949), *Cochranella granulosa* (Taylor, 1949), *Craugastor fitzingeri*, *Centrosaura apodema* (Uzzell, 1966), *Norops riparius* (Chaves *et al.*, 2023). Se ubica al noroeste de la Fila Brunqueña.

Las Tablas (localidad 4). Esta localidad fue publicada por Campos-Villalobos *et al.* (2020) y hasta la fecha constituye el récord de altitud para la especie, a 1.957 m s.n.m. Se ubica en la vertiente pacífica de la Cordillera de Talamanca.

Ojochal de Osa (localidad 5). El 28 de octubre de 2020 se halló una población de la especie en el Río Tortuga de Ojochal de Osa, Puntarenas. Se han observado machos cantando en el envés de las hojas (de aráceas y *Heliconia* principalmente) y hembras solitarias. El hábitat consta básicamente de una quebrada de 5-8 metros de ancho con fuerte corriente y saltos continuos bajo un dosel de altura considerable (20–40 m). En esta localidad, *H. vireovittatum* no se halla ampliamente distribuido, como sus congéneres *H. colymbiphyllum* y *H. valerioi*, sino que se concentra en microhábitats cercanos a paredones húmedos aledaños a la quebrada principal con corriente débil y sedimento compuesto principalmente por arena fina o rocas y piedras erosionadas, donde suelen cantar los machos a una altura de unos 3–5 m. Herpetofauna acompañante *Teratohyla pulverata* (Peters, 1873), *Sachatamia albomaculata*, *Cochranella granulosa*, *H. valerioi*, *H. colymbiphyllum*, *Ecnomiophyla* sp., *Norops marsupialis* (Taylor, 1956), *Dermophis occidentalis* Taylor, 1955.

El Vergel (localidad 6). Esta localidad es relativamente nueva, descubierta en 2020 por R. Núñez, y visitada en varias ocasiones por nosotros; se halla a 830 m s.n.m. Se trata de dos pequeños riachuelos con corriente rápida a suave, en pendiente, con caídas importantes de agua, sustrato de arena fina y rocas pequeñas que crean pequeños remansos.

El dosel se encuentra sobre los 15 m. Hemos avistado machos cantando y guardando puestas, a veces muy altos (más de 6 m) y metamorfos, en agosto. En las quebradas habita herpetofauna como *Duellmanohyla rufiocularis*, *D. legleri*, *Pristimantis cruentus*, *Oophaga granulifera* (Taylor, 1958), *Norops capito* (Peters, 1863) y *Sibon* sp. Este lugar se halla en la vertiente SO de la Fila Brunqueña.

La Luchita (localidad 7). Durante los conteos de *Atelopus varius* en la zona, en una de las quebradas se escuchó el canto distintivo de *H. vireovittatum*, observándose también metamorfos tanto en junio como en abril. En ulteriores salidas se observaron machos adultos cantando. El río es de corriente rápida, de unos 4-8 m de ancho, con pozos profundos y saltos de agua continuos. Esta localidad pertenece a la vertiente Pacífica de la Cordillera de Talamanca. Como herpetofauna acompañante se ha detectado, además de *A. varius*, *Duellmanohyla legleri*, *Siphlophis compressus* (Daudin, 1803), *Micrurus clarki* Schmidt, 1936, *Bothriechis supraciliaris* (Taylor, 1954), *Bothrops asper* (Garman, 1883) y *Norops riparius*.

Los Gigantes (localidad 8). Esta localidad se encuentra en San José de Rivas, Pérez Zeledón, San José. Se trata de la cuenca del río San José de Rivas, de corriente rápida y un desnivel considerable, con saltos de agua y pozas profundas; de unos 3-6 m de ancho. Se escucharon y observaron machos adultos y metamorfos. Sólo se observó como herpetofauna acompañante a *Norops riparius*.

Salitre (localidad 9) “Örkö Bata”. Durante el reciente conteo de *Atelopus varius* (en su población B3, ver Barrio-Amorós *et al.* 2024), se escucharon y observaron el 4 de diciembre de 2022 varios machos cantando, algunos a una altura de 4–6 m. El río es de corriente rápida, con pocos saltos, una anchura de 2–5 m. La herpetofauna acompañante, aparte de *A. varius*, incluyó *Siphlophis compressus*, *Norops riparius*, *Smilisca sordida* (Peters, 1863) y *Rhaebo haematiticus*.

Con lo sabido al respecto de la distribución de *Hyalinobatrachium vireovittatum* en Costa Rica, desde su descubrimiento hasta los últimos años, se puede concluir que esta especie ocurre sólo en la vertiente del Pacífico, desde el Pacífico central en áreas bajas montañosas (Fila Chonta, 340 m s.n.m.) por el Pacífico sur como la Fila Brunqueña (incluyendo la Fila Tinamastes donde se ubica su localidad tipo), alcanzando hacia el suroeste la Cordillera de Talamanca, en su localidad más alta conocida hasta la fecha, las Tablas, Puntarenas, a 1.957 m s.n.m. (Campos *et al.* 2020, este trabajo). Su presunta distribución en Panamá se restringe a El Valle y Darién (Jaramillo *et al.* 1988, Kubicki 2007, Díaz-Ricaurte & Guevara-Molina 2020), aunque se necesita una identificación más precisa de los ejemplares de tal región, tanto morfológica como mole-

cularmente. Hasta el momento, no se tiene noticia de su presencia en Colombia.

Confusión con Hyalinobatrachium talamancae

Tras la descripción de *Centrolenella talamancae* (Taylor 1952), la especie no se volvió a reportar hasta que Kubicki (2006) la redescubrió, aunque sin hallarla en la localidad tipo, reportando otras cuatro nuevas localidades. No deja de ser curiosa esta aparente pérdida de una especie tan notable. En realidad, no es que no se encontrara, es que se confundía con *H. vireovittatum*. Ya hemos visto que los especímenes reportados como *H. vireovittatum* de Tilarán, Volcán Tenorio, y Los Ángeles de San Ramón durante esos años en que no se reportaba, corresponden en realidad a *H. talamancae*.

Recientemente se reportan nuevas poblaciones y una extensión del rango altitudinal de *Hyalinobatrachium talamancae* en Costa Rica, desde 450 a 1.600 m (Zamora-Roda *et al.* 2021). La primera población que describe, es la misma en la cual según los registros del museo de la UCR se recolectó un macho adulto el 24 de noviembre de 1997, considerado en aquel entonces como *H. vireovittatum* (UCR 13650). Tras examinar los ejemplares de la Universidad de Costa Rica, y analizar la situación con Jay Savage, se considerarían que esta y otras poblaciones de la Cordillera de Tilarán se tratan realmente de poblaciones de *H. talamancae* (Kubicki 2007).

Fuera de Costa Rica el estado de *Hyalinobatrachium talamancae* e *H. vireovittatum* se encuentra lejos de estar resuelto, existiendo dudas de si las poblaciones panameñas y colombianas son conespecíficas o se trata de especies crípticas. Podemos asumir que las poblaciones presentes en la vertiente Caribe de la Cordillera de Talamanca en Panamá deberían representar a *H. talamancae*, mientras que las de la vertiente del Pacífico deberían corresponder a *H. vireovittatum* o a alguna especie similar aún no descrita. En el Darién, aparentemente podrían cohabitar ambas especies (Díaz-Ricaurte & Guevara-Molina 2020: 8). La presencia de *H. vireovittatum* en el Valle de Antón y en Darién debe ser examinada con más detalle (Kubicki 2007, Díaz Ricaurte & Guevara-Molina 2020).

Ya en 2007, Kubicki se preguntaba si *H. vireovittatum* no sería más que un sinónimo de *H. talamancae*. En un filograma bayesiano que incluía las relaciones filogenéticas de especies centroamericanas de *Hyalinobatrachium* (Kubicki *et al.* 2015) se mostraba a *H. talamancae* y *H. vireovittatum* con una relación muy cercana. Sin embargo, el material usado para *H. talamancae* (USNM 572134) procedía de las poblaciones de la cordillera central de Panamá, de El Copé, Coclé; mientras que el de *H. vireovittatum* (CH 6443) procedía del Río Cana, Pinogana, Darién, lo

cual no ayuda a entender sus relaciones, dado que ninguno de ellos proviene de la localidad tipo o sus cercanías.

Nuestro filograma muestra soporte total al clado que contiene a *H. talamancae* e *H. vireovittatum*; sin embargo, no es claro si se trata de una, dos o múltiples especies. Una posibilidad es que estas poblaciones sean una única especie, *H. talamancae*, distribuida en ambas vertientes de Costa Rica y Panamá. Otra opción es que sí existan suficientes diferencias como para considerar dos especies en Costa Rica y tal vez dos especies más en Panamá. Adicionalmente, los especímenes provenientes de Colombia corresponderían a una especie nueva por describir y nombrar, siendo esta la especie hermana del complejo de *H. talamancae*. Por el momento, y basados en genética, bioacústica y biogeografía, mantenemos la existencia de los dos nombres.

Los cantos de aviso de ambos taxones tampoco dejan claro si se trata de una o dos especies. La duración y la frecuencia de los llamados se solapan hasta cierto punto entre ellos, pero los llamados de *Hyalinobatrachium vireovittatum* presentan una frecuencia más alta que los de *H. talamancae*. Las vocalizaciones del grupo *H. fleischmanni* suelen ser de una sola nota (excepto en *H. taylori* que puede ser de 5–8 notas) e ir desde moduladas en amplitud y/o frecuencia hasta pulsadas con o sin incrementos y descensos en la frecuencia (Urdaneta & Señaris 2012, Ríos-Soto *et al.* 2017). El canto de *H. vireovittatum* presenta una frecuencia más alta que los de *H. cappellei* (van Lidth de Jeude 1904) y *H. chiripoi*, pero es similar a la de *H. fleischmanni*, *H. viridissimum* y *H. tatayoi* (Castroviejo-Fisher *et al.* 2011, Mendoza-Henao *et al.* 2020).

Siguiendo la ubicación geográfica de las poblaciones de *H. vireovittatum* se puede notar que esta especie es propia de las cuencas de la vertiente pacífica. *Hyalinobatrachium talamancae*, su contraparte de la vertiente atlántico, es muy similar, y posee una gran variedad de patrones dorsales, que van desde manchas pequeñas a grandes, o incluso manchas alargadas, pero nunca dos líneas doradas paravertebrales. Como se ha mencionado, sólo un ejemplar fotografiado es exteriormente más similar a *H. talamancae*, pese a hallarse en la vertiente del Pacífico de la Cordillera de Talamanca (Campos-Villalobos *et al.* 2020). Esta característica cromática es diagnóstica, y ayudados por la ubicación geográfica, se debe poder identificar fácilmente las poblaciones de *H. vireovittatum* de las de *H. talamancae*.

Abundancia y conservación

Hemos visto cómo *H. vireovittatum* ha pasado de tres localidades a las nueve conocidas actualmente, entendiéndose ahora mucho mejor sus requerimientos y microhábitat. No dudamos que se seguirán descubriendo nuevas poblaciones por toda la vertiente pacífica de Costa Rica.

Igualmente, las poblaciones suelen ser saludables, tal vez no tan abundantes o conspicuas como las de otros congéneres, como *H. valerioi* o *H. colymbiphyllum*. Sin duda hacen falta estudios de ecología poblacional, como el que se ha publicado recientemente sobre *H. valerioi* (Garrido *et al.* 2024).

Actualmente, *H. vireovittatum* se considera como de preocupación menor (Least Concern) por parte de la UICN (IUCN 2020). No obstante, la información que reportamos aquí es especialmente relevante. Como hemos visto en este trabajo, reconocemos nueve localidades en una extensión aproximada de 3.164 km² (polígono convexo) y de 13.075 km² de distribución potencial basada en altitud en la vertiente Pacífica de Costa Rica y oeste de Panamá. Esto reafirma que la especie está mucho más extendida de lo que se conocía, y es muy posible que lo esté mucho más, determinando que razonablemente, puede quedar en la misma categoría que estaba, LC (preocupación menor), sin miedo a equivocarnos.

Otra calificación para organismos en peligro de extinción es el Puntaje de Vulnerabilidad Ambiental o EVS (por sus siglas en inglés; Wilson *et al.* 2013), utilizado recientemente como un método alternativo a los parámetros clásicos de la UICN (Johnson *et al.* 2015). Ya se realizó una evaluación EVS para todas las especies de la herpetofauna mesoamericana, evidenciando el siguiente resultado para la especie en cuestión (Johnson *et al.* 2015). En una escala de 0 a 20 en la que, cuanto mayor es el número, más amenazada está la especie, *Hyalinobatrachium vireovittatum* obtiene una calificación de 16, que es bastante alta e indica el desconocimiento y aparente rareza que se apreciaba en ese entonces. Siguiendo los mismos parámetros de EVS (Wilson *et al.* 2013) pero adecuándolos al presente, podemos determinar que la puntuación es de 5+6+3=14, que es algo menor de 16, y pasaría de la categoría de alta (16) a media prioridad (14). Sin embargo, este sistema debe ser revisado y mejorado.

AGRADECIMIENTOS

Muchos colegas y amigos nos han acompañado durante nuestras pequisas en pos de esta especie, como Brona Garbiso, Alberto Vargas, Gabriel Venegas, Cristian Porras, Norberto Solano, entre otros. Anthony Garita nos comentó sobre la presencia de esta rana en la localidad 8. Leyla, Melissa y Angelina Chapman han sido claves para el acceso a la localidad 2. Agradecemos a Iván Ortiz su guiatura en la localidad 9. Diego Ugalde nos compartió sus grabaciones de *H. talamancae* para ser analizadas. Twan Leenders compartió información exclusiva sobre la población de *H. vireovittatum* de la localidad 3. César Jaramillo discutió

críticamente los registros de *H. vireovittatum* en Panamá. Finalmente, a dos revisores anónimos y a los editores de ANARTIA, nuestro más sincero agradecimiento.

REFERENCIAS

- Arias, E., G. Chaves & G. Parra-Olea. 2023. A new species of salamander (Caudata: Plethodontidae: *Bolitoglossa*) from the subalpine rain páramo of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Amphibian and Reptile Conservation* 17: 143–160.
- Bang, D. L., B. S. Lisboa, B. F. Teixeira, A. A. Giarretta & T. R. De Carvalho. 2020. A comparative acoustic analysis of species of *Vitreorana* (Anura: Centrolenidae) from the Brazilian Atlantic Forest and Cerrado, with a description of the call of *V. baliomma* and insights into the taxonomic status of Cerrado populations. *Phyllomedusa* 19(1): 35–47.
- Barrio-Amorós, C. L., G. Chaves & R. Puschendorf. 2024. Estado de conservación e historia natural del sapito arlequín variable *Atelopus varius* en Costa Rica. *Explora* (edición especial) 2024: 88–111.
- Borja-Acosta, K. G. & H. Pantoja. 2024. Colección de sonidos ambientales del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH-CSA). Version 10.6. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15472/scqpmf> accessed via GBIF.org on 2025-01-11. <https://www.gbif.org/occurrence/4979093273>
- Catenazzi, A., L. O. Rodríguez & M. A. Donnelly. 2009. The advertisement calls of four species of glassfrogs (Centrolenidae) from southeastern Peru. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 44(2): 83–91.
- Cisneros-Heredia, D. F. & R. W. McDiarmid. 2007. Revision of the characters of Centrolenidae (Amphibia: Anura: Athesphatanura), with comments on its taxonomy and the description of new taxa of glass frogs. *Zootaxa* 1572: 1–82.
- Díaz-Ricaurte, J. C. & E. C. Guevara-Molina. 2022. Morphological and molecular data reveal new country records and distribution extensions of some glassfrogs (Anura: Centrolenidae) for Colombia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 57: 51–65.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792–1797.
- Frost, D. R. 2024. Amphibian species of the World: an online reference. Version 6.2 Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Garrido-Priego, M., M. Tószeghi, F. N. Angiolani-Larrea, A. Valencia-Aguilar, L. Bégué, R. Núñez, J. Culebras, M. Ringler, J. L. Stynoski & E. Ringler. 2024. Clutch attendance and call parameters are linked to mating success in a glassfrog with paternal care. *Behavioral Ecology* 35(6): arae078.
- GBIF. 2023. *Hyalinobatrachium vireovittatum* (Starrett & Savage, 1973) GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset.

- Guayasamín, J. M., S. Castroviejo-Fisher, L. Trueb, J. Ayarzagüena, M. Rada & C. Vilà. 2009a. Phylogenetic systematics of glass frogs (Amphibia: Centrolenidae) and their sister taxon *Allophryne ruthveni*. *Zootaxa* 2100: 1–97.
- Guayasamín, J. M., S. Castroviejo-Fisher, J. Ayarzagüena, L. Trueb & C. Vilà. 2009b. Phylogenetic relationships of glass frogs (Centrolenidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 574–595.
- Guayasamin, J. M., D. F. Cisneros-Heredia, R. W. McDiarmid, P. Peña & C. R. Hutter. 2020. Glassfrogs of Ecuador: Diversity, evolution, and conservation. *Diversity* 12 (222): 1–285.
- Hayes, M. P. & D. M. Krempels. 1985. Geographic distribution. *Centrolenella vireovittata*. *Herpetological Review* 16: 31.
- IUCN SSC Amphibian Specialist Group. 2020. *Hyalinobatrachium vireovittatum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020, e.T55037A54359707. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T55037A54359707.en>. Accessed on 05 December 2024.
- Jaramillo, F. E., C. A. Jaramillo & R. Ibáñez. 1988. Geographic Distribution. *Centrolenella vireovittata*. *Herpetological Review* 19: 59.
- Johnson, J. D., V. Mata-Silva & L. D. Wilson. 2015. A conservation reassessment of the Central American herpetofauna based on the EVS measure. *Amphibian & Reptile Conservation* 9: 1–94.
- Kubicki, B. 2006. Rediscovery of the Green-striped glass frog *Hyalinobatrachium talamancae* (Anura: Centrolenidae) in Costa Rica. *Brenesia* 66: 25–30.
- Kubicki, B. 2007. *Ranas de vidrio de Costa Rica/Costa Rica Glass Frogs*. San José, Costa Rica: INBIO, 299 pp.
- Kubicki, B., S. Salazar & R. Puschendorf. 2015. A new species of glassfrog, genus *Hyalinobatrachium* (Anura: Centrolenidae), from the Caribbean foothills of Costa Rica. *Zootaxa* 3920: 69–84.
- Kubicki, B., A. Reyes & E. Arias. 2022. Revised taxonomy and distributions of Costa Rican moss salamanders (Caudata: Plethodontidae: *Nototriton*), with descriptions of new taxa. *Zootaxa* 5194: 451–496.
- Lanfear, R., B. Calcott, S. Y. Ho & S. Guindon. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1695–1701.
- Lanfear, R., P. B. Frandsen, A. M. Wright, T. Senfeld & B. Calcott. 2017. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 34: 772–773.
- Mendoza-Henao, A. M., E. Arias, J. H. Townsend & G. Parra-Olea. 2020. Phylogeny-based species delimitation and integrative taxonomic revision of the *Hyalinobatrachium fleischmanni* species complex, with resurrection of *H. viridissimum* (Taylor, 1942). *Systematics and Biodiversity* 18: 464–484.
- Meyer, C. P. 2003. Molecular systematics of cowries (Gastropoda: Cypraeidae) and diversification patterns in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society* 79(3): 401–459.
- Miller, M. A., W. Pfeiffer & T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 14 November 2010, 1–8.
- Palumbi, S., A. Martin, S. Romano, W. O. McMillan, L. Stice & G. Grabowski. 1991. *The simple fool's guide to PCR. Version 2.0. Special Publication*. Honolulu, Hawaii: Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii, 45 pp.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. Van Der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. Suchard & J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61, 539–542.
- Ruiz-Carranza, P. M. & J. D. Lynch. 1991. Ranas Centrolenidae de Colombia I. Propuesta de una nueva clasificación genérica. *Lozania* 57: 1–30.
- Sambrook, J. & D. W. Russell. 2006. Purification of nucleic acids by extraction with phenol: chloroform. *Cold Spring Harbor Protocols* 2006: pdb-prot4455.
- Savage, J. M. 2002. *The amphibians and reptiles of Costa Rica: A herpetofauna between two continents, between two seas*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 954 pp.
- Starrett, P. H. & J. M. Savage. 1973. The systematic status and distribution of Costa Rican glass-frogs, genus *Centrolenella* (Family Centrolenidae), with description of a new species. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 72: 57–78.
- Tamura, K., G. Stecher & S. Kumar. 2021. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38(7): 3022–3027.
- Zamora-Roda, A. A., C. G. Herrera-Martínez & F. Salazar. 2021. New localities and an elevational range extension of the Green-Striped Glass Frog, *Hyalinobatrachium talamancae* Taylor 1952 (Anura: Centrolenidae), in Costa Rica. *Reptiles & Amphibians* 28(3): 550–552.
- Zwickl, D. J. 2006. *Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion*. Austin, Texas: The University of Texas, 125 pp. [PhD Dissertation]

APÉNDICE 1

Números institucionales, localidad y números de acceso GenBank para los especímenes usados en el análisis filogenético molecular. ND = números de acceso no disponibles, secuencias bajo la investigación en curso. Las secuencias marcadas como ND pueden ser solicitadas directamente al autor de correspondencia.

Especie	Número institucional	Localidad de colecta	COI	16S	ND1
<i>T. pulverata</i>	USNM538588	Honduras: Olancho, Matamoros	--	EU663053	EU663147
<i>C. revocata</i>	MHNLS17319	Venezuela: Aragua: Colonia Tovar	--	EU663019	EU663113
<i>H. anachoretus</i>	CORBIDI10472	Perú: San Martín, Puente Nieva	--	KM068268	--
<i>H. aureoguttatum</i>	QCAZ32105	Ecuador: Esmeraldas, San Francisco	--	EU663032	EU663124
<i>H. bergeri</i>	MHNC5676	Perú: Cusco, Ouispicanchis	--	EU663033	EU663125
<i>H. cappellei</i>	MHNLS17131	Venezuela: Bolivar, Salto Karuay	--	JN870859	--
<i>H. carlesvilai</i>	MHNCP5434	Perú: Puno, Sandia	--	GQ142056	--
<i>H. cf. talamancae</i>	CH5330	Panamá: Coclé, Río Indio	--	EU663054	EU663149
<i>H. cf. vireovittatum</i>	CH6443	Panamá: Darién, Cana	KF604298	--	--
<i>H. chirripoi</i>	UCR17424	Costa Rica: Limón, Aguas Zarcas	--	EU663037	EU663129
<i>H. chirripoi</i>	USNM538586	Honduras: Olancho, Quebrada El Guasimo	--	EU663038	EU663130
<i>H. colymbiphyllum</i>	CH6829	Panamá: Panamá, Chilibre	KR862999	KR863254	--
<i>H. colymbiphyllum</i>	UCR17423	Costa Rica: Puntarenas, Monteverde	--	EU663039	EU663131
<i>H. colymbiphyllum</i>	UCR20897	Costa Rica: Puntarenas, Quepos	ND	ND	--
<i>H. colymbiphyllum</i>	USNM572113	Panamá: Panamá, Coclé	FJ766714	FJ784402	--
<i>H. diana</i>	UCR20224	Costa Rica: Cartago, Chirripó	ND	ND	--
<i>H. duranti</i>	MHNLS16493	Venezuela: Mérida, El Chorotal Alto	--	EU663041	EU663133
<i>H. esmeralda</i>	LSB384	Colombia: Boyacá, Pajarito	KP149161	KP149361	--
<i>H. fleischmanni</i>	UCR24260	Costa Rica: San José, San Pedro	ND	ND	--
<i>H. fragile</i>	MHNLS17161	Venezuela: Cojedes, Manrique-La Sierra	--	EU447286	EU663138
<i>H. guairarepanense</i>	MIZA0281	Venezuela: Aragua, Choroní	--	KF534363	HG764788
<i>H. iaspidiense</i>	LSUMZ H-15460	Brazil: Amazonas, Rio Ituxi	--	JN870867	--
<i>H. ibama</i>	MAR503	Colombia: Santander, Vereda Piritama	--	EU663048	EU663140
<i>H. kawense</i>	MNCN44825	Guyana Francesa: Kaw	--	JN870868	--
<i>H. mondolfi</i>	SMNS12255	Guyana: Mabura	--	JN870870	--
<i>H. munozorum</i>	NMP6V74059	Bolivia: Cobija	--	JF266570	--
<i>H. orientale</i>	MHNLS17878	Venezuela: Sucre, Península de Paria	--	EU447289	EU663144
<i>H. orocostale</i>	MHNLS17249	Venezuela	--	EU447288	--

APÉNDICE 1. (Continuación)

Especie	Número institucional	Localidad de colecta	COI	16S	ND1
<i>H. pallidum</i>	MHNLS17238	Venezuela: Táchira, Quebrada Guacharaquita	--	EU663052	EU663146
<i>H. pellucidum</i>	QCAZ29438	Ecuador: Morona Santiago, Limón–Macas	--	EU663036	EU663128
<i>H. talamancae</i>	CRARC1033	Costa Rica: Cartago, Turrialba	ND	--	--
<i>H. talamancae</i>	UCR20242	Costa Rica: Limón, Matama	ND	ND	--
<i>H. talamancae</i>	UCR21157	Costa Rica: Limón, Veragua	ND	ND	--
<i>H. talamancae</i>	USNM572134	Panamá: Coclé, El Copé	FJ766718	--	--
<i>H. tatayoi</i>	CH6654	Panamá: Panamá, Chilibre	KR863011	KR863266	--
<i>H. taylori</i>	MHNLS17141	Venezuela: Bolívar, Karuay	--	EU663056	EU663151
<i>H. tricolor</i>	MNCN44828	Guyana Francesa: Crique Wapou	--	HG764789	HG764789
<i>H. valerioi</i>	UCR17418	Costa Rica: Puntarenas, Rincón de Osa	--	EU663058	EU663152
<i>H. valerioi</i>	UCR21140	Costa Rica: Limón, Río Blanco	ND	ND	--
<i>H. vireovittatum</i>	CBA109	Costa Rica: San José, Tinamaste	ND	ND	--
<i>H. vireovittatum</i>	UCR24468	Costa Rica: San José, Tinamaste	ND	ND	--
<i>H. viridissimum</i>	JAC21365	México: Oaxaca, Candelaria Loxicha	--	DQ283453	--
<i>H. yaku</i>	MZUTI5001	Ecuador: Pastaza, Kallana	--	MF002065	MF002063
<i>Hyalinobatrachium</i> sp.	MAR2147	Colombia: Risaralda, Pueblo Rico	--	KM068298	--
<i>Hyalinobatrachium</i> sp.	MAR2222	Colombia: Valle del Cauca, Buenaventura	--	KM068299	--