

## CAPITULO IV. Bioacústica: Estudio comparado de las llamadas de apareamiento de las especies ibéricas de *Alytes*

### IMPORTANCIA DE LAS VOCALIZACIONES DE LOS ANUROS

La función primaria de la llamada de anuncio es la de facilitar el encuentro de la pareja. Existen algunos estudios sobre la adaptación de la llamada a las características del medio acústico, en los casos extremos pueden llevar a la atrofia de los órganos acústicos en aquellas especies que no utilizan el sonido (v. g. el bufónido *Atelopus*). Por otro lado hay una cierta diferencia entre las ranas más acuáticas que han de cantar bajo el agua como los pípidos, y el resto de los anuros. En cuanto al medio físico más habitual, el aire, no son simples las relaciones que hay entre sus características (altura del suelo de la emisión, vegetación, utilización de estructuras externas como cajas de resonancia o pantallas para dirigir el sonido etc...). Los artículos de Marten & Marler (1977), Marten et al. (1977), y Wiley & Richards (1978; 1982), dan idea de la complejidad de las relaciones. Los problemas de competencia interespecífica por las ondas sonoras se han considerado sobretodo en las comunidades acústicas de las selvas tropicales, las más ricas en anuros. En general se observa la previsible distribución en frecuencia y tiempo de llamada para evitar la competencia con otras especies (ej. Drewry & Rand 1983).

Desde el punto de vista puramente taxonómico, aparte de los estudios sobre híbridos previamente mencionados, se han tratado de superponer los árboles filogenéticos tradicionales, basados en morfología o bioquímica con aquellos resultantes de las comparaciones de las vocalizaciones. Duellman (1970) encontró que no es siempre perfecta esta superposición con los hílidos de América Central, pero Tandy & Keith (1972) encontraron una significativa similitud para los bufónidos africanos. En general se puede pensar que, dada la plasticidad obvia de las llamadas (si se compara con los componentes morfológicos o enzimáticos) las vocalizaciones son más útiles para comparar grupos taxonómicos cercanos (poblaciones, especies, géneros) que niveles taxonómicos superiores (Martin 1972; Straughan 1973).

Una mención honorífica que tienen las vocalizaciones de los anuros es que constituyen el ejemplo más claro del debatido concepto de evolución del desplazamiento de carácter reproductivo (reproductive character displacement). Este concepto teórico, predice que, tras un fenómeno de especiación por separación geográfica de dos sectores de una especie, si existe una zona de contacto secundario entre las dos especies de reciente creación, se desarrollarían mecanismos de aislamiento pre-cópula, que evitarán la hibridación. La variación de las llamadas en las zonas de simpatria fue demostrado en el caso del complejo de hílidos *Pseudoacris nigrita* por Fouquette (1975).

#### Tipos de vocalizaciones de Anuros

Los sonidos producidos por los anuros se pueden clasificar en base al contexto en el que son emitidos. La clasificación más habitual es la siguiente (Wells 1977; Littlejohn 1977).

#### Llamada de liberación (Release Call).

Sonido emitido por un macho o hembra no receptiva cuando un macho les "abraza amorosamente" (entra en amplexus). Suele ser un sonido poco intenso, a veces acompañado por una vibración corporal. A veces no hay sonido, tan solo la vibración.

#### Llamada de peligro (Distress Call)

Emitida por machos o hembras al ser molestados por un presunto depredador (v. g. cogidos por la mano de un herpetólogo). Su utilidad pudiera ser la de sorprender al depredador o avisar a los demás.

#### Llamada de contestación (Reciprocation Call)

Emitida por la hembra, generalmente a corta distancia. Sólo ha sido descrita en dos géneros de anuros, un sapo mexicano *Tomodactylus* sp. (Leptodactylidae), y en los sapos parteros (*Alytes* spp. (Discoglossidae) (Heinzmann 1970).

#### Llamadas de anuncio o de apareamiento (Advertisement Call)

Son emitidas por los machos, y sus objetivos principales son el de atraer hembras y el de avisar a otros machos de la presencia del emisor. Suelen ser las vocalizaciones de mayor volumen (intensidad), o sea las que se pueden escuchar generalmente en el campo. Esta categoría de sonidos puede subdividirse en algunas especies en tres tipos: llamada de cortejo, llamada territorial, y llamada de encuentro entre macho y hembra.

Este tipo de vocalización es sobre la que se han concentrado la mayoría de los estudios. Capránica (1976) es probablemente el mayor especialista en neuroetología de anfibios hoy en día (por ejemplo CAPRANICA et al. 1983). Sus experimentos controlando las tasas de excitación de neuronas han permitido descomponer las vocalizaciones de algunas especies y han demostrado que hay partes de la llamada que afectan más que otras, o sea que las llamadas pueden tener un mínimo de estructura interna. El caso probablemente mas conocido es el de la llamada "co-qui" de la rana puertorriqueña *Eleutherodactylus coqui* (Leptodactylidae) en la que el "co" de la llamada afecta mas a los machos, y la "qui" sirve como atracción de las hembras (Narins & Capranica 1976, 1978).

Por razones obvias la llamada de apareamiento es típica de una especie y puede ser un importante mecanismo de aislamiento pre-cópula. Se ha demostrado que en especies simpátridas muy cercanas filogenéticamente se evita la hibridación al distinguir las hembras entre las llamadas de las dos especies, por ejemplo dos especies de *Bufo* en Norte América (Blair 1956), y con un "complejo" de especies del género *Crinia* en Australia (Littlejohn 1959; Littlejohn & Watson 1976, 1985). Las bases genéticas de la llamada de apareamiento fueron evidenciadas por Zweifel (1968) con las dos especies de *Bufo* norteamericano y (Gerhardt et al. 1980) con dos especies de *Hyla* en Norte América cuyos híbridos presentaban llamadas intermedias, distintas de las de las dos especies.

Un fenómeno que se suele utilizar es el de la fonotaxis positiva, o sea el fenómeno de atracción de las hembras hacia la llamada del macho. En la mayoría de los anuros la hembra utiliza únicamente esta información acústica para encontrar al macho. Por consiguiente, de existir algún tipo de selección de pareja se podría investigar presentando a la hembra grabaciones para que esta se dirija hacia una u otra. Estos test han sido una herramienta de trabajo excepcional para determinar el grado de atracción de las llamadas de híbridos y es su utilidad se ha vuelto aún mayor si se considera que la síntesis de sonidos por computadora es hoy en día posible y permite controlar perfectamente las características de las alternativas presentadas a las hembras (v.g. Ryan 1985, Arak 1988a, b).

La función de territorialidad de la llamada se observa más a menudo en las especies o poblaciones con épocas de reproducción prolongadas. En aquellas con características explosivas no es tan factible el defender el territorio dada la premura de las circunstancias.

La estructura de los coros de machos cantando ha sido estudiada en algunas especies detectándose machos líderes que tienden a comenzar el canto (Paillete 1976), y algunos niveles de organización como machos satélites etc...

En cuanto a los costes de la llamada, los costes energéticos directos se pueden hacer en laboratorio situando al animal emisor en un respirómetro (Wells & Taigen 1986, 1989). McGiven (1988) recientemente demostró que existía una correlación negativa entre el tiempo que los machos pasaban cantando y el crecimiento de los mismos en una especie de hílido. No obstante, los costes más realistas son probablemente el "opportunity cost" o sea lo que el macho deja de hacer mientras está cantando, y el riesgo de depredación, que aumentaría para aquellos depredadores que localicen a su presa por el oído como las rapaces nocturnas y los mamíferos (ej. Ryan et al. 1981, Ryan 1985).

### **Vocalizaciones de *A. obstetricans*, *A. cisternasii* y *A. sp.* de las sierras Béticas.**

Existen estudios descriptivos publicados sobre las características de las vocalizaciones de las dos especies generalmente reconocidas de sapos parteros presentes en la Península Ibérica (CRESPO 1981, CRESPO ET AL 1989, HEINZMANN 1970, MARQUEZ & VERRELL 1991). Estas especies forman parte del reducido grupo de especies de anuros para las que se ha descrito un canto de cortejo para la hembra. Los únicos otros casos descritos hasta la fecha son los de algunas especies del género *Tomodactylus* en México (DIXON 1957) y dos especies de pelobátidos de Italia (ANDREONE & PIAZZA 1990) y España (LIZANA et al. 1993, MARQUEZ et al. 1991). Se ha descrito así mismo el repertorio completo de las vocalizaciones de *A. obstetricans* (HEINZMANN 1970). Estas incluyen sonidos de suelta, de socorro (distress), dos tipos de llamadas de apareamiento de los machos, y la llamada de cortejo emitida por la hembra. No obstante, las llamadas de apareamiento de los machos constituyen probablemente el medio más importante para facilitar la localización de la pareja. Por consiguiente, la presión selectiva sobre estos es considerable y cualquier variación sobre el mismo puede tener consecuencias a nivel de aislamiento entre poblaciones. Además, su mayor intensidad (volumen) y consiguiente difusión en el aire hace del canto de apareamiento el objetivo adecuado para centrar los esfuerzos a la hora de realizar los análisis acústicos.

Aunque a nivel específico sí que han sido descritas, las características poblacionales de las llamadas de apareamiento de los Alytes solo han sido descritas para dos poblaciones, una de *A. obstetricans* y una de *A. cisternasii* (MARQUEZ 1990). El tener una idea de la distribución poblacional de los distintos parámetros acústicos es esencial para poder caracterizar la variabilidad intrapoblacional y por consiguiente, para determinar el nivel de discriminación (entre especies, poblaciones o individuos) que cada uno de los parámetros puede aportar. En este trabajo se completan las descripciones con las de dos poblaciones de *A. obstetricans* (Gredos en Avila y Aliste en Zamora) (Fig 1) y con las de la nueva especie de Alytes de las Sierras Béticas. Para este último caso se utilizó el conjunto de muestras sonoras provenientes de ejemplares grabados en distintas localidades, al no haber suficiente número de muestras de una localidad específica. Por consiguiente queda por ser completado el estudio interpoblacional dentro de esta nueva especie de sapo partero.

Mapa grabaciones RMMO

FIG METODOLOGIA RMMO

### **Metodología de las grabaciones**

Los cantos son obtenidos en la naturaleza. Las grabaciones se efectúan con un equipo portátil profesional de grabación (Marantz PMD 221 o Sony WM D3) equipados con micrófonos direccionales (Senheiser ME 80 o Audio-Technica ATR555). Tras una cautelosa aproximación, el ejemplar grabado es localizado visualmente, y es capturado. Se registra su temperatura cloacal con un termómetro termopar Fluke K. 52. La longitud total (de hocico a ischium) es tomada con la ayuda de un calibre y el peso del ejemplar se determina con un dinamómetro (Pesola, precisión 0.25 g.) o con una balanza electrónica portátil (precisión +1 mg).

### **Metodología de los análisis bioacústicos**

Los sonidos son digitalizados con el sistema Sound Tools (versión 2.02) y un ordenador Macintosh IIfx. La frecuencia de muestreo es de 44.1 KHz. Los archivos numéricos son analizados para obtener datos estadísticos sobre las características espectrales y temporales con el programa Signalyze. Este programa se utiliza así mismo para generar los oscilogramas y audiospectrogramas para la descripción gráfica de los sonidos (Fig. 2). Las medidas temporales se obtienen a través de la lectura directa de los oscilogramas con una precisión superior a + 0.5 ms. Las medidas espectrales se obtienen a través de una transformación rápida de Fourier (FFT) con anchura de 1024 puntos y resolución máxima de 22 Hz. De cada ejemplar se analizaron entre 2 y 28 llamadas.

(5 llamadas RMMO Resultados)

### **Comportamiento fonador**

Los machos de la nueva especie de Alytes presentan un comportamiento fonador similar al de las otras especies de Alytes. Los machos de Alytes cantan en tierra, formando coros mas o menos dispersos y generalmente en las proximidades de masas de agua, prefiriendo las zonas desprovistas de vegetación y con pendiente acusada (en numerosas ocasiones eligen taludes erosionados por el paso del ganado o los márgenes de las carreteras y pistas). Comienzan a cantar a la caída de la tarde. A medida que avanza la noche, los individuos van emergiendo de sus refugios, encontrándose machos cantando tanto bajo tierra como en el exterior. Ocasionalmente, también pueden escucharse durante el día, aunque en este caso siempre permanecen escondidos. Cuando una hembra es atraída el amplexus (inguinal) tiene lugar en tierra y los machos cargan con la puesta que enrollan a sus extremidades posteriores (fotos IV.1 y IV.2).

[Picture]

Foto IV.1. Amplexus de Alytes en la Sierra de Cazorla.

[Picture]

Foto IV.2. Macho de Alytes con puesta reciente en la Sierra de Cazorla.

La nueva especie de Alytes utiliza una gran variedad de refugios, comparable a la utilizada por sus congéneres peninsulares, si bien presenta mas afinidad en este aspecto con *A. obstetricans* que con *A. cisternasii*, este último de

hábitos mas excavadores y menos antropófilos. En las Sierras Béticas, se han encontrado ejemplares cantando bajo piedras, entre raíces de arbustos, en taludes bajo la capa de raíces de herbáceas, en muros de piedra, e incluso en construcciones de ladrillo.

### Descripción de las llamadas de apareamiento

Los cantos de apareamiento de los machos de todas las especies de *Alytes* descritos son de una gran simplicidad, tanto en el dominio espectral como en el dominio temporal. Constituyen un tono virtualmente puro, sin frecuencias armónicas relevantes, con un ataque (raise time) muy rápido y una caída (fall time) muy prolongada y generalmente sin modulación de intensidad ni de amplitud. De esta manera en todas estas especies la frecuencia fundamental y la dominante son las mismas. La figura 3 muestra un audiospectrograma y un oscilograma característico de cada una de las poblaciones estudiadas y en la tabla 1 se resumen los datos numéricos más relevantes de estas grabaciones. Las distribuciones de cuatro parámetros en las distintas poblaciones (tamaño del macho, temperatura corporal, duración de la llamada y frecuencia dominante) se pueden ver en las figuras 4, 5, 6 y 7. En el caso de la nueva especie de las Sierras Béticas, se obtuvieron grabaciones de llamadas de apareamiento de machos de cuatro localidades distintas: Sierra de Cazorla (39 ejemplares), Sierra de Baza (5 ejemplares), y Sierra Nevada (2 ejemplares), Sierra de Alcaraz (1 ejemplar). Los resultados se presentan de forma conjunta.

**Tabla 1. Medias y desviaciones típicas (en paréntesis) de tamaño y temperatura corporal de machos emitiendo llamadas de apareamiento y duración de la llamada y frecuencia dominante de las llamadas.**

	N	Longitud hocico- cloaca (mm)	Temperatura corporal (°C)	Duración de la llamada (ms)	Frecuencia dominante (Hz)
<i>A. cisternasii</i>	45	36,200	13,755 1	75,634	1491,299
Mérida (Badajoz)		(2,66)	(1,29)	(24,92)	(84,66)
<i>A. obstetricans</i>	58	36,965	12,883	119,422	1330,221
Gredos (Avila)		(2,02)	(3,23)	(22,97)	(69,46)
<i>A. obstetricans</i>	26	42,827	11,219	154,542	1241,261
Formigal (Huesca)		(4,31)	(2,14)	(31,39)	(82,10)
<i>A. obstetricans</i>	31	37,387	13,381	108,568	1387,191
Aliste (Zamora)		(3,64)	(2,74)	(20,80)	(110,99)
<i>A. sp</i>	38	41,837	12,824	172,656	1394,679
Sierras Béticas		(4,12)	(2,51)	(37,34)	(84,30)

Dist SVL RMMO

Distr Temp corp RMMO

Distr Dur llamada RMMO

Distr fre domin RMMO

Las correlaciones entre temperatura y duración por un lado, y frecuencia dominante y tamaño del macho son significativas en todos los casos como se observa en las figuras 8 y 9.

SVL vs. DFreq RMMO

Temp vs. Dur RMMO

### Discusion

#### Aspectos comparativos

Como se puede observar a simple vista en las figuras 4 a 7, existe un solapamiento marcado en todas las variables

consideradas en las distintas poblaciones. Ello nos indica que una sola de las variables consideradas no basta para identificar el origen de cada una de estas. Por contra, si se utilizan las relaciones significativas entre variables (tamaño corporal del macho y frecuencia fundamental de la llamada por un lado y temperatura corporal y duración de la llamada por otro) el panorama se puede clarificar. Por razones metodológicas, el grado de significación de las correlaciones entre tamaño y frecuencia dominante no son muy altos (Fig 8), con lo que el poder predictivo de estas correlaciones es bajo. Ello es probablemente debido a que las medidas de tamaño que se pueden obtener en el campo, sobre un animal eminentemente blando y al que se trata de manipular con el menor grado de violencia posible, son menos fiables al tener un error de medida más que considerable. Por contra, las correlaciones encontradas entre temperatura corporal y duración de la llamada (Fig. 9) son muy altas pues el método seguido permite una precisión de medida de estas dos variables muy alta (0.1 oC y 0.5 ms, respectivamente). Esta segunda relación puede, por consiguiente analizarse para comparar las características de las distintas poblaciones y determinar el poder discriminante de estas dos variables consideradas de manera conjunta (ver resumen de aspectos numéricos en la tabla 2).

[Picture]

Si se consideran por tanto, las correlaciones entre temperatura y duración entre todas las poblaciones se obtienen las siguientes pautas. Si se consideran las diferencias entre dos poblaciones de especies claramente diferenciadas a todos los niveles (ver capítulos anteriores) se observa que por ejemplo la población de *A. cisternasii* difiere claramente de una población de *A. obstetricans* (la de Zamora, por ejemplo). De hecho apenas existe solapamiento entre las dos nubes de puntos. Un análisis de covarianza demuestra que las pendientes de las dos rectas de regresión no son significativamente distintas (ANCOVA  $P = 0.182$ ) pero sí lo son las intersecciones (ANCOVA  $P < 0.0001$ ). Esto indica que para una misma temperatura, las llamadas de apareamiento de los *A. cisternasii* son significativamente más larga que la de esta población de *A. obstetricans*.

[Picture]

Si se añade a estas dos rectas, la recta correspondiente a las grabaciones de la población de Gredos (Avila), se observa que esta segunda recta es prácticamente idéntica en pendiente e intersección a la recta de regresión de la población de *A. obstetricans* de la Sierra de Gredos. De hecho las dos rectas no son significativamente distintas entre ellas ni en pendiente (ANCOVA  $P = 0.872$ ) ni en intersección (ANCOVA  $P = 0.680$ ). Esta congruencia interpoblacional de este parámetro es alentadora y sugiere que la regresión temperatura-duración presenta una alta homogeneidad interespecifica.

[Picture]

Si a estas tres rectas de regresión se les añade la recta correspondiente a la población de *Alytes obstetricans* de Formigal se observa que la congruencia desaparece a primera vista. En efecto, la recta de regresión de la población de Formigal presenta una pendiente significativamente distinta a las de las poblaciones de *A. obstetricans* del centro de la Península Ibérica (ANCOVA  $P < 0.008$ ). Por contra la pendiente no es significativamente distinta a la de *A. cisternasii* (ANCOVA  $P = 0.603$ ) aunque sí es significativamente distinta la intersección (ANCOVA  $P < 0.0001$ ). Esta diferencia, no obstante concuerda con los resultados de análisis electroforéticos que consideran que la población de Huesca pertenecería a una nueva subespecie de *Alytes obstetricans* que se extendería por Cataluña y parte del Pirineo Oscense y que estaría diferenciada de las poblaciones de *A. obstetricans boscai* del resto de la Península Ibérica (García Paris 1992).

Por último, ¿cual es el lugar que ocuparía en este esquema la regresión correspondiente a las poblaciones de la nueva especie de las Sierras Béticas? Pues presenta unas características bien diferenciadas de las poblaciones de *A. obstetricans boscai* del centro de la península, con una pendiente significativamente distinta (ANCOVA  $P < 0.001$ ) sin parecerse tampoco a la población pirenaica de la nueva subespecie de *A. obstetricans* (pendiente no significativamente distinta ANCOVA  $P = 0.654$ , intersección significativamente distinta ANCOVA  $P < 0.0001$ ). Por último, la comparación con *A. cisternasii* indica que las pendientes son homogéneas aunque en este caso los intersecciones son significativamente distintos.

[Picture]

En resumen, se ha encontrado una combinación de parámetros que permite discriminar con gran precisión las llamadas de apareamiento de distintas especies y sub-especies de *Alytes* de la Península Ibérica las pautas de diferenciación bioacústicas de estos taxa son coherentes con los últimos análisis morfológicos y genéticos del

género.

**Tabla 2. Relación de significaciones de los análisis de covarianza entre las poblaciones de Alytes. Los números indican el nivel de probabilidad para homogeneidad de pendientes e intersecciones.**

	Temperatura vs. Duración		SVL vs. Frecuencia dominante	
	Pendiente P	Intersección P	Pendiente P	Intersección P
A. <i>sp</i> Sierras Béticas vs. <i>A. obstetricans Huesca</i>	0,654	0,001	0,282	0,014
A. <i>sp</i> Sierras Béticas vs. <i>A. obstetricans Avila</i>	0,001	-	0,321	0,001
A. <i>sp</i> Sierras Béticas vs. <i>A. obstetricans Zamora</i>	0,001	-	0,118	0,019
A. <i>sp</i> Sierras Béticas vs. <i>A. cisternasii Badajoz</i>	0,351	0,006	0,014	-
A. <i>obstetricans</i> Huesca vs. <i>A. obstetricans Avila</i>	0,001	-	0,599	0,441
A. <i>obstetricans</i> Huesca vs. <i>A. obstetricans Zamora</i>	0,009	-	0,282	0,014
A. <i>obstetricans</i> Huesca vs. <i>A. cisternasii Badajoz</i>	0,603	0,001	0,043	-
A. <i>obstetricans</i> Avila vs. <i>A. obstetricans Zamora</i>	0,872	0,680	0,596	0,001
A. <i>obstetricans</i> Avila vs. <i>A. cisternasii Badajoz</i>	0,187	0,001	0,543	0,001
A. <i>obstetricans</i> Zamora vs. <i>A. cisternasii Badajoz</i>	0,1816	0,001	0,545	0,001

## BIBLIOGRAFIA (BIOACUSTICA)

Andreone, F., & R. Piazza. 1990. A bio-acoustic study on *Pelobates fuscus insubricus* (Amphibia, Pelobatidae). *Boll. Zool.* 57:

Arak, A. 1988. Callers and satellites in the natterjack toad: Evolutionarily stable decision rules. *Anim. Beh.* 36:416-432.

Arak, A. 1988. Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22:317-327.

Blair, W. F. 1959. Call differences as an isolation mechanism in southwestern toads. *Texas J. Sci.* 8:87-106.

Capranica, R. R. 1976. Morphology and physiology of the auditory system, pp. 551-575. In R. Llinás and W. Precht (eds.), *Frog Neurobiology. A handbook*. Springer-Verlag, Berlin.

Capranica, R. R., & A. J. M. Moffat. 1983. Neurobehavioral correlates of sound communication in

anurans, pp. 701-730. In J.-P. Ewert, R. R. Capranica and D. J. Ingle (eds.), *Advances in vertebrate neuroethology*. Plenum Press, New York.

Crespo, E. G. 1981. Contribuç\_õ para o conhecimento da biología das espécies Ibéricas de *Alytes*, *Alytes obstetricans boscai* (Lataste 1879) e *Alytes cisternasii* (Boscá 1879) (*Amphibia Discoglossidae*). Emiss\_ões sonoras. *Arquivos do Museu Bocage. Série C.* 1:57-75.

Crespo, E. G., M. E. Oliveira, H. C. Rosa, & M. Paillette. 1989. Mating calls of the Iberian midwife toads *Alytes obstetricans boscai* and *Alytes cisternasii*. *Bioacoustics* 2:1-9.

Dixon, J. R. 1957. Geographic variation of the genus *Tomodactylus* in Mexico. *Texas J. of Science* IX:379-409.

Drewry, G. E., & S. A. Rand. 1983. Characteristics of an acoustic community of Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Copeia* 1983:941-953.

Duellman, W. E. 1970. The hylid frogs of Middle America. *Mon. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 1:1-753.

Fouquette, M. J. Jr 1975. Speciation in the chorus frogs, I. Reproductive character displacement in the *Pseudoacris nigrita* complex. *Systematic Zoology* 24:16-23.

García Paris, M. 1992. Aportaciones al conocimiento de la evolución del género *Alytes* (*Anura*, *Discoglossidae*). Tesis Doctoral Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Ciencias Biológicas.

Gerhardt, H. C., S. D. Guttman, & A. A. Karlin. 1980. Natural hybrids between *Hyla cinerea* and *Hyla gratiosa*: Morphology, vocalization and electrophoretic analysis. *Copeia* 1980:577-584.

Heinzmann, U. 1970. Untersuchungen zur bio-akustik und ökologie der geburtshelferkröte. *Oecologia* 5:19-55.

Lizana, M., R. Márquez, & R. Martín-Sánchez. 1993. Reproductive biology of *Pelobates cultripes* in Central Spain. *J. Herpetol.* (In Rev.):

Littlejohn, M. J. 1959. Call differentiation in a complex of seven species of *Crinia*. *Evolution* 13:452-468.

Littlejohn, M. J., & G. F. Watson. 1976. Effectiveness of a hybrid mating call in eliciting phonotaxis by females of the *Geocrinia laevis* Complex (*Anura: Leptodactylidae*). *Copeia* 1:76-79.

Littlejohn, M. J., & G. F. Watson.. 1985. Hybrid zones and homogamy in Australian frogs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16:85-112.

Márquez, R. 1990. Male Parental Care, Sexual Selection, and the Mating System of the Midwife Toads (*Alytes cisternasii* and *Alytes obstetricans*). Doctoral Dissertation. Department of Ecology and Evolution. University of Chicago.

Márquez, R., M. Lizana, & R. Martín Sánchez. 1991. Breeding behaviour, vocalizations, and sexual dimorphism in *Pelobates cultripes*. *Proceedings, 6th Ordinary General Meeting, Societas Europaea Herpetologica, Budapest, Hungary.*

Márquez, R., & P. Verrell. 1991. The courtship and mating of the Iberian midwife toad, *Alytes cisternasii* (*Amphibia, Anura, Discoglossidae*). *J. Zool. (London)* 225:125-139.

Marten, K., & P. Marler. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. I Temperate habitats. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2:271-290.

Marten, K., D. Quine, & P. Marler. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. II Tropical forest habitats. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2:291-302.

- Martin, W. F. 1972. Evolution of vocalization in the toad genus *Bufo*, pp. 276-309  
446-447. In W. F. Blair (eds.), *Evolution in the genus Bufo*. University of Texas Press, Austin.
- Narins, P. M., & R. R. Capranica. 1976. Sexual differences in the auditory system of the tree frog *Eleutherodactylus coqui*. *Science* 192:378-380.
- Narins, P. M., & R. R. Capranica. 1978. Communicative significance of the two-note call of the treefrog *Eleutherodactylus coqui*. *J. Comp. Physiol.* 127(A):1-9.
- Paillette, M. 1976. Etude expérimentale des interactions sonores dans les chœurs des rainettes *Hyla meridionalis* (Amphibien Anoure) par stimulation avec des signaux sonores périodiques de synthèse. *La Terre et la Vie* 30:89-120.
- Ryan, M. J. 1985. *The Tungara Frog*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ryan, M. J., M. D. Tuttle, & L. K. Taft. 1981. The costs and benefits of frog chorusing behavior. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8:273-278.
- Straughan, D. 1973. Evolution of anuran mating calls, pp. 321-327. James E. Vial (ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research and Major Problems*. Univ. of Missouri Press, Columbia.
- Tandy, R., & Keith. 1972. *Bufo* of Africa, pp. 119-170. In B. F. Blair (ed.), *Evolution in the genus Bufo*. Univ. of Texas Press, Austin.
- Wells, K. D., & T. L. Taigen. 1986. The effect of social interactions on calling energetics in the gray treefrog *Hyla versicolor*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19:9-18.
- Wells, K. D., & T. L. Taigen. 1989. Calling energetics of a neotropical treefrog, *Hyla microcephala*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25:13-22.
- Wiley, H. R., & D. G. Richards. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3:69-94.
- Wiley, H. R., & D. G. Richards. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: Sound transmission and signal detection, pp. 131-181. In E. H. Miller, H. Queller & D. E. Kroodsma (eds.), *Acoustic Communication in Birds. Vol. 1. Production, Perception, and Design Features of Sound*. Academic Press, New York.
- Zweifel, R. G. 1968. Effects of temperature, body size and hybridization on mating calls of toads *Bufo a. americanus* and *Bufo woodhousii fowleri*. *Copeia* 1968:269-285.