

# COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE LA RANA DE CRISTAL *HYALINOBATRACHIUM TATAYOI* (ANURA: CENTROLENIDAE) EN UNA POBLACIÓN DE LOS ANDES COLOMBIANOS

## REPRODUCTIVE BEHAVIOR OF THE GLASS FROG *HYALINOBATRACHIUM TATAYOI* (ANURA: CENTROLENIDAE) IN A POPULATION IN THE COLOMBIAN ANDES

Maribel Rojas-Montoya<sup>1\*</sup>, Yelenny López-Aguirre<sup>1</sup>, Cristian González-Acosta<sup>1</sup> & Fernando Vargas-Salinas<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Grupo de Investigación en Evolución, Ecología y Conservación (EECO), Programa de Biología, Universidad del Quindío, Carrera 15 Calle 12 Norte, Armenia 630001, Quindío, Colombia.

\*Correspondence: rojasm53@gmail.com

Received: 2024-02-23. Accepted: 2024-06-30. Published: 2024-08-23.

Editor: Anyelet Valencia-Aguilar, Colombia.

**Abstract.**— We monitored the reproductive behavior of the glass frog *Hyalinobatrachium tatayoi* in a population in the Central cordillera of Colombia. We described the calling site of males, courtship behavior, amplexus, oviposition, and mating pattern. We also compared our results with those of a similar study conducted 30 years ago in a population in Panama. During 21 field trips between July and December 2022, we recorded 85 males and 89 females from the ground to heights around 5 m. In *H. tatayoi*, males predominantly called from both the lower and upper side of the leaves, and courtship lasted for more than 30 minutes. When a male attracts a female, he begins to emit advertisement and courtship calls while she moves around and touches him multiple times with her limbs and body. During this courtship, the male does not attempt to force the amplexus. The amplexus is axillary, and the male covers the eggs with his body shortly after oviposition. Male mating success increased with the number of nights they were active in their territory, but was unrelated to their body size and the average height of the substrate in which they were recorded. This is a recurring finding in studies on the reproductive behavior of Centrolenidae. Future studies are needed to determine whether females, or even males, discriminate among potential mates. Comparing our results with those obtained in the previously studied Panamanian population, we did not find any intra-specific geographic variation in the reproductive behavior of *H. tatayoi*.

**Keywords.**— Anurans, animal behaviour, glass frogs, sexual selection, intraspecific geographic variation.

**Resumen.**— Monitoreamos el comportamiento reproductivo de la rana de cristal *Hyalinobatrachium tatayoi* en una población de la cordillera Central de Colombia. Describimos el sitio de canto de los machos, el comportamiento de cortejo, amplexo, oviposición y el patrón de apareo. Además, comparamos nuestros resultados con los obtenidos en un estudio similar realizado hace 30 años en una población de Panamá. Durante 21 salidas de campo realizadas entre julio y diciembre de 2022, registramos 85 machos y 89 hembras desde el suelo hasta alturas alrededor de 5 m. En *H. tatayoi*, los machos cantan desde el envés o el haz de hojas y el cortejo dura más de 30 min; cuando un macho atrae una hembra, empieza a emitir cantos de anuncio y cortejo mientras que ella se mueve a su alrededor o incluso lo toca en varias ocasiones con sus extremidades y cuerpo. Durante el cortejo, el macho no intenta forzar el amplexo. El amplexo es axilar y el macho cubre con su cuerpo los huevos pocos minutos después de la oviposición. El éxito de apareo de los machos se incrementó con el número de noches que ellos estuvieron activos en su territorio, pero no se relacionó con su tamaño corporal ni con la altura promedio del sustrato en el cual fue registrado. Este es un resultado recurrente en estudios de comportamiento reproductivo en Centrolenidae. Futuros estudios son necesarios para determinar si las hembras, o incluso los machos, discriminan

entre potenciales parejas. Al comparar nuestros resultados con los obtenidos en la población panameña estudiada previamente, no detectamos variación geográfica intraespecífica en el comportamiento reproductivo de *H. tatayoi*.

**Palabras clave.**— Anuros, comportamiento animal, ranas de cristal, selección sexual, variación geográfica intraespecífica.

## INTRODUCCIÓN

La familia Centrolenidae está constituida por más de 160 especies distribuidas en el Neotrópico, con hábitos arbóreos y nocturnos (Frost, 2024). Estas especies son conocidas comúnmente como ranas de cristal debido a su vientre translúcido (Kubicki, 2007), lo cual se ha interpretado como una estrategia antidepredatoria basada en camuflaje (Barnett et al., 2020; Taboada et al., 2022). La reproducción de las ranas de cristal está asociada a cuerpos de agua lóticos; los machos cantan desde la vegetación o sustratos rocosos para atraer a las hembras (Cisneros-Heredia & McDiarmid, 2007). Dependiendo de la especie, las hembras ovipositan en sustratos vegetales o rocosos sobre el agua (Cisneros-Heredia & McDiarmid, 2007; Duarte-Marín et al., 2022). La estructura de la puesta, el número de huevos por puesta y el tiempo que los embriones permanecen en el huevo antes de caer al agua donde terminan su desarrollo como larvas de natación libre, puede variar entre especies y acorde a condiciones ambientales de temperatura, humedad y riesgos de mortalidad (Delia et al., 2014; 2020). Aunque se conocen aspectos generales de la ecología reproductiva de las ranas de cristal, solo en pocas especies se ha documentado en detalle el comportamiento de los individuos en aspectos tales como patrón de apareo, selección de sitio de oviposición, tasas y causas de mortalidad en puestas, plasticidad en cuidado parental, homing y encuentros agonísticos entre machos (e.g., *Centrolene savagei*: Vargas-Salinas et al., 2014; Ospina-L et al., 2017, 2020; Navarro-Salcedo et al., 2021; *Espadarana prosoblepon*: Jacobson, 1985; Krohn & Voyles, 2014; Basto-Riascos et al., 2017; Goyes Vallejos et al., 2021; Gómez-Murcia et al., 2024; *Hyalinobatrachium fleischmanni*: Jacobson, 1985; Delia et al., 2013, 2014; *H. valerioi*: Vockenhuber et al., 2008, 2009; Mangold et al., 2015; *Ikakogi tayrona*: Bravo-Valencia & Delia, 2016; Navarro-Salcedo et al., 2022; *Nymphargus grandisonae*: Hütter et al., 2013a; Guevara-Molina & Vargas-Salinas, 2014; Villegas-Mora et al., 2020; *Teratohyla spinosa*: Ortiz-Ross et al., 2020).

Información detallada del comportamiento de los individuos y características de historia natural de las ranas de cristal han sido importantes para entender la evolución de señales de comunicación (Escalona et al., 2019; Mendoza-Henao et al., 2022), de cuidado parental (Delia et al., 2017; 2020) y patrones

de diversidad (Hütter et al., 2013b; Castroviejo-Fisher et al., 2014) en anuros y vertebrados en general. Dicha información también ha sido fundamental en la delimitación de especies y el descubrimiento de diversidad críptica en Centrolenidae (e.g., Arcila-Pérez et al., 2017; Rada et al., 2019; Montilla et al., 2023). Sin embargo, poco se ha estudiado sobre variación geográfica intraespecífica del comportamiento reproductivo en las ranas de cristal (Basto-Riascos et al., 2017). Variación geográfica intraespecífica es común en anuros (Wilczynski & Ryan, 1999; Morrison & Hero, 2003; Pröhl et al., 2007; González-Acosta et al., 2023) y su estudio en ranas de cristal es importante, ya que es una aproximación comparativa que permite documentar y entender causas de divergencia entre poblaciones (Luyten & Liley, 1985; Coyne & Orr, 2004). Una de las pocas especies de ranas de cristal para las cuales se ha evaluado la presencia de variación geográfica intraespecífica en señales acústicas y selección de sitio de canto por machos es *Hyalinobatrachium tatayoi* (Delia et al., 2010; Rojas-Montoya et al., 2024). Dada su amplia distribución geográfica y su presencia en ecosistemas contrastantes, esta especie ofrece la oportunidad de documentar aspectos de historia natural y comportamiento reproductivo que pudiesen diferenciarse entre poblaciones.

Los cantos de anuncio y cortejo parecen no variar significativamente entre poblaciones de *H. tatayoi* (Rojas-Montoya et al., 2024). Sin embargo, no se ha evaluado si hay o no variación geográfica intraespecífica con respecto a factores que pudiesen determinar el éxito de apareo de los machos. En una población de *H. tatayoi* en Panamá, se registró que los machos que cantaban desde sustratos por encima de los 0.6 m lograban atraer más hembras que aquellos machos que cantaban desde sustratos a alturas inferiores o iguales a 0.6 m (Greer & Wells, 1980). Este patrón de apareo se atribuye a que machos de *H. tatayoi* cantan predominantemente desde el envés de hojas, y mucha de la energía contenida en su canto de anuncio se refleja hacia el suelo cuando incide en la superficie de la hoja; así, el canto de anuncio de los machos en hojas altas (> 0.6 m) tiene un espacio activo mayor que el canto de anuncio emitido por machos desde hojas a poca altura (Wells & Schwartz, 1982). Además de lo anterior, el éxito de apareo de los machos en la

población de Panamá, se relaciona positivamente con el número de noches que ellos permanecen activos en su territorio, pero no con su tamaño corporal (Greer & Wells, 1980). Si este patrón de apareo y sus posibles causas son similares en otras poblaciones de *H. tatayoi* es desconocido.

En este estudio, monitoreamos el comportamiento reproductivo de machos y hembras de *H. tatayoi* en una población ubicada en el departamento del Quindío, cordillera Central de Colombia. Específicamente, describimos el tipo y altura de sustrato desde el cual cantan los machos, el comportamiento de cortejo y cómo el éxito de apareo de los machos se relaciona con el número de noches activo en el territorio, su tamaño corporal y la altura del sustrato en el cual fueron registrados. La información presentada en este estudio abarca aspectos conductuales y de historia natural que son importantes para conocer en detalle cómo podría variar geográficamente la ecología reproductiva de especies en Centrolenidae tomando como modelo de estudio a *H. tatayoi*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Especie y área de estudio

*Hyalinobatrachium tatayoi* es una rana de cristal de tamaño corporal (longitud hocico-cloaca, LHC) pequeño (machos adultos = 21-24.4 mm, hembras adultas = 21.9-22.2 mm) (Castroviejo-Fisher et al., 2007; Barona-Cortés & Mendoza-Henao, 2022). Algunas poblaciones de esta especie fueron clasificadas como *H. fleischmanni* por varios años, pero recientemente han sido asignadas a *H. tatayoi* con base en evidencia molecular, características de canto y morfología (Mendoza-Henao et al., 2020). Actualmente, se considera que *H. tatayoi* se distribuye desde el nivel del mar hasta aproximadamente 1,760 m s.n.m. en bosques secos y húmedos perturbados desde el sur de Costa Rica hasta Ecuador y Venezuela (Castroviejo-Fisher et al., 2007; Mendoza-Henao et al., 2020).

Este estudio lo realizamos en un transecto de 105 m establecido en el arroyo “La Arboleda”, ubicada en la finca Villa Chela (Fig. 1), conjunto campestre El Amanecer (4.4456° N, 75.8245° W; 1,196 m s.n.m.), municipio de La Tebaida, departamento del Quindío, cordillera Central de Colombia. En el área de estudio predominan viviendas rurales, pastizales y relictos de bosque ripario (Fig. 1); la temperatura varía entre 16.7 °C y 28.2 °C, la precipitación promedio anual es de 1,823 mm y la humedad relativa promedio es < 80 % (Weather Spark, 2023; Worldclim, 2023). Durante este estudio, el ancho del arroyo en el transecto muestreado varió, acorde al nivel de lluvias, entre 0.5 y 3.65 m y la profundidad entre 0.10 y 0.80 m. El sustrato del arroyo es

predominantemente rocoso con alta acumulación de material orgánico en algunos recodos y sitios con poca corriente.

### Metodología

Entre julio 22 y diciembre 16 de 2022 realizamos 21 salidas de campo, cada una con una duración de una noche y separada de la anterior y la siguiente por 5 ó 6 noches. A lo largo del transecto realizamos recorridos que iniciaron al atardecer (18:00 h) y continuaban, acorde al nivel de actividad de *H. tatayoi*, hasta las 03:00-06:30 h (inicio del amanecer). Cuando un individuo fue capturado, registramos su tamaño corporal (LHC) con un calibrador digital ( $\pm 0,01$  mm) y su peso con una balanza de precisión (Triple Clean BAL01 con  $\pm 0,01$  g). Además, registramos el sexo, la altura del sustrato con una cinta métrica y el tipo de sustrato (hoja, rama, hojarasca, piedra) en el cual se encontraba el individuo. El sustrato donde los individuos fueron observados por primera vez o recapturados, se marcó con una cinta roja y un código asociado a información de fecha de registro e identidad del individuo. El sexo de los individuos lo determinamos con base en su comportamiento de canto y posición durante el amplexo (machos) o la presencia de oocitos en el vientre (hembras). Utilizamos la técnica de corte de falanges (Donnelly et al., 1994; Ferner, 2010) para identificar a cada individuo entre las capturas y recapturas a lo largo del estudio. Algunos individuos reanudaron su comportamiento de canto o amplexo después de ser codificados (corte de falanges) y liberados (*obs. pers.*). El material biológico obtenido durante el corte de falanges se guardó en tubos eppendorf con alcohol al 96 % y posteriormente, fue refrigerado (Crawford & Paz, 2017) en la Colección de Anfibios y Reptiles de la Universidad del Quindío (ARUQ), Colombia. Las variables registradas en este estudio son reportadas, cuando aplica, como valor promedio  $\pm$  desviación estándar y rango en paréntesis.

### Comportamiento de cortejo y amplexo

Cuando observamos eventos de cortejo registramos la fecha, hora y utilizamos luz roja para minimizar efectos por perturbación lumínica en el comportamiento de los individuos. Sin embargo, esporádicamente hicimos registros fotográficos y videos con luz blanca. Durante los monitoreos a los cortejos registramos aspectos generales de actividad de canto del macho y movimientos corporales de él y la hembra. Después de 30 min de monitorear un cortejo, si los individuos no habían formado un amplexo, procedimos a capturarlos y registrar su identidad, tamaño corporal, peso, altura y tipo de sustrato en que fueron observados. En la mayoría de los casos en que observamos individuos en amplexo, los capturamos para registrar las variables mencionadas anteriormente. Posteriormente, liberamos a los individuos en el sitio exacto de captura.



### Patrón de apareo

Para evaluar si el éxito de apareo de un macho está determinado por eventos estocásticos o, por el contrario, está influenciado por algún factor determinístico, realizamos una regresión lineal múltiple. En este análisis, la variable dependiente fue el éxito de apareo del macho, que fue cuantificado con base en el número de hembras amplexadas a lo largo de todo el muestreo. Aunque en *H. tatayoi* hay atención de las puestas por parte de los machos, no utilizamos estos registros en el cálculo de éxito de apareo, como sí se ha utilizado en estudios previos con ranas de cristal (e.g., Ospina et al., 2017). Esto debido a que observamos más de un amplexo en una misma hoja o en hojas adyacentes (ver sección de resultados) lo que limitó asignar la paternidad de una puesta con base en la ubicación dentro del territorio de un macho. Además, no fue factible controlar o descartar la posible presencia de cuidado aloparental (Valencia-Aguilar et al., 2021). Las variables independientes en la regresión lineal múltiple fueron: número de noches que el macho estuvo activo en su territorio, altura promedio del sustrato en que fue registrado

el macho y tamaño corporal. Este análisis de regresión lineal múltiple se realizó después de corroborar que las variables independientes no estaban correlacionadas entre sí (Whitlock & Schuller, 2014). Dado que frecuentemente recapturamos un mismo macho en sustratos a diferente altura y esto podría influir en las probabilidades de atraer alguna hembra (Greer & Wells, 1980), también realizamos un análisis de modelo lineal mixto como complemento a la regresión lineal múltiple mencionada. En este modelo lineal mixto incluimos la identidad de los machos como variable aleatoria y los datos de altura del sustrato asociados a cada registro de un mismo macho; tamaño corporal siguió siendo una variable independiente y el éxito de apareo fue nuestra variable dependiente. En algunos casos (ocho de 251 registros) no registramos la altura del sustrato en el cual observamos a un macho en determinada salida de campo; en estos casos, reemplazamos el vacío de información con el valor promedio de altura de sustrato, calculado a partir de registros para el mismo macho en otras salidas de campo. Esto evitó tener que suprimir del análisis mixto esos ocho registros (uno por macho).



**Figure 1.** Satellite image of the study area: El Amanecer rural complex, municipality of La Tebaida, department of Quindío, cordillera Central of Colombia (A). The green line indicates the location of a 105 m transect established in the La Arboleda stream and the white square indicates the location of Finca Villa Chela. Picture of the stream in which samplings were performed (B). The white arrows highlight red flagging used to indicate sites where individuals were recorded.

**Figura 1.** Imagen satelital del área de estudio: conjunto campestre El Amanecer, municipio de La Tebaida, departamento del Quindío, cordillera Central de Colombia (A). La línea recta verde indica la ubicación de un transecto de 105 m establecido en el arroyo La Arboleda y el cuadrado blanco señala la ubicación de la Finca Villa Chela. Fotografía del arroyo La Arboleda en el cual se realizaron los muestreos (B). Las flechas blancas señalan cintas rojas utilizadas para marcar la ubicación de los individuos registrados.

Por otro lado, evaluamos si había relación entre el tamaño corporal del macho y la hembra en amplexo. Dado que un mismo individuo puede aparearse en varias ocasiones, evaluamos esta relación de tamaño corporal con un modelo lineal mixto. La identidad de los machos fue considerada como la variable “aleatoria”. Los análisis mencionados los realizamos en los programas SPSS v.26 (IBM Corp. Released, 2019) y en el paquete “Lme4” y la función lmer (Bates et al., 2023) en R 4.3.0 (R Development Core Team, 2023).

## RESULTADOS

Registramos 85 machos adultos con un tamaño corporal promedio de 22.66 mm ± 1.05 (rango = 20.49-24.98 mm) y 89 hembras adultas con un tamaño corporal promedio de 23.72 mm ± 0.89 (rango = 21.50-25.93 mm). En promedio, registramos un mismo macho 2.95 veces ± 2.33 (rango = 1-10 veces) (Fig. 2A), y el tiempo entre la captura y la primera recaptura fue de 21.90 días ± 15.03 (rango = 6-78 días, N = 53 machos). En cuanto a las hembras, una misma hembra la registramos en promedio 1.21 veces ± 0.49 (rango = 1-3 veces) (Fig. 2B), y el tiempo entre la captura y la primera recaptura fue de 38.38 días ± 17.22 (rango = 15-70 días, N = 16).

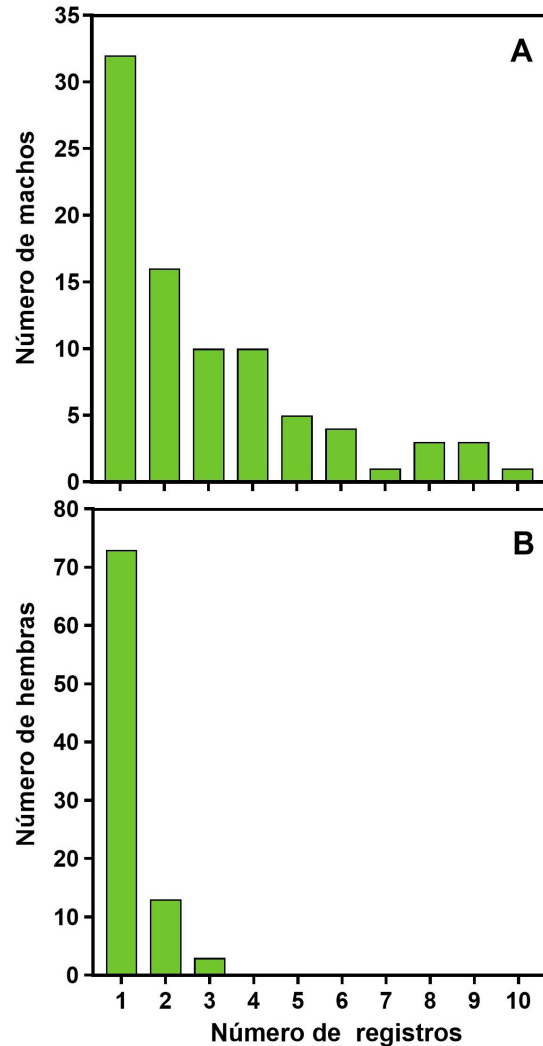
### Microhábitat y sitio de canto en machos

Todos los individuos fueron registrados en hojas. La altura promedio en la cual registramos los machos fue de 1.79 m ± 0.68 (rango = 0.0-4.0 m, N = 85) mientras que, para las hembras fue de 1.74 m ± 0.71 (rango = 0.35-4.0 m; N = 89). Los machos cantaron desde el envés o el haz de hojas. También observamos que los machos tendían a permanecer en una misma área del arroyo, aunque dentro de ella podían desplazarse pequeñas distancias (< 6 m), ubicarse en ambos bordes del arroyo o desplazarse verticalmente y cantar desde hojas a diferente altura.

### Comportamiento de cortejo

Registramos seis eventos de cortejo en detalle (Fig. 3). Cuatro de estos cortejos fueron registrados inicialmente en el envés de hojas a una altura de 1.84 m ± 0.31 (rango = 1.65-2.30 m) y dos en el haz de hojas a una altura de 1.39 m ± 1.11 (0.6-2.17m). Durante el cortejo, el macho emitía cantos de anuncio y cantos de cortejo; los cantos de cortejo se incrementaron en frecuencia de emisión a medida que una hembra se acercaba al macho. Observamos que la hembra podía acercarse y alejarse libremente del macho, o posicionarse cerca de él sin que el macho exhibiera un intento de amplexarla (Apéndice 1). La hembra hacía contacto físico con el macho e incluso, en algunos momentos se subía a su dorso en una posición que simulaba un amplexo o se ubicaba de tal forma que la cabeza de la hembra quedaba hacia la cloaca del macho.

La hembra también se ubicaba frente al macho, posicionando la parte posterior de su cuerpo en contacto con la cabeza de él, quien continuaba cantando sin intentar subirse al dorso de ella. Estos comportamientos se repitieron por un tiempo aproximado de 30 minutos (Apéndice 1). Durante los muestreos observamos otros eventos de cortejo, pero en sustratos muy altos y de difícil acceso, lo que no permitió monitorearlos en detalle.



**Figure 2.** Number of records (capture + recaptures) for 85 males (A) and 89 females (B) of the glass frog *Hyalinobatrachium tatayoi* during weekly surveys conducted between 22 July and 16 December 2022. Note that a Number of records = 1 indicates that the individual was captured and tagged, but on no occasion was it recaptured.

**Figura 2.** Número de registros (captura + recapturas) para 85 machos (A) y 89 hembras (B) de la rana de cristal *Hyalinobatrachium tatayoi* durante monitoreos semanales realizados entre el 22 de julio y el 16 de diciembre de 2022. Nótese que un Número de registros = 1 indica que el individuo fue capturado y marcado, pero en ninguna ocasión fue recapturado.

En dos ocasiones registramos un macho cortejando dos hembras simultáneamente. En el primer evento (septiembre 2 de 2022: envés de hoja a 2.30 m de altura), un macho se encontraba en medio de dos hembras, cada una a menos de 5 cm de él. Este macho emitió numerosos cantos de cortejo durante un poco más de 30 minutos; después, una de las hembras se alejó saltando a la vegetación adyacente, pero el macho continuó emitiendo cantos. Interrumpimos nuestras observaciones antes de poder determinar si el macho amplexó a la hembra que se mantuvo a su lado. El segundo evento sucedió en diciembre 3 de 2022 en el envés de una hoja a > 3 m de altura (Fig. 3D). La dinámica conductual del macho y las hembras fue similar a la descrita para el primer evento. En este evento de cortejo, tampoco registramos si el macho amplexó a alguna de las hembras, pero al día siguiente en horas de la mañana (07:30 h) observamos una puesta en el sitio donde registramos el cortejo.

### Amplexo y ovoposición

Observamos 72 amplexos a una altura de  $1.76 \text{ m} \pm 0.81$  (rango = 0.20-4.00 m). Estos amplexos fueron registrados inicialmente en el haz o envés de hojas de guadua, aráceas y musáceas. Los amplexos fueron registrados por primera vez entre las 18:40 y 6:15 h. El número de amplexos registrados en una misma noche varió entre 1 y 13. Hubo tres zonas del arroyo en que el número de amplexos fue relativamente alto. En algunos casos, observamos más de un amplexo en una misma hoja (Fig. 4A). Registramos 28 amplexos en vegetación sobre el agua del arroyo, 25 amplexos en vegetación sobre el borde del arroyo y 18 amplexos en vegetación sobre tierra a máximo dos metros de distancia del curso del agua. Fue frecuente observar machos cerca de una o más puestas, e incluso observamos una pareja en amplexo cerca de dos puestas con embriones en distintos estadios de desarrollo (Fig. 4B-D).

En total, observamos 39 machos en amplexo; 16 de estos machos se registraron en amplexo en más de una ocasión. Nueve

hembras fueron registradas dos veces en amplexo con machos diferentes (promedio número de días transcurridos entre registros: 44.67, rango: 28 – 70 días) y una hembra se encontró amplexada en dos ocasiones con el mismo macho (35 días de diferencia entre las dos observaciones). Para estas diez hembras, el tiempo promedio transcurrido entre el primer amplexo y el segundo amplexo fue de  $42.33 \text{ días} \pm 16.58$  (28 - 70 días).

Sólo en una ocasión monitoreamos un amplexo hasta la oviposición. El amplexo lo observamos por primera vez a las 00:08 h, en el envés de una hoja a 2.0 m de altura sobre el agua. En repetidas ocasiones, el macho y la hembra alzaban levemente la cloaca (Fig. 5A), en otras ocasiones lo hacía solo el macho. En algunos momentos, ambos individuos realizaban giros parcialmente sincronizados, por lo general sobre su propio eje. La oviposición inició a las 02:11 h. Posteriormente, el macho soltó a la hembra, ella se movió hacia un costado y se alejó del sitio de oviposición (2:27 – 2:32 h) mientras que, el macho permaneció cubriendo los huevos con su cuerpo (Fig. 5B-D).

### Patrón de apareo

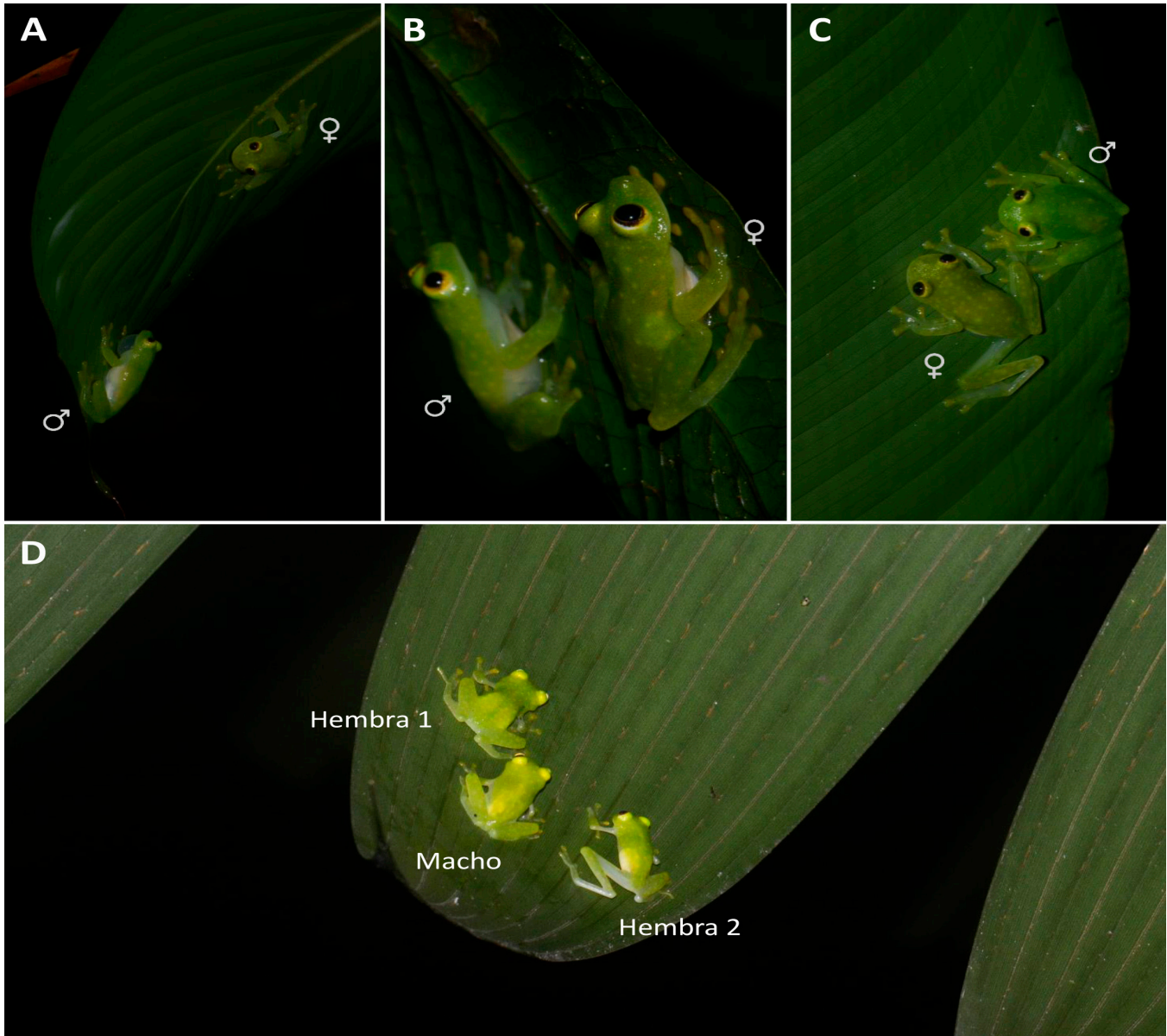
De los 85 machos registrados, 46 (54.1 %) no se observaron en amplexo en ninguna ocasión; 39 machos (45.9 %) los registramos entre una y seis veces en amplexo (Fig. 6). Los resultados del análisis de regresión lineal múltiple (Fig. 7) indican que el éxito de apareo de los machos se asoció positivamente con el número de registros de un macho en su territorio ( $R^2=0.57$ ,  $\beta = 0.77$ ,  $t = 10.36$ ,  $P < 0.001$ ) pero no con la altura promedio del sitio de registro ( $R^2= 0.024$ ,  $\beta = 0.103$ ,  $t = 1.41$ ,  $P = 0.162$ ) ni con su tamaño corporal ( $R^2=0.010$ ,  $\beta = -0.067$ ,  $t = -0.902$ ,  $P = 0.370$ ). Los resultados del modelo lineal mixto son similares a los encontrados en esta regresión lineal múltiple (Tabla 1). Por otro lado, el tamaño corporal del macho y la hembra en amplexo no estuvo correlacionado ( $t = 0.89$ ,  $P = 0.39$ ).

**Table 1.** Results of the linear mixed model analysis used to evaluate the potential relationship between male mating success with the substrate height at which each recording of the same male was made, the male's body size (snout-vent length: SVL), and the number of recordings for each male.

**Tabla 1.** Resultados del modelo lineal mixto utilizado para evaluar la posible relación entre el éxito de apareo de los machos con la altura de sustrato en el cual se realizó cada registro de un mismo macho, el tamaño corporal del macho (Longitud hocico-cloaca: LHC) y número de registros para cada macho.

VARIABLES	ESTIMADO	ERROR ESTÁNDAR	GRADOS DE LIBERTAD	t-valor	P-valor
Intercepto	1.73	1.6	113.75	1.08	0.28
Altura de sustrato (m)	-0.08	0.07	236.81	-1.06	0.29
Tamaño corporal del macho (mm)	-0.07	0.07	113.51	-0.95	0.34
Número de registros por macho	0.16	0.03	236.95	4.98	< 0.001





**Figure 3.** Courtship events in the glass frog *Hyalinobatrachium tatayoi*. Male emitting an advertisement and courtship call in the direction of an approaching female (A); female standing next to a male (B); female making physical contact with the male during courtship (C); two females attracted by the male at the same time (D).

**Figura 3.** Eventos de cortejo en la rana de cristal *Hyalinobatrachium tatayoi*. Macho emitiendo canto de anuncio y de cortejo en dirección a una hembra aproximándose a él (A); hembra ubicada al costado de un macho (B); hembra haciendo contacto físico con el macho durante el cortejo (C); dos hembras que fueron atraídas por el mismo macho de forma simultánea (D).

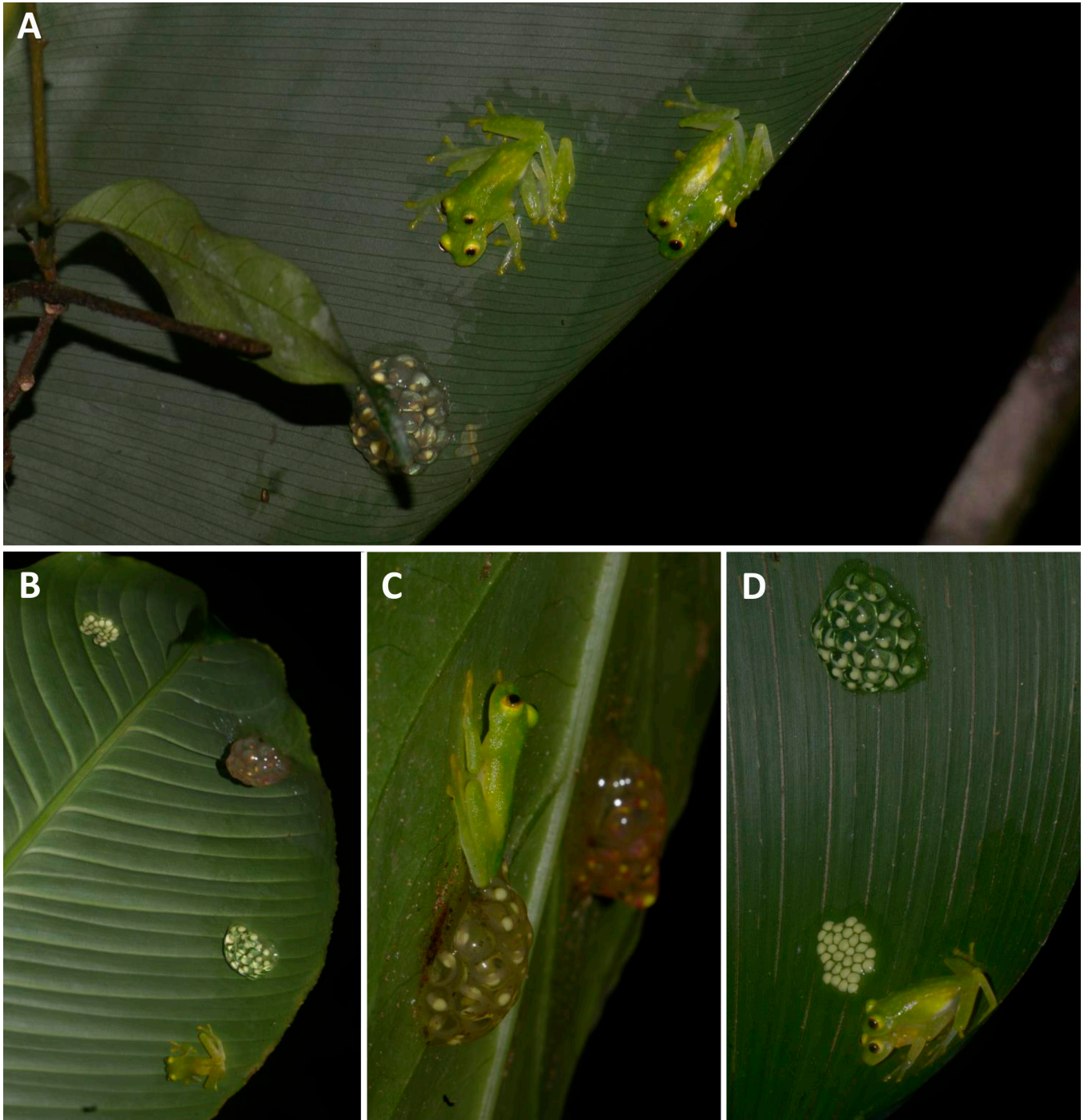
## DISCUSIÓN

Durante seis meses de muestreo, registramos en detalle el comportamiento de reproducción en la rana de cristal *H. tatayoi*. Nuestro análisis indica que el éxito de apareo de los machos se incrementa con el número de noches en que ellos están activos en su territorio, pero no se relaciona con su tamaño corporal

ni con la altura promedio del sustrato en el que se encuentran activos.

### Microhábitat y sitio de canto en machos

Los machos cantaron desde el envés y el haz de hojas. La misma tendencia fue registrada en una población de *H. tatayoi* estudiada en Panamá (Greer & Wells, 1980). En otras especies



**Figure 4.** Record of two amplexuses occurring at the same time on the same leaf (A); note the presence of an egg clutch with embryos at developmental stage 24 (*sensu* Gosner, 1960; Salazar-Nicholls & Del Pino, 2015). Images of males (B,C) and an amplexus (D) near various clutches with embryos at different stages of development.

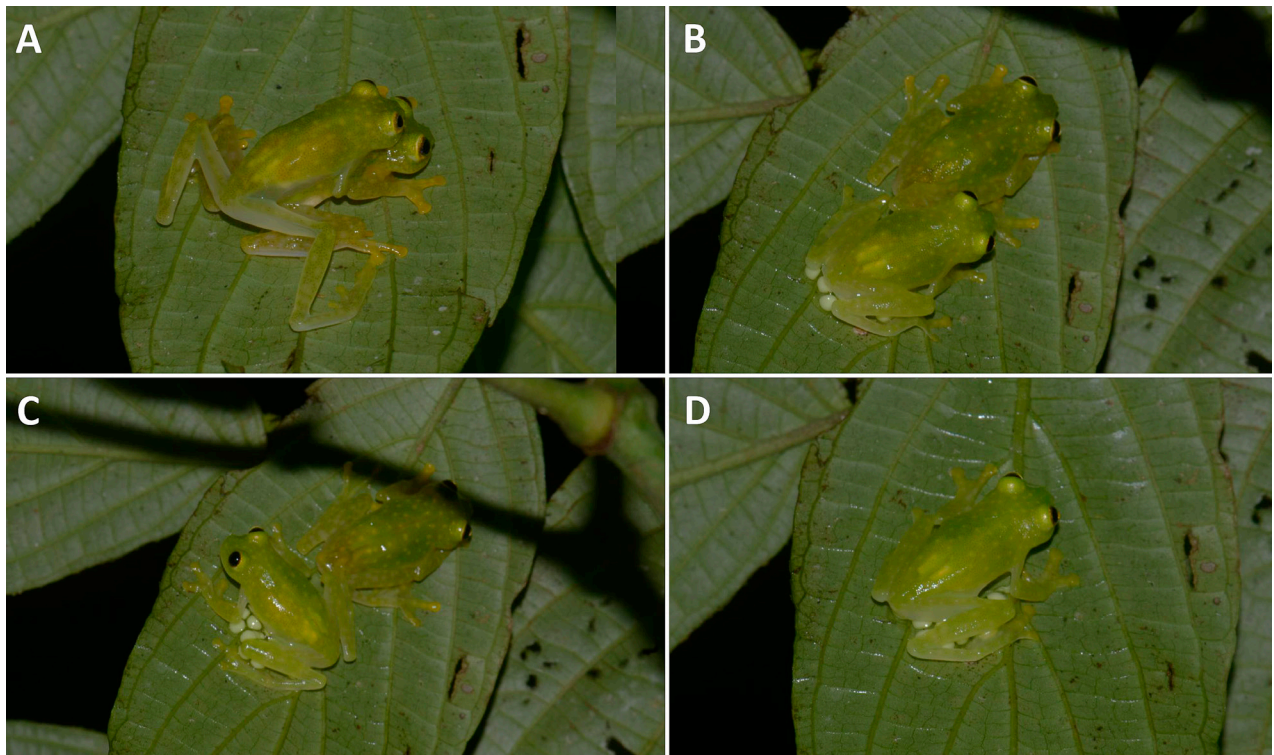
**Figura 4.** Registro de dos amplexos sucediendo al mismo tiempo en una misma hoja (A); nótese la presencia de una puesta de huevos con embriones en estadio de desarrollo 24 (*sensu* Gosner, 1960; Salazar-Nicholls & Del Pino, 2015). Imágenes de machos (B,C) y un amplexo (D) cerca de varias puestas con embriones en diferente estadio de desarrollo.



de Centrolenidae, los machos cantan exclusivamente desde el haz de hojas (e.g., *Centrolene savagei*: Vargas-Salinas et al., 2014; Ospina-L et al., 2017; Prado-Sañudo et al., 2018; *Espadarana prosoblepon*: Jacobson, 1985; McCaffery & Lips, 2011; Basto-Riascos et al., 2017; Goyes Vallejos & Ramirez-Soto, 2020) o desde el envés de las hojas (*Centrolene daidaleum*: Cardozo-Urdaneta & Señaris, 2010; *Cochranella erminea*: Torres-Gastello et al., 2007; *Hyalinobatrachium iaspidiense*: Castroviejo-Fisher et al., 2011). De acuerdo con Delia et al. (2010) en poblaciones de especies del complejo *H. fleischmanni* donde el riesgo de depredación por murciélagos es alto, los machos tienden a cantar desde el envés de hojas; por el contrario, donde dicho riesgo es bajo, se espera que los machos canten desde el haz de las hojas. Nosotros no registramos depredación por murciélagos en machos de *H. tatayoi*. Es posible que la variabilidad en el sitio de canto que registramos en *H. tatayoi* sea una respuesta de los machos a su percepción de riesgo de depredación, pero este aspecto requiere ser comprobado en futuros estudios.

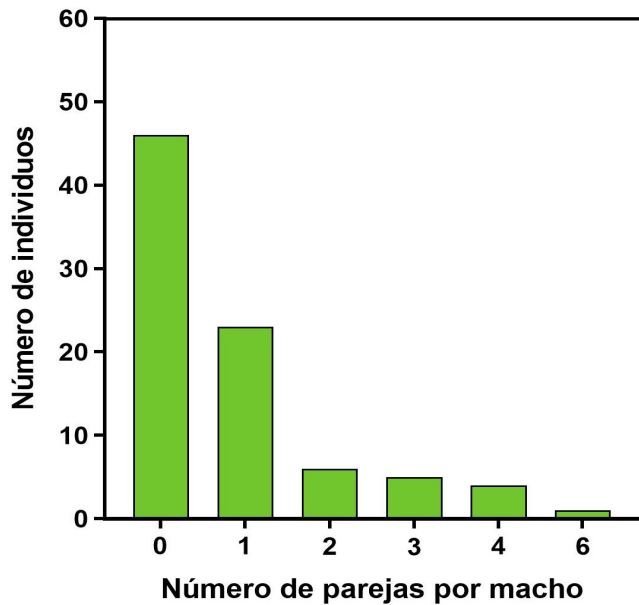
### Comportamiento de cortejo

El comportamiento de cortejo que registramos en nuestra población de estudio es similar a lo descrito para la población de Panamá (Greer & Wells, 1980). En ambas poblaciones, cuando un macho atrae a una hembra (o incluso dos) empieza a disminuir la frecuencia de emisión de cantos de anuncio y a incrementar la emisión de cantos de cortejo. Este es un aspecto conductual común en anuros (Owen & Tucker, 2006; Wells, 2007; Vargas-Salinas et al., 2014; Rojas-Montoya et al., 2024). Además, en diversas especies de anuros se ha documentado que, durante el cortejo, el macho y la hembra pueden utilizar modalidades sensoriales de comunicación adicional a la acústica (i.e., visual: Silverstone, 1973, Townsend & Steward, 1986, Amézquita & Hödl, 2004; Vargas-Salinas et al., 2014; Química: Brunetti et al., 2014; Schulte et al., 2021). Las observaciones que realizamos durante los cortejos monitoreados (Apéndice I) y las de Greer y Wells (1980), indican que los individuos de *H. tatayoi* podrían utilizar señales acústicas, visuales y táctiles durante el cortejo.



**Figure 5.** Behavior of *Hyalinobatrachium tatayoi* during amplexus and oviposition. Male and female raising their cloaca during amplexus (A); after oviposition and possible release of sperm by the male, the female starts to move away from the clutch (B, C); male covering the egg clutch after the female jumped into adjacent vegetation and moved away from the oviposition site (D). Body size (Snout-vent length) of male = 22.9 mm and of female 24.00 mm.

**Figura 5.** Comportamiento de *Hyalinobatrachium tatayoi* durante el amplexo y oviposición. Macho y hembra levantando su cloaca durante el amplexo (A); después de la oviposición y posible liberación de espermia por el macho, la hembra empieza a alejarse de la puesta (B, C); macho cubriendo la puesta de huevos después de que la hembra saltó hacia la vegetación adyacente y se alejó del sitio de oviposición (D). Tamaño corporal (Longitud hocico-cloaca) del macho = 22.9 mm y de la hembra = 24.00 mm.



**Figure 6.** Heterogeneity in mating success among 85 males of the glass frog *Hyalinobatrachium tatayoi*. Note that 46 (54.1 %) of the 85 males were not recorded in amplexus on any occasion.

**Figura 6.** Heterogeneidad en el éxito de apareo entre 85 machos de la rana de cristal *Hyalinobatrachium tatayoi*. Nótese que 46 (54.1 %) de los 85 machos no se registraron en amplexo en ninguna ocasión.

En ranas de cristal, los machos no parecen forzar el amplexo. Por ejemplo, en *H. tatayoi* la hembra toca al macho en varias ocasiones sin que él intente amplexarla (Greer & Wells, 1980; *obs. pers.*). Lo anterior es intrigante, ya que en anuros es común que se registre que los machos tienden a forzar el amplexo o incluso a quitarle la hembra amplexada a otros machos (Arak, 1983; Halliday & Tejedo, 1995). El comportamiento de cortejo en *H. tatayoi* sugiere, por un lado, que las hembras tendrían la oportunidad de aparearse con un macho acorde a su preferencia. Los estudios de selección sexual con Centrolenidae no han hecho énfasis en evaluar los posibles beneficios que obtendrían las hembras de aparearse con un tipo de macho en particular (pero ver Ospina-L et al., 2017 y Valencia-Aguilar et al., 2020), como sí se ha hecho en anuros de otras familias (e.g., Davies & Halliday, 1977; Howard, 1978; Sullivan et al., 1995; Grafe, 1997; Forsman & Hagman, 2006; Pettitt et al., 2020). Por otro lado, el cortejo prolongado en *H. tatayoi* también sugiere que los machos podrían discriminar entre potenciales parejas (Rosenthal, 2017; Schlupp, 2021), pero este es un aspecto que requiere investigarse en detalle debido a sus importantes implicaciones en nuestro entendimiento sobre los procesos de selección sexual en anuros.

## Amplexo y oviposición

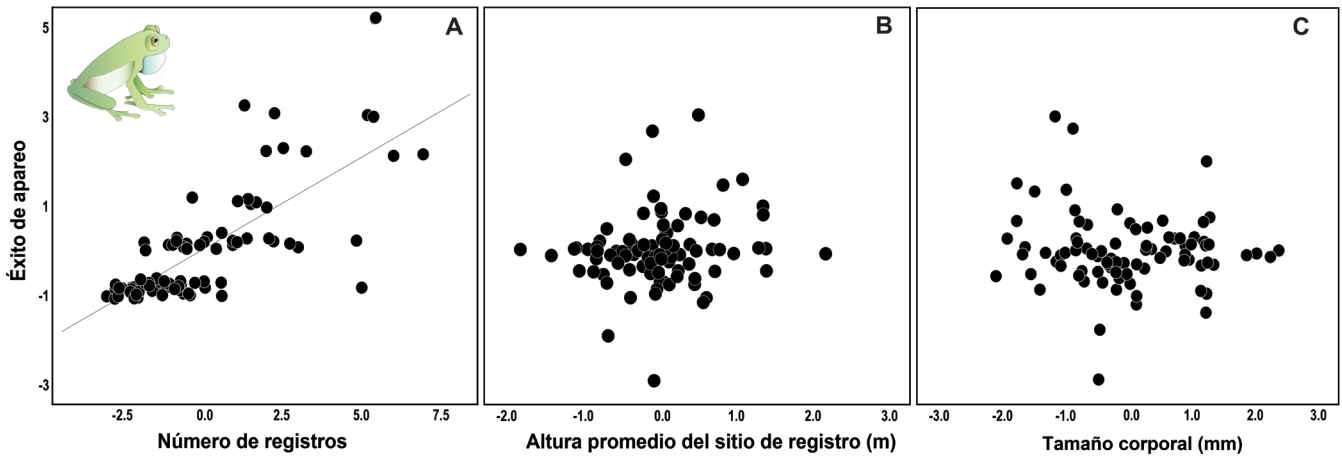
El amplexo en *H. tatayoi* es axilar, como es predominante en Centrolenidae y anuros arbóreos (Carvajal-Castro et al., 2020). Respecto a la oviposición, en *H. tatayoi* se da un movimiento simultáneo entre macho y hembra de tal forma que los huevos recién puestos son atendidos inmediatamente por uno de los parentales mientras el otro se retira, tal y como se ha reportado en otras ranas de cristal (Basto-Riascos et al., 2017; Rios-Soto et al., 2017a; Ospina-L et al., 2020; Guevara-Molina & Vargas-Salinas, 2014; Delia et al., 2017, 2020). En ranas de cristal la atención de las puestas inmediatamente después de la oviposición, ya sea por parte del macho o de la hembra, es importante para aumentar la supervivencia de los embriones (Vockenhuber, 2009; Delia et al., 2017, 2020).

Acorde a nuestras observaciones en campo, las hembras de *H. tatayoi* pueden aparearse más de una vez en una misma temporada reproductiva. El registro de este comportamiento en *H. tatayoi* fue inesperado dado que Greer y Wells (1980) no lo reportan para su población de estudio en Panamá y los estudios con otras especies en ranas de cristal generalmente se enfocan en el éxito de apareo de los machos (e.g., Jacobson 1985; Ospina-L et al., 2017; Noronha & Rodrigues, 2018). En ranas de cristal, la poliandria ha sido registrada en *Hyalinobatrachium valerioi* (Mangold et al., 2015), e *Hyalinobatrachium cappellei* (Valencia-Aguilar et al., 2020), y posiblemente suceda en *Ikakogi tayrona* (Bravo-Valencia & Delia, 2016; Navarro-Salcedo et al., 2022). Aparearse con diferentes machos en una misma temporada reproductiva ha sido hipotetizado como el resultado de selección de pareja por parte de hembras y los beneficios que tendrían en su éxito reproductivo (Evans & Magurran, 2000; Byrne et al., 2019). Sin embargo, tal y como lo interpretan Mangold et al. (2015) para *H. valerioi*, es factible que el apareo de una hembra con machos diferentes sea simplemente la consecuencia de que ellas, al desplazarse a través del hábitat reproductivo, se aparean con el macho más cercano o detectable en el momento en que están ovulando. Esta interpretación va en concordancia con el patrón de apareo no aleatorio que reportamos en *H. tatayoi* y la relación positiva entre el éxito de apareo de los machos y el número de noches en que son activos en su territorio. Claramente, la presencia de poliandria es un aspecto del comportamiento reproductivo en ranas de cristal que requiere ser estudiado en más detalle ya que, proporcionaría información valiosa sobre la diversidad de estrategias reproductivas en estos anuros además de, revelar adaptaciones evolutivas que promueven variabilidad genética en las poblaciones y sus posibilidades de persistencia en entornos cambiantes (Byrne & Roberts, 2012; Zamudio et al., 2016).

### Patrón de apareo

Al igual que en la población panameña estudiada por Greer y Wells (1980), en nuestro estudio los machos de *H. tatayoi* que permanecieron activos en su territorio por un mayor número de noches tuvieron un mayor éxito de apareo. Resultados similares se han reportado en otras especies de Centrolenidae (e.g., *H. fleischmanni*: Jacobson, 1985; *H. valerioi*: Mangold et al., 2015; *Espadarana prosoblepon*: Jacobson, 1985; Basto-Riascos et al., 2017; *C. savagei*: Vargas-Salinas et al., 2014; Ospina-L et al., 2017) y anuros en general (e.g., *Hyperolius marmoratus*: Dyson et al., 1998; *Hyla arborea*: Friedl & Klump, 2005, *Leptodactylus labyrinthicus*: Zina & Haddad, 2005; *Oophaga pumilio*: Pröhl, 2003; *Allobates subfolionidificans*: Souza et al., 2021). Los machos que pasan más noches cantando en su territorio tendrían mayor probabilidad de aparearse al coincidir con hembras que llegan a la zona en busca de pareja (Mangold et al., 2015). Este patrón de apareo sugiere un proceso de selección de pareja por parte de las hembras, aunque no necesariamente hacia machos con alguna característica fenotípica en particular (Parker, 1982; Meuche et al., 2013; Mangold et al., 2015). Cantar es energéticamente costoso en anuros (Pough et al., 1992; Wells, 2001; Bevier, 2016) e implica riesgos de depredación y parasitismo (Gerhardt & Huber, 2002; Bernal et al., 2006). Por lo tanto, cuando una hembra se aparee con un macho que canta numerosas noches, podría estar apareándose con un macho de alta calidad genética, con buena condición física o con buena capacidad de forrajeo y recuperación de condición física (Bateson, 1983; Rosenthal, 2017)

En nuestro estudio, el análisis de regresión lineal múltiple y el análisis lineal mixto indican que la altura del sustrato en el cual registramos a un macho no se relacionó con su éxito de apareo. Este resultado no necesariamente es contradictorio a lo obtenido por Greer y Wells (1980), quienes encontraron que machos que cantan desde sitios relativamente altos ( $> 0.6$  m) tienen mayor éxito de apareo que machos que cantan desde sitios relativamente bajos ( $\leq 0.6$  m). Este resultado expuesto por Greer y Wells (1980), no implica una relación lineal entre altura y éxito de apareo en machos de *H. tatayoi*; en otras palabras, es posible que, entre el rango de altura superior a 0.6 m, la altura a la cual cantan los machos no determine diferencias en sus probabilidades de atraer hembras. No replicamos el análisis realizado por Greer y Wells (1980) dado que, no fue factible visitar el área de estudio todas las noches y, por lo tanto, no logramos hacer un monitoreo diario similar al realizado por dichos autores. Sin embargo, evidencia indirecta nos sugiere que, cuando un macho se desplaza a cantar en sitios por encima de 0.6 m podría tener más probabilidad de atraer a una hembra. De 72 amplexos registrados en nuestro estudio, 64 estaban sobre hojas a alturas  $> 0.6$  m y solo 8 a alturas de  $\leq 0.6$  m. Una tendencia similar sucede con la altura a la cual registramos las puestas de huevos (Rojas-Montoya et al., en preparación). No creemos que esta tendencia sea un sesgo en la detectabilidad de los amplexos y puestas debido a que fuimos cuidadosos en revisar todo tipo de sustrato a diferentes alturas.



**Figure 7.** Partial regression plots showing the relationship between the number of females attracted to a male (mating success) of *Hyalinobatrachium tatayoi* with the number of nights he was active on his territory (A), the average height of the substrate in which was recorded (B) and his body size (C). Positive and negative values on the axes are residuals of the multiple regression analysis. The trend line is only shown when the relationship between variables was significant at  $\alpha \leq 0.05$ .

**Figura 7.** Gráficos parciales de una regresión múltiple indicando la relación entre el número de hembras atraídas por un macho (éxito de apareo) de *Hyalinobatrachium tatayoi* con el número de noches que estuvo activo en su territorio (A), la altura promedio del sustrato en el cual fue registrado (B) y su tamaño corporal (C). Los valores positivos y negativos en los ejes corresponden a residuales del análisis de regresión lineal múltiple. Solo se muestra la línea de tendencia cuando la relación entre variables fue significativa a un  $\alpha \leq 0.05$ .



Los machos de *H. tatayoi* con mayor tamaño corporal no tuvieron mayor éxito de apareo que machos relativamente pequeños. Este es un resultado recurrente en ranas de cristal (pero ver Vargas-Salinas et al., 2014; Ospina-L et al., 2017). En *H. tatayoi*, los machos defienden su territorio a través del uso de señales acústicas (Greer & Wells, 1980) y aparentemente no escalan el conflicto hasta combates físicos, como sucede en otras ranas de cristal (*Centrolene buckleyi*: Bolívar-G et al., 1999; *Hyalinobatrachium viridissimum*: Delia et al., 2010; Mendoza-Henao et al., 2020; *Nymphargus grandisonae*: Hütter et al., 2013b; *Espadarana prosoblepon*: Rios-Soto et al., 2017b) y anuros en general (Halliday & Tejedo, 1995; Wells, 2007). Nuestras observaciones y la ausencia de una espina humeral desarrollada en *H. tatayoi* sugieren que, en esta especie, la competencia entre machos no implica eventos de interferencia física entre ellos. Es posible que selección sexual no esté actuando a favor de un mayor tamaño corporal de los machos de *H. tatayoi*, como sí sucede en otros anuros en los cuales los machos monopolizan recursos que incrementan la probabilidad de ser seleccionados por una hembra (Sullivan et al., 1995; Wells, 2007; Valencia-Aguilar et al., 2024). En cuanto a la falta de apareo asociativo para tamaño corporal en *H. tatayoi*, este es el resultado más frecuente en anuros (Wells, 2007) y sugiere que, en esta especie, al igual que en otras ranas de cristal (e.g., *E. prosoblepon*: Goyes Vallejos et al., 2021), el éxito de apareamiento y fertilización de huevos no depende del tamaño corporal de los machos ni de su relación con el tamaño de la hembra amplexada (Davies & Halliday, 1977; Robertson, 1990; Fan et al., 2013).

Documentar aspectos detallados de cortejo y patrones de apareo en ranas de cristal como *H. tatayoi* ofrece información importante para entender su ecología evolutiva, sin embargo, reconocemos algunas limitantes en nuestro estudio. Primero, en el análisis de patrón de apareo incluimos como una de las variables independientes el número de noches que un macho fue registrado. En particular, no fue posible determinar si cada macho vocalizó todas las veces que fue registrado. Sin embargo, no creemos que la relación positiva encontrada entre el número de registros del macho y su éxito de apareo sea un producto de no haber discriminado la actividad precisa que exhibía un macho en su momento de registro. Las lluvias y la actividad de canto predominaron durante todo el periodo de muestreo, lo que permite asumir que los machos generalmente estaban predispuestos a cantar. No obstante, en futuros estudios se debería monitorear continuamente la actividad de los machos (a través de observaciones directas o el uso de grabaciones de video automatizadas) ya que, en algunos casos ellos podrían salir de su refugio diurno y no necesariamente cantar así las condiciones ambientales sean aparentemente favorables para encontrar pareja. Determinar el conjunto de factores que

promueve la actividad de canto en *H. tatayoi* va más allá de los objetivos de este estudio, pero es un aspecto de la biología conductual de anuros que aún requiere ser documentado en detalle (Goutte, 2023). Segundo, no fue factible asignar paternidad a las numerosas puestas que registramos en campo ( $N > 300$  puestas; Rojas-Montoya et al., en preparación) ya que, la cercanía de un macho a una postura no necesariamente indica relación genética (Valencia-Aguilar et al., 2020). Sin embargo, esperaríamos que en estudios genéticos de paternidad con *H. tatayoi* se registrase un patrón de apareo similar al encontrado en este estudio; es decir, que persista la relación positiva entre el esfuerzo que invierte un macho en buscar pareja y su éxito de apareo (Mangold et al., 2015).

## CONCLUSIÓN Y PERSPECTIVAS

Variación geográfica intraespecífica en comportamiento es frecuente en anuros (Halliday & Tejedo, 1995; Foster & Endler, 1999; Baraquet et al., 2007; Llusia et al., 2013; Velásquez, 2014). Sin embargo, pocas veces se ha evaluado en ranas de cristal. No detectamos un patrón claro de variación en aspectos relacionados al comportamiento reproductivo en esta especie. El sitio de canto de los machos, el comportamiento de cortejo y el patrón de apareo que encontramos en nuestra población de estudio es similar a la que reportan Green y Wells (1980) en una población panameña de *H. tatayoi*. Una tendencia similar parece suceder con respecto a su canto de anuncio y de cortejo (Rojas-Montoya et al., 2024). Por otro lado, el registro detallado de aspectos reproductivos tales como el comportamiento de cortejo, variabilidad en éxito de apareo de los machos y la existencia de poliandria en esta población de *H. tatayoi*, ofrece perspectivas interesantes sobre el comportamiento reproductivo de esta y otras ranas de cristal. Futuros estudios que incluyan análisis de flujo genético entre poblaciones ayudarían a comprender mejor por qué habría poca variación geográfica intraespecífica en comportamiento reproductivo de especies que, como *H. tatayoi*, se distribuyen en hábitats con condiciones ambientales contrastantes (ej., bosque seco, bosque húmedo). Además, dichos estudios genéticos también ayudarían a determinar los niveles de poliandria y su efecto en diversidad genética y procesos de selección sexual actuando en esta y otras ranas de cristal.

**Agradecimientos.** – Agradecemos a PH Carvajal “Nacho” y M Gallo por facilitar el acceso al área de estudio, y a los integrantes del grupo EECO del Programa de Biología de la Universidad del Quindío por su colaboración en el trabajo de campo. Gracias a AM Mopán-Chilito y JD Carvajal-Castro por su colaboración con algunos análisis estadísticos. Esta investigación hace parte del proyecto “Diversidad e Historia natural de anfibios y reptiles en el departamento del Quindío, Colombia” radicado en la

Vicerrectoría de investigaciones de la Universidad del Quindío, Armenia, Colombia. Durante este estudio se siguieron todas las normas éticas para el cuidado y manipulación de los ejemplares dictados por las instituciones internacionales, nacionales y regionales.

## LITERATURA CITADA

- Amézquita, A. & W. Hödl. 2004. How, when, and where to perform visual displays: the case of the Amazonian frog *Hyla parviceps*. *Herpetologica* 60:420-429.
- Arak, A. 1983. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. Pp. 181-210. En P. Bateson (Ed.). *Mate choice*. Cambridge University Press, New York, New York, USA.
- Arcila-Pérez, L.F., J.A. Rios-Soto, S.O. Montilla, C.A. Londoño-Guarnizo, C. Gómez & F. Vargas-Salinas. 2017. Vocalization and natural history in populations of a glassfrog assigned to *Nymphargus griffithsi* in the Central Andes of Colombia. *Herpetological Review* 48:275-280.
- Baraquet, M., N.E. Salas & I.E. Di Tada. 2007. Variación geográfica en el canto de advertencia de *Hypsiboas pulchellus* (Anura, Hylidae) en Argentina. *Revista Española de Herpetología* 21:107-118.
- Barnett, J.B., C. Michalis, H.M. Anderson, B.L. McEwen, J. Yeager, J.N. Pruitt, N.E. Scott-Samuel & I.C. Cuthill. 2020. Imperfect transparency and camouflage in glass frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117:12885-12890.
- Barona-Cortés, E. & A.M. Mendoza-Henao. 2022. *Hyalinobatrachium tatayoi*. Catálogo de anfibios y reptiles de Colombia 8:43-54.
- Basto-Riascos, M.C., J. López-Caro & F. Vargas-Salinas. 2017. Reproductive ecology of the glass frog *Espadarana prosoblepon* (Anura: Centrolenidae) in an urban forest of the Central Andes of Colombia. *Journal of Natural History* 51:2535-2550.
- Bates, D., M. Martin, B. Ben & S. Walker. 2023. lme4: Linear Mixed-Effects Models Using Eigen and S4. Versión 1.1-35.1. <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf> [Consultado en febrero 2024]
- Bateson, P. 1983. *Mate choice*. Cambridge University Press, New York, New York, USA.
- Bernal, X.E., A.S. Rand & M.J. Ryan. 2006. Acoustic preferences and localization performance of blood-sucking flies (*Corethrella coquillett*) to tungara frog calls. *Behavioral Ecology* 17:709-715.
- Bevier, C.R. 2016. Physiological and biochemical correlates of calling behavior in anurans with different calling strategies. Pp. 63-79. En D.V. de Andrade, C.R. Bevier & J.E. de Carvalho (Eds.), *Amphibian and Reptile Adaptations to the Environment: Interplay Between Physiology and Behavior*. CRC Press Taylor & Francis Group, Florida, USA.
- Bolívar-G, W., T. Grant & L.A. Osorio. 1999. Combat behavior in *Centrolene buckleyi* and other centrolenid frogs. *Alytes* 16:77-83.
- Bravo-Valencia, L. & J. Delia. 2016. Maternal care in a glassfrog: care function and commitment to offspring in *Ikakogi tayrona*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 70:41-48.
- Brunetti, A.E., C. Taboada & J. Faivovich. 2014. The reproductive biology of *Hypsiboas punctatus* (Anura: Hylidae) male territoriality and the possible role of different signals during female choice. *Salamandra* 50:215-224.
- Byrne, P.G., J.D. Gaitan-Espitia & A.J. Silla. 2019. Genetic benefits of extreme sequential polyandry in a terrestrial-breeding frog. *Evolution* 73:1972-1985.
- Byrne, P.G. & J.D. Roberts. 2012. Evolutionary causes and consequences of sequential polyandry in anuran amphibians. *Biological Reviews* 87:209-228.
- Cardozo-Urdaneta, A.C. & C. Señaris. 2010. Vocalización y biología reproductiva de las ranas de cristal *Hyalinobatrachium pallidum* y *Centrolene daidaleum* (Anura; Centrolenidae) en la sierra de Perijá; Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 70:87-106.
- Carvajal-Castro, J.D., Y. López-Aguirre, A.M. Ospina-L, J.C. Santos, B. Rojas & F. Vargas-Salinas. 2020. Much more than a clasp: evolutionary patterns of amplexus diversity in anurans. *Biological Journal of the Linnean Society* 129:652-663.
- Castroviejo-Fisher, S., J. Ayarzagüena & C. Vila. 2007. A new species of *Hyalinobatrachium* (Centrolenidae: Anura) from Serranía de Perijá, Venezuela. *Zootaxa* 1441:51-62.
- Castroviejo-Fisher, S., J.M. Guayasamin, A. Gonzalez-Voyer, C. Vilà & M. Ebach. 2014. Neotropical diversification seen through glassfrogs. *Journal of Biogeography* 41:66-80.



- Castroviejo-Fisher, S., C. Vila, J. Ayarzagüena, M. Blanc & R. Ernst. 2011. Species diversity of *Hyalinobatrachium* glassfrogs (Amphibia: Centrolenidae) from the Guiana Shield, with the description of two new species. *Zootaxa* 3132:1-55.
- 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 glassfrogs. *Zootaxa* 1572:1-82.
- Coyne, J.A. & H.A. Orr. 2004. Speciation: a catalogue and critique of species concepts. Pp. 272-292. En A. Rosenberg & R. Arp (Eds.). *Philosophy of biology: an anthology*. Wiley-Blackwell, West Sussex, UK.
- Crawford, A.J. & A. Paz. 2017. Recolección de tejidos biológicos para análisis genéticos en anfibios. Pp. 1-33. En M.A. González & H. Arenas-Castro (Eds.). *Recolección de tejidos biológicos para análisis genéticos*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Davies, N.B. & T.R. Halliday. 1977. Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo*. *Nature* 269:56-58.
- Delia, J., A. Ramirez-Bautista & K. Summers. 2013. Parents adjust care in response to weather conditions and egg dehydration in a Neotropical glass frog. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:557-569.
- Delia, J., A. Ramirez-Bautista & K. Summers. 2014. Glassfrog embryos hatch early after parental desertion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20133237.
- Delia, J., D.F. Cisneros-Heredia, J. Whitney & R. Murrieta-Galindo. 2010. Observations on the Reproductive Behavior of a Neotropical Glassfrog, *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Anura: Centrolenidae) *South American Journal of Herpetology* 5:1-12.
- Delia, J., L. Bravo-Valencia & K.M. Warkentin. 2017. Patterns of parental care in Neotropical glassfrogs: fieldwork alters hypotheses of sex-role evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 30:898-914.
- Delia, J., L. Bravo-Valencia & K.M. Warkentin. 2020. The evolution of extended parental care in glassfrogs: Do egg clutch phenotypes mediate coevolution between the sexes? *Ecological Monographs* 90:3-e01411.
- Donnelly, M.A., C. Guyer, E.J. Juterbock & R.A. Alford. 1994. Pp. 277-284. Techniques for marking amphibians. En W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, M. S. Foster (Eds.), *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., USA.
- Duarte-Marín, S., M. Rada, M. Rivera-Correa, V. Caorsi, E. Barona, G. González-Durán & F. Vargas-Salinas. 2022. Tic, Tii and Trii calls: the advertisement call for eight glass frogs from Colombia and analysis of the structure of auditory signals in Centrolenidae. *Bioacoustics* 32:143-180.
- Dyson, M.L., S. Peter Henzi, T.R. Halliday & L. Barrett. 1998. Success breeds success in mating male reed frogs (*Hyperolius marmoratus*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265:1417-1421.
- Escalona, S.M.D., P. Ivo Simões, A. Gonzalez-Voyer & S. Castroviejo-Fisher. 2019. Neotropical frogs and mating songs: the evolution of advertisement calls in glassfrogs. *Journal of Evolutionary Biology* 32:163-176.
- Evans, J.P. & A.E. Magurran. 2000. Multiple benefits of multiple mating in guppies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:10074-10076.
- Fan, X.L., Z.H. Lin & X. Ji. 2013. Male size does not correlate with fertilization success in two bufonid toads that show size-assortative mating. *Current Zoology* 59:740-746.
- Ferner, J.W. 2010. Measuring and marking post-metamorphic amphibians. Pp. 123-141. En C.K. Dodd (Ed.). *Amphibian ecology and conservation: A handbook of techniques*, Oxford University Press, UK.
- Forsman, A. & M. Hagman. 2006. Calling is a honest indicator of paternal genetic quality in poison frogs. *Evolution* 60:2148-2157.
- Friedl, T.W. & G.M. Klump. 2005. Sexual selection in the lek-breeding European treefrog: body size, chorus attendance, random mating and good genes. *Animal Behaviour* 70:1141-1154.
- Frost, D.R. 2024. *Amphibian species of the world: an online reference*. American Museum of Natural History, New York. Version 6.1. <https://amphibiansoftheworld.amnh.org> [Consultado en febrero 2024]
- Gerhardt, H.C. & F. Huber. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions*. University of Chicago Press, Chicago, USA.





- Gómez-Murcia, D.A., M.M. Bedoya-Ospina, L.F. Arcila-Pérez & F. Vargas-Salinas. 2024. Nothing like home: Most males of *Espadarana prosoblepon* (Anura: Centrolenidae) exhibit homing to calling sites despite the availability of alternative suitable sites for calling and mating. *Ethology Ecology & Evolution* 36:70-85.
- González-Acosta, C., A. Amézquita & F. Vargas-Salinas. 2023. Variation in the advertisement call of the poison frog *Andinobates bombetes* relates with geographic distance between populations, but not with divergence in warning coloration. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 1-13.
- Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183-190.
- Goutte, S. 2023. Acoustic Communication in Anurans. Pp. 193-218. En G. Moreno-Rueda & M. Comas (Eds.). *Evolutionary Ecology of Amphibians*. CRC Press, Abingdon, UK.
- Goyes Vallejos, J., J. Gómez, A.D. Hernández-Figueroa, R. Vera & D.M. Green. 2021. Fertilization success suggests random pairing in frogs with regard to body size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 75:1-8.
- Goyes Vallejos, J., K. Ramirez-Soto. 2020. Causes of embryonic mortality in *Espadarana prosoblepon* (Anura: Centrolenidae) from Costa Rica. *Phyllomedusa* 19:83-92.
- Grafe, U.T. 1997. Costs and benefits of mate choice in the lek-breeding reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Animal Behaviour* 53:1103-1117.
- Greer, B.J. & K.D. Wells. 1980. Territorial and reproductive behavior of the tropical American frog *Centrolenella fleischmanni*. *Herpetologica* 36:318-326.
- Guevara-Molina, S.C. & F. Vargas-Salinas 2014. *Nymphargus grandisonae* (Anura: Centrolenidae). Reproductive behaviour. *Herpetological Bulletin* 128:29-30.
- Halliday, T. & M. Tejedo. 1995. Intrasexual selection and alternative mating behavior. Pp. 419-468. En H. Heatwole (Ed.). *Amphibian biology: Social behaviour*, Surrey Beatty, Chipping Norton, Australia.
- Howard, D.H. 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* 59:789-798.
- Hütter, C.R., S. Escobar-Lasso, J.A. Rojas-Morales, P.D.A. Gutiérrez-Cárdenas, H. Imba & J.M. Guayasamin. 2013a. The territoriality, vocalizations and aggressive interactions of the red-spotted glassfrog, *Nymphargus grandisonae*, Cochran and Goin, 1970 (Anura: Centrolenidae). *Journal of Natural History* 47:3011-3032.
- Hütter, C.R., J.M. Guayasamin, J.J. Wiens & A. Mooers. 2013b. Explaining Andean megadiversity: the evolutionary and ecological causes of glassfrog elevational richness patterns. *Ecology Letters* 16:1135-1144.
- IBM Corp. Released. 2019. IBM SPSS Statistics for Windows. Version 26.0. <https://www.ibm.com/es-es/products/spss-statistics> [Consultado en enero 2024]
- Jacobson, S.K. 1985. Reproductive behavior and male mating success in two species of glass frogs (Centrolenidae). *Herpetologica* 41:396-404.
- Krohn, A.R. & J. Voyles. 2014. A short note on the use of humeral spines in combat in *Espadarana prosoblepon* (Anura: Centrolenidae). *Alytes* 31:83-85.
- Kubicki, B. 2007. Ranas de vidrio de Costa Rica. Glass frogs of Costa Rica. Santo Domingo de Heredia: Editorial INBio. Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Llusia, D., R. Márquez, J.F. Beltrán, C. Moreira & J.P. Do Amaral. 2013. Environmental and social determinants of anuran lekking behavior: intraspecific variation in populations at thermal extremes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:493-511.
- Luyten, P.H. & N.R. Liley. 1985. Geographic variation in the sexual behaviour of the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). *Behaviour* 95:164-179.
- Mangold, A., K. Trenkwalder, M. Ringler, W. Höld & E. Ringler. 2015. Low reproductive skew despite high male-biased operational sex ratio in a glass frog with paternal care. *BMC Evolutionary Biology* 15:1-13.
- McCaffery, R. & K. Lips. 2013. Survival and abundance in males of the glass frog *Espadarana (Centrolene) prosoblepon* in central Panama. *Journal of Herpetology* 47:162-168.
- 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.



- Mendoza-Henao, A.M., K.R. Zamudio, J.M. Guayasamin, M Escalona & G. Parra-Olea. 2022. Environment rather than character displacement explains call evolution in glassfrogs. *Evolution* 7:355-369.
- Meuche, I., O. Brusa, K.E. Linsenmair, A. Keller & H. Pröhl. 2013. Only distance matters—non-choosy females in a poison frog population. *Frontiers in Zoology* 10:1-16.
- Montilla, S.O., L.F. Arcila-Pérez, M.P. Toro-Gómez, F. Vargas-Salinas & M. Rada. 2023. Multidisciplinary approach reveals a new species of glassfrog from Colombia (Anura: Centrolenidae: *Nymphargus*). *Zootaxa* 5271:1-48.
- Morrison, C. & J.M. Hero. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology* 72:270-279.
- Navarro-Salcedo, P., L.F. Arcila-Pérez, J.L. González-Pérez, L.A. Rueda-Solano, M. Rada & F. Vargas-Salinas. 2022. Sex difference in homing: males but not females return home despite offspring mortality in *Ikakogi tayrona*, a glassfrog with prolonged maternal care. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 76:1-13.
- Navarro-Salcedo, P., S. Duarte-Marín, M. Rada & F. Vargas-Salinas. 2021. Parental status is related to homing motivation in males of the glassfrog *Centrolene savagei*. *Ethology Ecology and Evolution* 33:528-542.
- Noronha, J.D.C.D. & D.D.J. Rodrigues. 2018. Reproductive behaviour of the glass frog *Hyalinobatrachium cappellei* (Anura: Centrolenidae) in the Southern Amazon. *Journal of Natural History* 52:207-224.
- Ortiz-Ross, X., Thompson, M. E., Salicetti-Nelson, E., Vargas-Ramírez, O., & Donnelly, M. A. 2020. Oviposition Site Selection in Three Glass Frog Species. *Copeia* 108:333 -340.
- Ospina-L, A.M., J.A. Rios-Soto & F. Vargas-Salinas. 2017. Size, endurance or parental care performance? Male-male competition, female choice, and non-random mating pattern in the glassfrog *Centrolene savagei*. *Copeia* 105:575-583.
- Ospina-L, A.M., P.A. Navarro-Salcedo, J.A. Rios-Soto, S. Duarte-Marín & F. Vargas-Salinas. 2020. Temporal patterns, benefits, and defensive behaviours associated with male parental care in the glassfrog *Centrolene savagei*. *Ethology Ecology and Evolution* 32:162-174.
- Owen, P.C. & J.K.Tucker. 2006. Courtship calls and behavior in two species of chorus frogs, genus *Pseudacris* (Anura: Hylidae). *Copeia* 2006:137-144.
- Parker, G.A. 1982. Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the maintenance of two sexes. *Journal of Theoretical Biology* 96:281-294.
- Pettitt, B.A., G.R. Bourne & M.A. Bee. 2020. Females prefer the calls of better fathers in a Neotropical frog with biparental care. *Behavioral Ecology* 31:152-163.
- Pough, F.H., W.E. Magnusson, M.J. Ryan, K.D. Wells & T.L. Taigen. 1992. Behavioral energetics. Pp. 395-436. En E. Feder, W. W. Burggren (Eds.). *Environmental Physiology of the Amphibians*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Prado-Sañudo, M.L., A. Giraldo & W. Bolivar-Garcia. 2018. Parental attendance and site selection of *Centrolene savagei* (Ruiz and Lynch 1991) in the western and central Andes of Colombia. *Herpetology Notes* 11:293-299.
- Pröhl, H. 2003. Variation in male calling behaviour and relation to male mating success in the strawberry poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Ethology* 109:273-290.
- Pröhl, H., S. Hagemann, J. Karsch & G. Hobel. 2007. Geographic variation in male sexual signals in strawberry poison frogs (*Dendrobates pumilio*). *Ethology* 113:825-837.
- R Development Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Versión 4.3.0. <https://www.r-project.org/> [Consultado en febrero 2024].
- Rada, M., P.H. Dos Santos-Dias, J.L. Pérez-González, L.A. Rueda-Solano, M. Anganoy-Criollo, M.A. Pinto, L.R. Mejía-Quintero, F. Vargas-Salinas & T. Grant 2019. The poverty of adult morphology: bioacoustics, genetics, and internal tadpole morphology reveal a new species of glassfrog (Anura: Centrolenidae: *Ikakogi*) from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Plos One* 14:e0215349.
- Rios-Soto, J., A.M. Ospina-L & F. Vargas-Salinas. 2017a. The advertisement call and notes of the reproductive ecology of the glassfrog "*Centrolene*" *quindianum* (Anura: Centrolenidae). *South American Journal of Herpetology* 12:117-127.
- Rios-Soto, J., A.M. Ospina-L, M.C. Basto-Riascos, J. López-Caro & F. Vargas-Salinas. 2017b. Description of the distress call in *Espadarana prosoblepon* and the post-amplexus vocal display in



- Centrolene savagei* (Anura: Centrolenidae). Herpetology Notes 10:27-29.
- Robertson, J.G.M. 1990. Female choice increases fertilization success in the Australian frog, *Uperoleia laevigata*. Animal Behavior 39:639-645.
- Rojas-Montoya, M., Y. López-Aguirre, C. González-Acosta & F. Vargas-Salinas. 2024. Repertorio de señales acústicas en la rana de cristal *Hyalinobatrachium tatayoi* (Anura: Centrolenidae). Revista Latinoamericana de Herpetología 7:747-60.
- Rosenthal, G.G. 2017. Mate choice: the evolution of sexual decision making from microbes to humans. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Salazar-Nicholls, M.J. & E.M Del Pino. 2015. Early development of the glass frogs *Hyalinobatrachium fleischmanni* and *Espadarana callistomma* (Anura: Centrolenidae) from cleavage to tadpole hatching. Amphibian & Reptile Conservation 8:89-106.
- Schlupp, I. 2021. Male choice, female competition, and female ornaments in sexual selection. Oxford University Press, Oxford, Oxfordshire, UK.
- Schulte, L.M., A. Martel, R. Cruz-Elizalde, A. Ramírez-Bautista & F. Bossuyt. 2021. Love bites: male frogs (*Plectrohyla*, Hylidae) use teeth scratching to deliver sodefrin precursor-like factors to females during amplexus. Frontiers in Zoology 18:1-14.
- Silverstone, P.A. 1973. Observations on the behavior and ecology of a colombian poison-arrow frog the kôkoé-Pá (*Dendrobates histrionicus* Berthold). Herpetologica 29:295-301.
- Souza, J.R., I.L. Kaefer & A.P. Lima. 2021. Calling activity determines male mating success in a territorial frog with parental care. Ethology 127:359-365.
- Sullivan, B.K., M.J. Ryan & P.A. Verrell. 1995. Female choice and mating system structure. Pp. 469-517. En H. Heatwole (Ed.), Amphibian Biology: Social behaviour, Surrey Beatty, Chipping Norton, Australia.
- Taboada, C., J. Delia, M. Chen, C. Ma, X. Peng, X. Zhu, L. Jiang, T. Vu, Q. Zhou & J. Yao. 2022. Glassfrogs conceal blood in their liver to maintain transparency. Science 378:1315-1320.
- Torres-Gastello, C.P., J. Suárez-Segovia & D.F. Cisneros-Heredia. 2007. *Cochranella erminea*, a new species of Centrolenidae (Amphibia: Anura: Athesphatanura) from Amazonian Peru. Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series 176:1-12.
- Townsend, D.S. & M.M. Stewart. 1986. Courtship and mating behavior of a Puerto Rican frog, *Eleutherodactylus coqui*. Herpetologica 42:165-170.
- Valencia-Aguilar, A., E. Ringler, S. Lüpold, J.M. Guayasamin & C.P.A. Prado. 2024. Evolutionary trade-offs between testes size and parenting in Neotropical glassfrogs. Proceedings of the Royal Society B 291:20240054.
- Valencia-Aguilar, A., J.M. Guayasamin & C.P. Prado 2021. Alloparental care in glassfrogs: males care for unrelated clutches only when associated with their own. Scientific Reports 11:1386.
- Valencia-Aguilar, A., K.R. Zamudio, C.F. Haddad, S.M. Bogdanowicz & C.P. Prado. 2020. Show me your care: female mate choice based on egg attendance rather than male or territorial traits. Behavioral Ecology 31:1054-1064.
- Vargas-Salinas, F., A. Quintero-Ángel, D. Osorio-Domínguez, J.A. Rojas-Morales, S. Escobar-Lasso, P.D.A. Gutiérrez-Cárdenas, M. Rivera-Correa & A. Amézquita. 2014. Breeding and parental behavior in the glassfrog *Centrolene savagei*. Journal of Natural History 48:1689-1705.
- Velásquez, N.A. 2014. Geographic variation in acoustic communication in anurans and its neuroethological implications. Journal of Physiology-Paris 108:167-173.
- Villegas-Mora, D., S. Muñoz-Acevedo, E.C. Guevara-Molina & F. Vargas-Salinas. 2020. Phenology and mortality of embryos in a Colombian population of *Nymphargus grandisonae* (Centrolenidae). Phyllomedusa 19:225-241.
- Vockenhuber, E.A, W. Hödl & A. Amézquita. 2009. Glassy Fathers Do Matter: Egg Attendance Enhances Embryonic Survivorship in the Glass Frog *Hyalinobatrachium valerioi*. Journal of Herpetology 43:340-344.
- Vockenhuber, E.A., W. Hödl & U. Karpfen. 2008. Reproductive behaviour of the glass frog *Hyalinobatrachium valerioi* (Anura: Centrolenidae) at the tropical stream Quebrada Negra (La Gamba, Costa Rica). Stapfia 88:335-348.
- Wells, K.D. 2007. The Ecology and Behavior of Amphibians, University of Chicago Press, Chicago, USA.





Wells, K.D. & J.J. Schwartz. 1982. The effect of vegetation on the propagation of calls in the Neotropical frog *Centrolenella fleischmanni*. *Herpetologica* 38:449-455.

Wells, K.D. 2001. The energetics of calling frogs. Pp. 45-60. En M.J. Ryan (Ed.). *Anuran communication*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C, USA.

Whitlock, M.C. & D. Schuler 2014. *The analysis of biological data*. Second edition. Roberts and Company Publisher, Greenwood Village, Colorado, USA.

Wilczynski, W. & M.J. Ryan. 1999. Geographic variation in animal communication systems. Pp. 234-261. En S.A. Foster & J.A. Endler (Eds.). *Geographic variation in behavior*. Oxford University Press, New York, New York, USA.

Zamudio, R.K., R.C. Bell, R.C. Nali. C.F.B. Haddad & C.P.A. Prado. 2016. Polyandry, Predation, and the Evolution of Frog Reproductive Modes. *The American Naturalist* 188:S41-S61.

Weather Spark. 2023. Weather Spark: Climate and Average Weather Year Round in La Tebaida, Colombia (Data base). <https://weatherspark.com/y/22438/Average-Weather-in-La-Tebaida-Colombia-Year-Round> [Consultado diciembre 2023]

Worldclim. 2023. Global climate and weather. Versión 2.1. <https://www.worldclim.org/> [Consultado en diciembre 2023]

Zina, J. & C.F. Haddad. 2005. Reproductive activity and vocalizations of *Leptodactylus labyrinthicus* (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 5:119-129.



## APÉNDICES

**Appendix 1.** Video of a male glass frog *H. tatayoi* (Snout-vent length = 24.98 mm) emitting courtship and advertisement calls to a female (Snout-vent length = 24.11 mm). Note that the female approached the male and made physical contact with him on several occasions, however, the male did not exhibit any attempt to clasp her. Recorded on 30 September 2022.

**Apéndice 1.** Video de un macho de la rana de cristal *H. tatayoi* (Longitud Hocico-Cloaca = 24.98 mm) emitiendo cantos de anuncio y de cortejo a una hembra (Longitud Hocico-Cloaca = 24.11 mm). Nótese que la hembra se acerca al macho y realiza contacto físico en varias ocasiones, sin embargo, el macho no exhibió ningún intento por amplexarla. Grabación realizada el 30 de septiembre de 2022..

<https://youtu.be/pkpfNoLSkNQ>

**Appendix 2.1** Values of morphological and reproductive characteristics in males of the glass frog *Hyalinobatrachium tatayoi*. Body size was recorded as Snout-vent length (SVL) in millimeters (mm) and individual weight was recorded in grams (g). The average height of substrate in which the male was recorded is in meters (m). When applicable, the characteristic is presented as a mean value followed by the range in parentheses. The asterisk (\*) symbol in some cells of the variable "altura de sustrato" refers to those males (N=8) for which the substrate height was not recorded in some of their entries; in these cases, for the lineal mixed model analysis we replaced the missing information with the average substrate height value obtained from other recordings for the same male.

**Apéndice 2.1.** Valores de características morfológicas y reproductivas en machos de la rana de cristal *Hyalinobatrachium tatayoi*. El tamaño corporal se registró como la longitud hocico-cloaca (LHC) en milímetros (mm) y el peso del individuo se registró en gramos (g). La altura del sustrato en el cual el macho fue registrado se presenta en metros (m). Cuando aplica, la característica se presenta como valor promedio seguido del rango en paréntesis. El símbolo de asterisco (\*) en algunas celdas de la variable "altura de sustrato" hace referencia a aquellos machos (N= 8) a los cuales, en alguno de sus registros no anotamos la altura del sustrato; en estos casos, para el análisis del modelo lineal mixto reemplazamos el vacío de información con el valor promedio de altura de sustrato obtenido a partir de otros registros para el mismo macho.

Código (ID) del macho	Número de hembras amplexadas	Número de registros	Tamaño corporal	Peso	Altura de sustrato
1	0	1	22.02	0.56	2.1
2	1	4	21.64	0.55 (0.50 - 0.58)	1.56 (0.5 - 2.12)
3	4	9	24.50 (24.01 - 24.99)	0.64 (0.56 - 0.70)	1.41 (0.35 - 2.85)
4	3	10	22.88	0.67 (0.60 - 0.75)	1.68 (1.0 - 2.5)



Código (ID) del macho	Número de hembras amplexadas	Número de registros	Tamaño corporal	Peso	Altura de sustrato
5	2	5	23.9	0.64 (0.52 - 0.75)	1.80 (0.78 - 2.9)*
6	0	1	24.91	0.76	1.43
7	1	6	23.05 (22.20 - 23.90)	0.62 (0.52 - 0.70)	2.32 (1.65 - 3.3)*
8	2	6	24.98	0.73 (0.64 - 0.90)	1.58 (0.6 - 2.18)
9	0	1	22.9	0.62	1.26
10	0	3	23.91	0.64 (0.61 - 0.69)	2.22 (1.93 - 2.50)*
11	0	4	23.98	0.74 (0.66 - 0.80)	2.31 (1.65 - 2.90)
12	0	2	22.87 (21.44 - 24.30)	0.63 (0.60 - 0.65)	1.41 (1.0 - 1.82)
13	1	4	22.9	0.67 (0.59 - 0.75)	1.88 (0.70 - 3.50)
14	1	3	23.45 (22.89 - 24.0)	0.71 (0.68 - 0.76)	0.99 (0.40 - 1.75)
15	0	1	22.81	0.66	1.34
16	1	5	22.16	0.68 (0.64 - 0.71)	1.75 (1.10 - 2.20)
17	0	2	21.87	0.64 (0.63 - 0.64)	1.70 (1.3 - 2.1)
18	0	1	21.44	0.68	2
19	0	1	23.62	0.66	3.2
20	0	2	21.56	0.64 (0.60 - 0.67)	1.09 (0.67 - 1.51)
21	1	5	22.1	0.64 (0.60 - 0.73)	1.06 (0.17 - 1.82)*
22	0	8	22.65	0.67 (0.59 - 0.72)	1.60 (0.93 - 2.50)
23	0	2	22.57	0.67 (0.64-0.69)	0.76 (0.57 - 0.94)
24	2	5	23.5	0.69	1.82
25	0	1	22.1	0.61	1.5
26	1	2	22.9	0.63	1.85
27	1	3	23.9	0.65 (0.60 - 0.72)	1.37 (0.9 - 1.85)
28	1	3	23.91	0.78 (0.69 - 0.87)	1.80 (0.3 - 3.3)
29	3	9	22.91	0.60 (0.53 - 0.70)	2.03 (1.1 - 3.01)*
30	0	1	23.12	0.68	1.54
31	0	1	23.45	0.73	0.88
32	0	1	23.45	0.66	2.5
33	0	1	21.52	0.61	1.7
34	0	1	24.75	0.67	2.19
35	2	4	22.1	0.64 (0.55 - 0.72)	2.48 (2.2 - 3.0)
36	3	5	21.38 (20.95 - 21.81)	0.67 (0.59 - 0.77)	1.68 (1.2 - 2.04)
37	1	6	23.09	0.67 (0.53 - 0.72)	1.33 (0.57 - 2.15)
38	1	3	21.89	0.69 (0.66-0.72)	0.65 (0.0 - 1.75)

Código (ID) del macho	Número de hembras amplexadas	Número de registros	Tamaño corporal	Peso	Altura de sustrato
39	1	2	21,85	0.65	1.13 (0.6 - 1.66)
40	0	1	23	0.7	2.3
41	3	6	22.1	0.64 (0.58 - 0.66)	1.75 (0.4 - 2.89)
42	2	4	22.78	0.72 (0.66 - 0.78)	2.30 (1.8 - 2.9)
43	0	1	21.21	0.6	1.7
44	0	3	22.5	0.67 (0.61 - 0.71)	1.75 (1.12 - 2.25)
45	0	1	23.83	0.8	0.72
46	2	2	21.59	0.59 (0.55 - 0.62)	2.65 (1.8 - 3.5)
47	0	1	20.91	0.69	1.03
48	0	2	22.58	0.72 (0.70 - 0.74)	3.20 (3.1-3.3)
49	0	1	21.88	0.65	1.2
50	0	2	22.43	0.63 (0.60 - 0.66)	2.53 (1.30 - 3.75)
51	0	1	21.7	0.65	1.4
52	0	2	22.32	0.73 (0.72 - 0.74)	0.95 (0.90 - 1.0)
53	0	2	20.49	0.66 (0.63 - 0.68)	2.30*
54	0	3	23.83	0.67 (0.60 - 0.71)	1.89 (1.40 - 2.59)
55	6	8	21.94	0.62 (0.49 - 0.71)	2.19 (1.10 - 3.50)*
56	1	8	22.69 (21.64 - 23.74)	0.64 (0.56-0.74)	1.00 (0.5 - 1.59)
57	1	4	22.52	0.66 (0.62 - 0.71)	1.22 (0.25 - 3.56)
58	4	4	21.9	0.64 (0.60 - 0.69)	1.68 (0.70 - 2.78)
59	1	3	20.8	0.57 (0.50 - 0.61)	1.00 (0.0-2.0)*
60	4	6	24.2	0.57 (0.5 - 0.61)	1.25 (1.0 - 1.49)
61	0	1	23.4	0.64	0
62	0	1	22.29	0.69	2.8
63	0	1	23.41	0.69	1.9
64	0	1	24.38	0.58	1.98
65	0	1	23.82	0.6	3.1
66	1	1	22.34	0.68	1.85
67	4	9	24.38	0.68 (0.61 - 0.72)	1.96 (1.25 - 3.23)
68	1	3	22.49	0.61 (0.58 - 0.66)	1.58 (1.49 - 1.76)
69	0	1	23.37	0.58	2.6
70	0	1	23.55	0.61	0.7
71	1	4	24.03	0.67 (0.58 - 0.76)	1.68 (1.5 - 2.6)
72	1	4	22.44	0.65 (0.61-0.71)	1.65 (1.13-1.95)



Código (ID) del macho	Número de hembras amplexadas	Número de registros	Tamaño corporal	Peso	Altura de sustrato
73	1	1	23.01	0.77	3.17
74	0	3	21.29	0.50 (0.44-0.58)	1.75 (1.36-2.3)
75	1	3	22.97	0.63 (0.61-0.64)	1.86 (1.2-2.29)
76	0	1	21.94	0.61	1.84
77	0	2	22.12	0.62 (0.56-0.68)	1.80 (0.4-3.2)
78	0	2	22.57	0.67 (0.65-0.69)	2.05 (2-2.1)
79	1	2	22.71	0.69 (0.64-0.73)	2.04 (1.87-2.21)
80	3	4	20.97	0.55 (0.48-0.59)	2.87 (1.54-4)
81	0	2	21.05	0.57 (0.53-0.61)	2.06 (1.97-2.15)
82	1	1	20.7	0.59	3.21
83	0	1	20.84	0.57	1.88
84	0	1	21.76	0.51	0.43
85	0	1	22.24	0.75	4

**Appendix 2.2** Values of morphological and reproductive characteristics in females of the glass frog *Hyalinobatrachium tatayoi*. Body size was recorded as Snout-vent length (SVL) in millimeters (mm) and individual weight was recorded in grams (g). The height at which an individual was recorded is presented in meters (m). When applicable, the characteristic is presented as a mean value followed by the range in parentheses.

**Apéndice 2.2.** Valores de características morfológicas y reproductivas en hembras de la rana de cristal *Hyalinobatrachium tatayoi*. El tamaño corporal se registró como la longitud hocico-cloaca (LHC) en milímetros (mm) y el peso del individuo se registró en gramos (g). La altura de sustrato en la cual un individuo fue registrado se presenta en metros (m). Cuando aplica, la característica se presenta como valor promedio seguido del rango en paréntesis.

Código (ID) de hembra	Número de amplexos	Número de registros	Tamaño corporal	Peso	Altura de sustrato
1	1	1	24	0.73	2
2	1	1	23.91	0.9	3.3
3	1	1	22.9	0.85	2
4	2	3	24.11	0.85 (0.82 - 0.92)	0.48 (0.40 - 0.60)
5	1	1	24.1	0.87	1
6	2	2	23.83 (23.74 - 23.92)	0.79 (0.74 - 0.84)	1.85 (0.20 - 3.50)
7	1	1	22.89	0.76	0.6
8	0	1	24.1	0.96	2.3
9	0	1	23.91	0.79	2.3
10	0	1	22.2	0.84	1.7
11	0	1	23.1	0.76	NA
12	0	1	24.98	0.84	1.3
13	2	3	23.74	0.90 (0.84 - 0.96)	1.13 (0.65 - 1.60)



Código (ID) de hembra	Número de amplexos	Número de registros	Tamaño corporal	Peso	Altura de sustrato
14	1	1	23.11	0.83	1.8
15	1	1	23.61	0.89	1
16	2	2	24.87	0.90 (0.88 - 0.92)	1.69 (1.40 - 1.97)
17	1	1	24.12	0.96	1.8
18	0	1	23.31	0.8	2
19	2	2	21.89	0.79 (0.77 - 0.81)	1.49 (1.10 - 1.87)
20	0	1	22.49	0.69	1.75
21	1	1	23.67	0.88	2.6
22	1	1	23.35	0.88	1.45
23	1	1	24.51	0.96	1.72
24	1	1	22.03	0.85	1.75
25	1	1	23.24	0.93	1.75
26	2	2	24.4	0.85 (0.81 - 0.89)	3.40 (3.30 - 3.50)
27	1	1	24.41	1.05	2.9
28	1	1	23.31	0.98	1.3
29	1	1	23.98	1.03	2.12
30	1	1	23.98	0.91	0.6
31	1	1	23.28	0.83	2.78
32	1	2	22.44	0.76	2.99 (2.80 - 3.17)
33	1	1	24.02	0.91	1.25
34	0	1	23.25	0.83	1.71
35	2	2	24.86	0.98 (0.95 - 1.00)	1.97 (1.78 - 2.16)
36	1	2	23.9	0.91 (0.89 - 0.93)	2.50 (2.27 - 2.73)
37	1	2	23.9	0.88 (0.87 - 0.88)	1.85 (1.70 - 2.00)
38	0	1	25.93	0.93	1.4
39	2	2	23.99 (22.95 - 25.03)	0.77 (0.73 - 0.80)	1.35 (1.20 - 1.49)
40	0	1	24.27	0.81	1.45
41	1	1	24.51	0.98	1.85
42	1	1	24.61	0.9	1.5
43	1	1	23.86	0.96	1.53
44	0	2	24.47	0.92 (0.86 - 0.97)	1.79 (1.40 - 2.17)
45	2	3	23.99	0.90 (0.73 - 0.99)	1.89 (1.83 - 2.00)
46	0	1	24.17	0.98	1.65
47	1	1	22.86	0.87	1.05

Código (ID) de hembra	Número de amplexos	Número de registros	Tamaño corporal	Peso	Altura de sustrato
48	1	1	23.67	0.9	2.04
49	1	1	25.89	0.98	0.35
50	2	2	23.8	0.83 (0.79 - 0.86)	1.83 (1.32 - 2.33)
51	1	2	25.89	1.03 (0.99 - 1.06)	1.27 (1.06 - 1.27)
52	0	1	23.84	0.78	1.1
53	1	2	24.48	0.75 (0.65 - 0.84)	0.83 (0.34 - 1.32)
54	0	1	23.49	0.8	1.37
55	0	1	24.49	1.04	3.1
56	1	1	23.55	0.9	1.6
57	1	1	24	1.3	1.72
58	0	1	22.47	0.89	1.82
59	1	1	22.58	1.03	1.76
60	1	1	23.24	0.98	1.86
61	1	1	23.72	0.86	2.07
62	0	1	21.5	0.76	0.4
63	1	1	25.77	1.03	0.4
64	1	1	23.44	0.83	0.4
65	1	1	24.45	0.94	0.7
66	1	1	21.7	0.71	2.21
67	0	1	22.57	0.75	1.7
68	1	1	23.21	0.83	2.1
69	1	1	22.65	0.84	2.18
70	1	1	24.98	1.02	2.04
71	0	1	22.17	0.73	0.44
72	1	1	23.78	1.06	2.02
73	0	1	23.67	0.91	1.11
74	1	1	24.02	0.88	1.54
75	0	1	24.52	1.03	2.13
76	0	1	24.06	1.03	1.54
77	0	1	23.55	0.79	2.02
78	1	1	24.34	0.82	2.2
79	1	1	23.46	0.88	1.99
80	0	1	24.27	0.89	1.5
81	1	1	23.46	1.02	1
82	1	1	22.9	0.84	1.1



Código (ID) de hembra	Número de amplexos	Número de registros	Tamaño corporal	Peso	Altura de sustrato
83	1	1	24.01	1	3.21
84	0	1	23.98	0.84	2.8
85	1	1	23.41	0.83	4
86	1	1	22.97	0.86	2.29
87	1	1	23.02	0.98	1.5
88	0	1	23.04	1.04	2.27
89	1	1	24.91	0.98	2

