

Sapo partero ibérico – *Alytes cisternasii* Boscá, 1879

Rafael Márquez
Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)

Versión 10-02-2017

Versiones anteriores: 28-09-2004; 23-12-2005; 28-11-2006; 20-12-2007; 2-04-2009; 19-12-2011; 20-10-2014



© Rafael Márquez.

Origen

Según indica Bosch (2003) en la sección de *Alytes obstetricans* de esta misma obra, el análisis de datos morfológicos y de ADN mitocondrial sugiere que la radiación en *Alytes* comenzó con la formación de grandes lagos salinos en el interior de Iberia hace 16 Ma (millones de años) y el descenso de temperatura hace 14-13,5 Ma, con la consiguiente diferenciación de *Alytes cisternasii* (Martínez-Solano et al., 2004). Aunque según Márquez y Crespo (2002) la diferenciación de *A. cisternasii* a partir de una forma ancestral más generalista y más parecida a *A. obstetricans* puede ser eventualmente más reciente de lo que los datos genéticos pudieran indicar (Arntzen y García-París, 1995), originada en las regiones más áridas del sudoeste peninsular (al oeste del actual Guadalquivir). Posteriormente podría haberse expandido fundamentalmente hacia el norte (cuenca del Tajo), a través de las regiones interiores de Portugal y del centro de España. La región hoy ocupada por el río Guadalquivir, parecería haber sido en el pasado una barrera eficaz a la expansión hacia el sudeste peninsular. En esta perspectiva se podría pensar en la existencia del estrecho Bético (marino) que se prolongó durante gran parte del Mioceno hasta prácticamente su fin, y que fue substituido posteriormente durante el Plioceno por drenajes fluviales profundos que ocuparían aquella zona (Doadrio, 1988). Existen numerosos estudios publicados sobre la genética, biogeografía y evolución del género *Alytes* (Crespo, 1976, 1979, 1982c; García París, 1992; Altaba, 1997; Martínez Solano et al., 2004).

Descripción del adulto

La descripción original de Boscá (1879) es generalmente válida hoy, como lo reflejan las descripciones más recientes de Crespo (1981c, 1982c), Barbadillo et al. (1999), Salvador y García París (2001), García-París et al. (2004) y Malkmus (2012³). Cabeza ancha y corta (como un tercio más ancha que larga en relación al cuerpo). Hocico redondeado. Ojos grandes y prominentes en disposición lateral. Pupila vertical e iris dorado vermiculado en negro sobre todo en su mitad inferior. Tímpano y pliegue gular bien visibles. Glándulas parotídeas reducidas y casi imperceptibles. Dientes vomerinos dispuestos en dos grupos de 9 a 12 dientes. Lengua circular y entera. Cuerpo corto y muy rechoncho (Figura 1). Miembros muy cortos y fuertes. Miembros anteriores robustos y muy cortos (semi envueltos en la piel del tronco) con cuatro dedos sin membrana interdigital. Con dos tubérculos metacarpianos. Miembros inferiores cortos, con un tubérculo metatarsiano cónico-truncado hacia delante, y con dedos sin tubérculos subarticulares y con membrana interdigital muy reducida. Piel de aspecto general laxo, de textura lisa y fina sobre la cara y porción superior de los dedos en las cuatro extremidades. En el dorso y ventralmente la piel es ligeramente granulada, faltando los folículos sobre la cara interna de los brazos y piernas y la externa de los muslos, y la parte inferior de la zona ventral del abdomen (aquí la piel es lisa y casi transparente).



Figura 1. Aspecto dorsal de *Alytes cisternasii*. MNCN 20878. (C) A. Salvador.

Coloración dorsal de fondo moreno terroso sobre el que aparecen manchas de un verde acafetado. Además presenta pequeños y vistosos gránulos color naranja dispersos por el dorso. La zona ventral es blanca sonrosada.

Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual es muy poco acentuado. Márquez (1990) aporta las siguientes medidas corporales del estudio ecológico de una población de Mérida: longitud media de los machos 35,8 mm (mínima cargando huevos 21,5 mm; máxima 42,5 mm; Desviación típica 2,85; N = 343); longitud media de las hembras 37,6 mm (mínima con huevos 27,5 mm; máxima 45 mm; desviación típica 3,33; N= 59). Bosch y Márquez (1996b) indican que las hembras presentan tallas medias superiores, una mayor longitud de la mandíbula inferior y de la distancia entre narinas, y un diámetro vertical del tímpano más pequeño. Los machos no presentan callosidades nupciales ni sacos vocales externos, pero son fácilmente distinguibles cuando acarrear la puesta. Las hembras grávidas muestran, por transparencia bajo la piel, los huevos oviductales en la zona baja del abdomen. Se conocen ejemplares albinos tanto de adultos como de larvas. Márquez et al. (1997) indican que con los datos corregidos por edad, las hembras son mayores que los machos aunque el dimorfismo es menor que el que se obtendría a nivel poblacional. Existen descripciones detalladas de su morfología (Crespo 1979, 1982c), de su tegumento (Crespo, 1981c) y de la estructura de sus glándulas granulosas cutáneas (Delfino, 1979).

Para una descripción detallada del esqueleto ver Sanchiz (1984).

Cariotipo: 2n = 38. Ver detalles en Herrero (1984).

Se han descrito seis loci microsatélites (Gonçalves et al., 2005).¹

Descripción de la larva

Las puestas son depositadas en cursos de agua o charcas temporales. Las larvas alcanzan tamaños grandes (hasta 7 cm de longitud total) y tienen el espiráculo en posición medio-ventral. Barbadillo et al. (1999) hacen la siguiente descripción: Cresta iniciada en la parte posterior del cuerpo, convexa dorsalmente. Extremo de la cola redondeado. Coloración dorsal color marrón claro con manchas plateadas en cuerpo y cola. Una o dos hileras longitudinales de manchas a ambos lados del músculo. Región ventral clara. Dientes labiales dispuestos en 5 series desde la eclosión (2 superiores y 3 inferiores) con 2-3 filas (a veces 1) de denticulos por series. (Crespo, 1982c). La vida larvaria dura 110-140 días a 20 ° C (Salvador y García-París, 2001). En el momento de la eclosión (de abril a Junio (Crespo, 1982b) las larvas miden una media de 11,9 mm (desviación típica 0,67, rango 8,9-13,8, N= 379; Márquez, 1996). El desarrollo embrionario y larvario esta descrito por Crespo (1982a, 1982b, 1986).

Variación geográfica

Un estudio utilizando marcadores mitocondriales y nucleares sugiere que ha habido fragmentación de poblaciones en varios refugios durante las glaciaciones del Pleistoceno, seguido de eventos de expansión geográfica y demográfica con contacto secundario. Hay cuatro linajes mitocondriales, uno en el sur de Portugal, otro entre los ríos Guadiana y Guadalquivir, otro al norte ibérico y un cuarto en el extremo este de su área (Gonçalves et al., 2009)².

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 28-11-2006; 2. Alfredo Salvador. 19-12-2011; 3. Alfredo Salvador. 20-10-2014

Hábitat

Especie que ocupa un ecosistema de características bioclimáticas mediterráneas con inviernos de temperatura suave y veranos cálidos y secos. Su distribución está muy estrechamente

asociada a bosques esclerófilos y dehesas de encinas (*Quercus ilex*) y alcornoques (*Quercus suber*) (García París, 1985; González de la Vega, 1988; Crespo, 1997; Reques Rodríguez, 2000; Márquez y Crespo, 2002). También está presente en pinares y matorrales (*Q. coccifera* y *Cistus* sp., López Jurado et al., 1979).

En Portugal es común en montados, hábitats complejos donde abundan matorrales, rocas y arroyos. También se encuentran en zonas más abiertas (Malkmus, 2004).

Generalmente está presente en suelos blandos, granítico-arenosos, lo cual puede estar relacionado con las costumbres marcadamente excavadoras de los adultos (los otros *Alytes* continentales son generalmente más lapidícolas). En estos medios se reproduce preferentemente en cursos de agua temporales al principio de la formación de los mismos.

Generalmente presente a baja altitud, asociado a los bosques en los que habita (100-700 m típicamente). En España se encuentra a altitudes entre 0 (Huelva) y 1.210 m (Sistema Central) (media, 685,8 m; N= 170) (Pleguezuelos y Villafranca, 1997). En Portugal muestra preferencia por altitudes situadas entre 100-350 m y en el nordeste entre 350 y 500 m (N=826). Alcanza 800 m en la Serra de Monchique (Malkmus, 2004).

En zonas de simpatria con *A. obstetricans* suele ocupar los pisos más bajos y las laderas más cálidas (por ejemplo en el Sistema Central) lo cual es coherente con el mayor grado de adaptación fisiológica de *A. cisternasii* a las condiciones de sequía (Crespo, 1981b). Existen muy pocas zonas conocidas de sintopía estricta entre estas dos especies aunque hay un caso documentado de hibridación (Brito-e-Abreu et al., 1992).

Abundancia

Especie frecuente en el cuadrante SW de la Península donde persiste el bosque mediterráneo de *Quercus* de hoja perenne sin alteración de los cursos o puntos de agua.

La abundancia de larvas en charcas varía entre 1-40 individuos/m² (Ribeiro y Rebelo, 2011)².

Estatus de conservación

Categoría global IUCN (2009): Casi Amenazada NT. Se justifica porque esta especie está sufriendo un declive significativo, pero probablemente a una tasa menor del 30% en un periodo de diez años (Beja et al., 2011).¹ Anteriormente incluida en la categoría de Casi Amenazado NT (Beja et al., 2008a).

Categoría España IUCN (2002): Casi amenazada NT (Márquez y Crespo, 2002). No está incluida en el Libro Rojo de los Vertebrados de Andalucía (Consejería de Medio Ambiente, 2001). Figura como especie "No Amenazada" en el Libro Rojo de los Vertebrados de Portugal (Serviço Nacional de Parques Reservas e Conservação da Natureza, 1990).

Amenazas

Especie amenazada en general por la pérdida de hábitat de bosque mediterráneo y pérdida de hábitats acuáticos por contaminación, canalización, construcción de embalses y urbanización. Otra amenaza es la introducción de especies alóctonas de peces y cangrejo americano (Beja et al., 2008a, 2008b).¹

Una de las principales amenazas es la destrucción de hábitat. En la Comunidad de Madrid los hábitats donde vive la especie en el pie de la Sierra de Guadarrama están siendo destruidos por las urbanizaciones (García París et al., 1989). El mismo proceso está ocurriendo en Sierra Morena en la provincia de Córdoba (Reques Rodríguez, 2000).

Otra amenaza importante para esta especie es la modificación de los cursos de agua naturales (canalizaciones, embalses etc.). La construcción de la presa de Alqueva en el río Guadiana conlleva la destrucción de una enorme superficie de hábitat favorable para la especie (Malkmus, 2004).

La eutrofización y contaminación de las aguas ha sido especialmente intensos en zonas agrícolas de Alentejo. De 138 cursos de agua examinados en el sur de Alentejo, el 74%

contenían larvas en 1990 mientras que en 1999 solamente el 35% tenían larvas (Malkmus, 2004).

Otra amenaza importante es la introducción de especies alóctonas en su medio. Hoy en día esta especie está muy asociada a los cursos de agua temporales posiblemente porque los puntos de agua más permanentes de su hábitat están ocupados por especies alóctonas con las que son incompatibles. El efecto de la presencia del cangrejo americano *Procambarus clarkii* que coexiste en una gran parte de su hábitat está por determinar. Esta especie ha demostrado ser un importante depredador en experimentos en cautividad (Cruz y Rebelo, 2005).

La Tabla 1 recoge datos de mortalidad por atropello³.

Tabla 1. Mortalidad por atropello en carreteras de España y Portugal³.

Area	Periodo	Nº <i>A. cisternasii</i>	Nº total anfibios	Referencia
Portalegre (Portugal)	1996, 2005	3	1136	Carvalho y Mira (2011)
España		3	7612	López Redondo y López Redondo (1992)
España	1990-1992	5	9971	PMVC (2003)
Salamanca		1	73	Lizana Avia (1992)
Madrid		1	299	López Redondo (1992)
Badajoz		2	371	Gragera Díaz et al. (1992)

Sobre los efectos del cambio climático ver Distribución.

Medidas de conservación

Se ha propuesto el uso de sistemas de monitoreo acústico para detectar la presencia de *A. cisternasii*; mediante estos sistemas se registran algunos parámetros como la duración de la estación reproductiva, temperaturas y humedad relativa de la actividad de canto (Márquez et al., 2007, 2014).^{1,4}

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 2-04-2009; 2. Alfredo Salvador. 19-12-2011; 3. Alfredo Salvador. 20-10-2014; 4. Alfredo Salvador. 10-02-2017

Distribución geográfica

Ocupa de forma casi homogénea y con áreas de gran abundancia las cuencas de los ríos Guadiana y Tajo, y se extiende hacia el norte hasta la provincia de Zamora. La distribución hacia oriente tiene sus límites en Castilla-La Mancha, en las provincias de Guadalajara, Toledo y Ciudad Real. Hacia el sur alcanza la zona costera de Huelva (la prolongación de su distribución del Algarve portugués) y hacia el sudeste se extiende hasta Jaén, sin superar el río Guadalquivir (Figura 2). Su actual área de distribución está relativamente bien delimitada y no presenta núcleos significativamente aislados en contraste con la de su congénere *Alytes obstetricans* (López-Jurado et al., 1980; Malkmus, 1982; Pérez Mellado, 1983; Viegas y Crespo, 1985; Oliveira y Crespo, 1989; García París et al., 1989, 1990; Rosa et al., 1990; Pérez-Quintero, 1990; García Jiménez y Prieto Martín, 1992; Palomo, 1993; Da Silva, 1994; Arntzen y García París, 1995; Lizana et al., 1995; Morales et al., 1997; Malkmus, 1995; Crespo, 1997; Godinho et al., 1999; Ferrand de Almeida et al., 2001; Ayllón, 2001; Márquez y Crespo, 2002; Malkmus, 2004; Ceacero et al., 2007¹; Teixeira, 2008¹).

Las localidades más al norte son Pedralba, Las Pariciones (Zamora), La Espina (Valladolid), Traspinedo a Santibáñez de Valcorba (Valladolid). Las localidades más orientales son Montejo de la Vega (Segovia), Monhernando (Guadalajara), Aranjuez-Colmenar de Oreja (Madrid), Malagón (Ciudad Real), río Cañamares (Ciudad Real), carretera de Zahona a Villamanrique (Ciudad Real) (Malkmus, 2012)³.

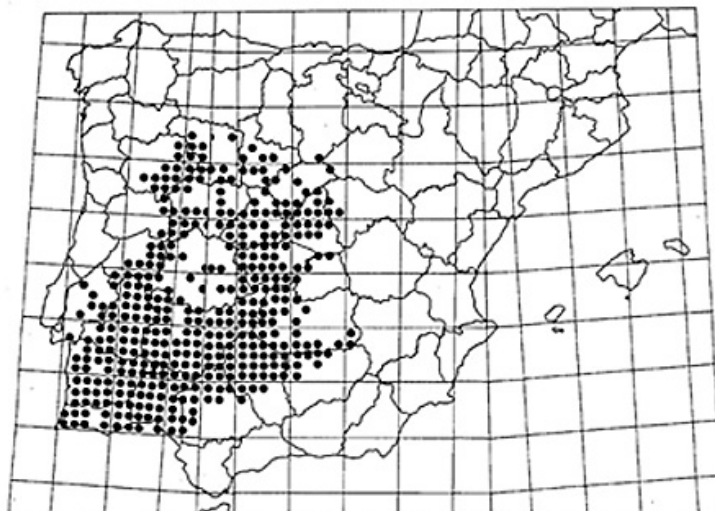


Figura 2. Mapa de distribución de *Alytes cisternasii*.

Se ha utilizado un sistema de información geográfica para modelar la distribución potencial del sapo partero ibérico en Portugal a partir de la radiación solar, litología, hipsometría, temperatura y red hidrográfica (Rebello de Aguiar Junior et al., 2010)².

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual de la especie entre un 43% y un 44% en 2041-2070 (Araújo et al., 2011)³.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 2-04-2009; 2. Alfredo Salvador. 19-12-2011; 3. Alfredo Salvador. 20-10-2014

Ecología trófica

En la descripción original, Boscá (1879) indica que una hembra estudiada tenía en su estómago "hasta nueve orugas del grupo de las geómetras, algunas ya muy crecidas, larvas terrestres de gruesos dípteros, y también una araña; lo que en nada desdice de la utilidad que los anuros en general prestan á la agricultura", y continúa con un elogio estético relativo al sapo partero: "teniendo esta especie no poca ventaja sobre otras, que por su tamaño ó el aspecto son señaladas por el vulgo como repugnantes y aún como malélicas".

La dieta de esta especie fue más tarde estudiada por Mellado (1976) encontrando que un 24,2% de las presas eran himenópteros (sobre todo hormigas), un 23,5 % eran gasterópodos, 10,8% araneidos, 10,2% coleópteros, 10,5% dermápteros y 8,2% larvas de insectos (muestra de 47 estómagos de ejemplares del norte de Huelva).

La dieta en invierno (noviembre-febrero) se compone en el sur de Portugal de insectos, arañas y moluscos (Crespo, 1979)¹.

Sus hábitos alimenticios parecen ser los de un depredador generalista de caza a la espera (sit and wait) con capacidad de alimentación a base de hormigas. Ha sido observado cazando estático junto a filas de hormigas (R. Márquez, obs. pers.).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 20-10-2014

Biología de la reproducción

Fenología reproductiva

La época reproductiva es algo variable en función del área geográfica. En la zona de la Extremadura española, tiene un ciclo marcadamente otoñal y explosivo que se inicia con las primeras lluvias sustanciales de otoño (septiembre octubre) con las que empiezan a oírse coros

vigorosos y se observan los primeros apareamientos. Cuando los cursos de agua temporales ya están formados (aproximadamente un mes más tarde) se observa a los machos soltando las puestas que portan en sus patas traseras (Rodríguez Jiménez, 1984, 1988; Márquez, 1992). En la provincia de Córdoba la fenología reproductiva es similar (López Jurado et al., 1979, 1980; Reques Rodríguez, 2000), y también en Huelva también aunque en esta provincia también existe actividad reproductora primaveral (González de la Vega, 1988). Más al norte, en la comunidad de Madrid, la fenología es menos explosiva pudiéndose encontrar machos con puestas en virtualmente todos los meses del año (Martínez Solano, com. pers.).

En zonas donde la influencia atlántica es más patente, como en la mayor parte de su distribución en Portugal, la fenología puede ser más variable, y hasta primaveral dependiendo de la localidad y la climatología (Crespo, 1982a, 1982b; Pargana et al., 1997) aunque siempre es imprescindible que haya precipitaciones y disponibilidad de masas de agua para soltar las puestas y que estas masas de agua sean lo suficientemente permanentes y se encuentren libres de depredadores introducidos para permitir su relativamente largo desarrollo larvario.

Actividad acústica

En Fresnedilla de la Oliva (Madrid), situado a 817 m de altitud, los machos cantan entre agosto y noviembre, con una temperatura media de 18,2°C (rango= 12,7-23,2°C) y con un número medio de 7 eventos de canto por noche (rango= 1-14). En Almadén de la Plata (Sevilla), situado a una altitud de 443 m, los machos cantan entre agosto y noviembre, con una temperatura media de 20,5°C (rango= 13,2-30,1°C) y con un número medio de 9,1 eventos de canto por noche (rango= 1-15) (Llusia et al., 2013)⁶.

En la población de Mérida estudiada por Márquez (1995) los machos cantan fuera de su refugio sólo con temperaturas corporales entre 11y 17°C con una media 13,8 °C, N = 42). A temperaturas más bajas o incluso antes de la llegada de las lluvias, cuando no se han formado los cursos de agua, los machos cantan desde su refugio. Los machos pueden formar coros densos o vocalizar de forma aislada. Los machos empiezan a cantar desde el primer año de vida, consiguiendo en ocasiones aparearse con tamaños muy reducidos (desde 2,5 cm).

Llamada de apareamiento

Al igual que en el resto de los *Alytes*, el canto de apareamiento del macho es un corto silbido que suena como la vocal "u". Inicialmente descrito cualitativamente por Carbajo Molinero y De Lope Rebollo (1978) y Crespo (1990, 1981a), actualizada parcialmente en sus aspectos comparativos con las poblaciones ibéricas de *A. obstetricans* (Crespo et al., 1989), la descripción poblacional cuantitativa más completa es la de una población de Mérida (Badajoz) que ha sido objeto de numerosos estudios (Márquez, 1995; Márquez y Bosch, 1995). Se trata de uno de los sonidos tonales más simples dentro de los anuros y aunque algo más agudo, recuerda al canto del auillo (*Otus scops*), pero este último es mas largo y con una ligera modulación de frecuencia. En esta especie, la llamada de apareamiento es una sola nota de corta duración (media, 177 ms a una temperatura media de 14,3 °C), tonal, sin apenas armónicas y sin modulación de frecuencia, con una frecuencia dominante de 1.471,1 Hz, repetida a intervalos muy variables de unos 3,3 s de media. Esta frecuencia media coincide con la frecuencia de máxima excitación de la papila basilaris del sistema auditivo de esta especie (Bosch y Boyero, 2003a; Bosch y Wilczynski, 2003). Existe una alta correlación entre temperatura corporal y duración de la llamada: a mayor temperatura menor duración (de 250 ms a 12,5 °C hasta 130 ms a 19°C). También existe una correlación significativa pero menos estricta entre tamaño corporal y frecuencia espectral de la llamada: los machos mayores emiten llamadas más graves (de 1.650 Hz de machos de 28 mm hasta 1.350 Hz. de machos de 42 mm) (Márquez y Bosch, 1995). Las distribuciones de duración y frecuencia espectral de las llamadas de *A. obstetricans* solapan con las de *A. cisternasii* y *A. dickhilleni*, por lo que deben ser identificadas con precaución en el campo en las zonas de sintopía con *A. obstetricans*. En estas zonas una llamada con una cierta frecuencia dominante puede ser de un macho pequeño de *A. obstetricans* o de un macho grande de *A. cisternasii*; similarmente, una llamada de una cierta duración puede ser de un macho de *A. cisternasii* cantando con alta temperatura corporal o de un macho de *A. obstetricans* más frío (Márquez y Bosch, 1995, 1997b). En general las llamadas de *A. cisternasii* son más largas y más agudas que las de *A. obstetricans* y *A. dickhilleni* (Heinzmann, 1970; Crespo, 1981a; Crespo, et al. 1989; Márquez y Bosch, 1995; Márquez et al., 1997).

En *A. cisternasii*, *A. obstetricans* y *A. dickhilleni* hay dos regiones de sensibilidad aumentada, una entre 100-500 y otra entre 1200-2400Hz, con umbrales respectivos a 40 y 45dB SPL. La media y el rango de la región de alta frecuencia difiere entre especies aunque la sensibilidad, medida como umbral mínimo es similar. La región de sensibilidad de alta frecuencia está centrada aproximadamente en la frecuencia de la llamada de apareamiento en *A. cisternasii* pero en las otras dos especies está centrada a frecuencias más altas que las llamadas de conoespecíficos (Penna et al., 2015)⁷.

No se ha observado correlación significativa entre talla, temperatura y nivel de presión del sonido de la llamada en *A. cisternasii* (Márquez et al., 2006).³

Aunque *A. cisternasii* ocupa hábitats más favorables que *A. obstetricans* para la transmisión de sonidos, el espectro de su llamada no está optimizado para estos hábitats. Las características espectrales de las llamadas no están adaptadas para optimizar su transmisión, lo que sugiere que las diferencias entre las llamadas de las dos especies se deben a limitaciones impuestas por la selección sobre la talla corporal (Penna et al., 2006).² La amplitud de la llamada de los machos disminuye a distancias de 1-8 m con tasas de 1-5 dB (Penna et al., 2012)⁶.

Comportamiento fonador. Interacciones entre machos

Las interacciones acústicas entre machos, tanto en su vertiente relacionado con la selección sexual, como en su aspecto de adaptación a una transmisión eficaz han sido objeto de multitud de estudios a raíz del trabajo de Bosch (1997). Previamente se había encontrado que, al igual que en *A. obstetricans*, los machos variaban la tasa de emisión de llamadas en función de las características de machos que cantaban próximos. Cuando el competidor era un macho grande con un canto grave, los machos responden incrementando más su tasa de emisión de llamadas con lo cual resultarían más atractivos para las hembras, que prefieren altas tasas de repetición de llamadas (Bosch y Márquez, 1996a; Bosch, 2001). Además los machos emiten sus llamadas coordinadas en el tiempo con las de machos cercanos, en forma de "duetos" con un ángulo fase típico de $78^\circ + 13.6$ que indica que generalmente hay un macho que emite primero y el otro que contesta después, es decir que las llamadas de los dos machos no se alternan a intervalos regulares (Bosch y Márquez, 2002). Por otro lado, esta pauta de intercambio de llamadas en los "duetos" no evita el solapamiento de las llamadas más de lo esperado por azar, pese a que las hembras discriminen en contra de llamadas solapadas (Bosch y Márquez, 2000). En esta especie se ha comprobado que existe "efecto precedencia" que hace que las llamadas de un macho que preceden inmediatamente las contestaciones de un macho fonador rival sean preferidas por las hembras (Bosch y Márquez 2002). El inicio de las llamadas de apareamiento de los machos parece tener gran importancia para la correcta localización del origen de las llamadas y la expresión de las preferencias de las hembras (Márquez y Bosch, 2003).

Preferencias de las hembras

En tests de dos altavoces las hembras muestran preferencia por llamadas graves, que corresponden a machos grandes (Márquez, 1995; Márquez y Bosch, 1997b), aunque esta preferencia deja de ser significativa cuando tienen que elegir entre varias llamadas de frecuencias diversas simultáneamente (Márquez y Bosch, 1997a). También se ha demostrado que, las hembras prefieren llamadas largas, aunque probablemente se deba sólo a su mayor grado de estimulación acústica (Márquez y Bosch, 1997b).

Se ha observado que las hembras no muestran preferencia entre llamadas emitidas a diferente distancia pero que llegan a éstas con la misma intensidad (Márquez et al., 2010)⁵.

La preferencia de las hembras por las características de las llamadas de machos no parecen ser simétricas por encima y por debajo de la media de población; las hembras son más eficientes seleccionando negativamente machos de baja calidad que eligiendo machos óptimos entre los buenos. La preferencia de las hembras es más efectiva seleccionando machos que emiten mayores tasas de llamadas más que seleccionando llamadas de baja frecuencia dominante (Bosch y Márquez, 2005).¹

Las hembras muestran preferencia por la tasa de repetición de la llamada más intensa que por la frecuencia dominante. La preferencia es mayor cuando los estímulos son emitidos con una intensidad más alta (Márquez et al., 2008).⁴

Cuando la emisión de llamadas es regular, la mayoría de las hembras eligen las llamadas de frecuencias más bajas. Cuando la emisión de llamadas no es regular la mayoría de las hembras no consiguen elegir la opción más atractiva y eligen la llamada siguiente a la más atractiva. Los machos pequeños que emiten sus llamadas cerca de machos grandes pueden beneficiarse del atractivo de machos grandes alternando sus llamadas en secuencias no ordenadas (Bosch y Boyero, 2006).²

En poblaciones sintópicas con *A. obstetricans* Márquez y Bosch (1997b) encontraron que existe desplazamiento de carácter reproductor en las preferencias de las hembras, pero no en las características del canto de los machos. Es decir, que los cantos de ambas especies no muestran diferencias con poblaciones en alopatria, pero por el contrario las hembras de *A. obstetricans* no muestran preferencia por llamadas largas de su especie (ya que podrían confundirse con llamadas de *A. cisternasii*) y las hembras de *A. cisternasii* no muestran preferencia por llamadas graves de su especie (ya que podrían confundirse con llamadas de *A. obstetricans*).

Comportamiento pre-copulatorio de la hembra

Las hembras receptivas se aproximan a los machos fonadores saltando y con carreras cortas. Frecuentemente se paran y giran sobre sí mismas, presumiblemente para localizar con precisión la fuente del sonido. En esta especie no se han descrito luchas físicas entre hembras por acceder a los machos. Durante la aproximación las hembras emiten cantos de respuesta a las llamadas del macho (Bosch y Boyero, 2004). Estas llamadas podrían servir para hacer emerger a los machos cuando cantan desde refugios pues se ha observado que estos salen a campo abierto cuando escuchan respuestas acústicas a sus cantos emitidos bajo tierra (Márquez, 1990; Márquez y Verrell, 1990, 1991). Las llamadas de la hembra son mucho más cortas que las llamadas de apareamiento de los machos y mucho más variables tanto en su duración como en su estructura espectral. Las llamadas de las hembras son emitidas con mucha menor intensidad, lo cual las hace audibles sólo a corta distancia (Bosch y Márquez, 2001; Bosch et al., 2003). Cuando la hembra responde vocalmente al macho, este comienza a cantar más rápido y a mayor intensidad. Además, tanto el macho como la hembra emiten vocalizaciones también durante el amplexus (Márquez y Verrell, 1990, 1991). El canto de la hembra es una peculiaridad de los *Alytes* que no está presente en los otros discoglósidos (Bosch y Boyero, 2003b).

Apareamiento (amplexus)

El amplexus está descrito parcialmente por Rodríguez Jiménez (1984) y más en detalle por Márquez y Verrell (1991). Comienza cuando la hembra se acerca al macho hasta tocarle, y se agacha como intentando introducirse bajo el cuerpo del macho, situando su cuerpo en el mismo sentido que el del macho. Entonces el macho comienza un laborioso amplexus que puede durar de 23 minutos hasta más de 45 minutos. En la fase inicial el macho abraza a la hembra por la región inguinal, con sus miembros posteriores colocados entre los de la hembra, las plantas de los pies apoyadas en el suelo y los extremos de los dedos posteriores junto a la cloaca de la hembra. El macho comienza a extender un poco alternativamente ambas patas manteniendo apoyadas las plantas de los pies y su vientre en contacto con el dorso de la hembra, resultando un rítmico "pedaleo" de adelante a atrás y con un ligero balanceo hacia los lados. Estos periodos, de 11 segundos a más de 5 minutos de duración, se alternan con paradas cortas. Con la suelta de los huevos de la hembra se produce el primer "unken-spasm", en el que el cuerpo de la hembra adquiere una postura que recuerda el "unkenreflex" típico del género *Bombina*: los miembros posteriores están flexionados con los talones juntos y enfrentados a su región cloacal, la cabeza levantada del suelo, la espalda arqueada y las patas delanteras extendidas, todo ello con fuertes temblores que sacuden todo el cuerpo. Esta postura es mantenida durante menos de diez segundos para después apoyar de nuevo la cabeza y las patas en el suelo. Con el primer "unken-spasm" de la hembra, ésta estira sus patas hacia atrás junto con las del macho y después suelta un cordón de unos 40 huevos de menos de 3 mm de diámetro, unidos a modo de rosario por un cordón transparente muy elástico y flexible, que quedan entre sus patas flexionadas, entre los tobillos y la cloaca. Unos segundos después el macho deja de abrazar a la hembra por la región inguinal y mueve su cuerpo hacia delante para abrazar a la hembra por la cabeza o cuello (amplexus cervical). En este momento tiene lugar la suelta del esperma apreciándose varias compresiones laterales del cuerpo del macho. Unos 40 segundos después del primer "unken-spasm" se producen varios

más mientras el macho está en amplexus cervical. El macho introduce repetidamente sus patas posteriores entre la masa de huevos. Mediante movimientos de gimnasta de una o ambas patas entre los huevos, el macho enrolla el cordón de la puesta entre su patas, de forma que se forman varias vueltas alrededor de sus tobillos. Finalmente el macho suelta a la hembra llevando consigo la masa de huevos. Después del amplexo la hembra puede experimentar otros "unkenspasms". (Márquez y Verrell, 1991). Se ha encontrado una relación positiva entre el tamaño del macho y de la hembra en amplexus (Márquez, 1990).

Cuidados parentales

Más de la mitad de los machos cargan más de una puesta, y en ocasiones hasta tres o cuatro (Márquez, 1993). Las distintas puestas de un mismo macho se consiguen en noches consecutivas o próximas y no existen grandes diferencias de desarrollo entre ellas, cuando son soltadas de forma simultánea (Márquez, 1992, 1996). Los machos de mayor tamaño tienen mayor éxito reproductivo, acarreando mayor número de huevos al obtener puestas de más hembras en un mayor número de apareamientos. Ello se explica al menos parcialmente por la preferencia de las hembras hacia las llamadas de apareamiento de frecuencia dominante más grave que corresponden a machos de mayor tamaño (Márquez 1990, 1993, 1995). Por otro lado los machos con mayor éxito de apareamientos no tienen un mayor porcentaje de eclosión (Márquez, 1989, 1990, 1993).

No se ha comprobado la creencia atribuida a su congénere *A. obstetricans* de que los machos se acercan al agua con objeto de mantener la humedad de la puesta durante el periodo de transporte de ésta. De hecho en las poblaciones de la Extremadura española, durante el inicio del período de cuidados parentales terrestres no se han formado aún charcas donde humedecer las puestas (Márquez, 1990, 1992). Tras un período aproximado de un mes de desarrollo terrestre desde el amplexus las larvas están completamente formadas dentro de los huevos y se las puede ver moviéndose dentro de los huevos que acarrea el macho. Entonces el macho se acerca al agua para soltar la puesta. Al contacto con el agua las larvas, eclosionan para nadar libremente. No hay una correlación entre la talla de las larvas en el momento de la eclosión ni con el tamaño del macho, ni con el número de huevos en la puesta, ni con la fecha de eclosión, aunque sí que es significativa con el peso del huevo (Márquez, 1996, 2001, 2002; Márquez y Bosch, 2001).

Las larvas permanecen en el agua hasta completar la metamorfosis lo cual suele coincidir con la época de desecación de las masas de agua en verano. Los recién metamórficos tienen entre 8,9 y 13,8 mm (Márquez, 1993, 1996).

Estructura y dinámica de poblaciones

La máxima longevidad encontrada en la naturaleza es de 6 años para hembras y machos. Una de las seis clases de edad aparecía vacía por lo que es posible que haya algún año donde no tenga éxito la reproducción (Márquez et al., 1997).

Se ha estimado la supervivencia de larvas (n= 646) en charcas (n= 9) durante dos meses mediante captura-recaptura por foto-identificación. La supervivencia semanal varió entre el 75 y 99%. Las diferencias de supervivencia entre charcas se explican por la profundidad de la charca y no por la abundancia de larvas, observándose tasas de supervivencia menores en charcas profundas (Ribeiro y Rebelo, 2011)⁵.

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 23-12-2005. 2: Alfredo Salvador. 28-11-2006; 3: Alfredo Salvador. 20-12-2007; 4: Alfredo Salvador. 2-04-2009; 5: Alfredo Salvador. 19-12-2011; 6: Alfredo Salvador. 20-10-2014; 7: Alfredo Salvador. 10-02-2017

Interacciones entre especies

Existe una estrecha zona de simpatria con *A. obstetricans*, fundamentalmente en Zamora y Sierra de San Mamede (Portugal) pero también en pequeñas áreas de León, Salamanca, Segovia o Guadalajara. Sin embargo, se conocen pocos ejemplos de sintopía (o simpatria estricta) al existir casi siempre una clara segregación altitudinal y por tipos de medio, ocupando *A. obstetricans* en estas zonas las partes altas, mas húmedas y rocosas, mientras que *A.*

cisternasii ocupa las zonas bajas, más secas y con suelos más arenosos (Pargana et al., 1997; Márquez y Bosch, 1997; Márquez y Crespo, 2002).

Ocasionalmente comparte refugio con otras especies de anfibios, como *Bufo spinosus*, *Epidalea calamita* e incluso con invertebrados como alacranes, escolopendras, o hormigueros. Sus larvas también pueden compartir los puntos de agua con otras especies de anfibios como *Pelobates cultripes* y *Pleurodeles waltl* (Rodríguez Jiménez, 1984, 1988).

Estrategias antidepredatorias

Cuando es molestado puede emitir llamadas de peligro (distress calls) que se escucha más frecuentemente en las hembras. Estas vocalizaciones presentan una estructura diferente de las llamadas de apareamiento, siendo más largas, de frecuencia más alta y con una notable estructura armónica (Márquez y Verrell, 1991). Por otro lado sus secreciones venenosas son menos activas que las de *A. obstetricans*, posiblemente indicando una presión de selección menos intensa por depredación (Crespo, 1981c; Delfino, 1979).

La respuesta antidepredatoria más común de las larvas frente a olores de depredadores es la alteración en el uso de la columna de agua. En presencia de olores de cangrejo americano (*Procambarus clarkii*), los renacuajos de *Alytes cisternasii* disminuyen el uso de refugios acompañado de una permanencia mayor en las orillas, lejos de las zonas profundas (Gonçalves et al., 2007).¹ Frente a olores de *Natrix maura*, durante el día disminuyen su actividad y se desplazan hacia los márgenes mientras que de noche permanecen más en la superficie (Gonçalves et al., 2011)².

Depredadores

Los depredadores generalistas de los medios de agua donde se reproducen (larvas de insectos, culebras de agua) han sido observados cazando renacuajos de *A. cisternasii* (R. M. obs. pers.; R. Rebelo, obs. pers.). El cangrejo de río americano (*Procambarus clarkii*) introducido ha demostrado ser un importante depredador en experimentos en cautividad (Cruz y Rebelo, 2005).

Encontrados adultos en la dieta del tejón (*Meles meles*) en Grândola (Portugal), aunque en muy escasa proporción (cuatro sapos parteros ibéricos entre un total de 10.509 presas) (Rosalino et al., 2005)³.

Parásitos y patógenos

Se ha citado *Leptophallus nigrovenosus* (Digenea) (Cordero del Campillo et al., 1994)².

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 2-04-2009; 2. Alfredo Salvador. 20-10-2014; 3. Alfredo Salvador. 10-02-2017

Actividad

Su actividad es predominantemente crepuscular y nocturna. Los machos empiezan a cantar desde sus refugios antes de la puesta de sol, y machos y hembras vuelven a buscar refugio antes del alba.

El rango de temperatura y humedad del aire a los que emergen y están activos sobre la superficie del suelo es entre 10 y 15 °C y entre 90 y 100% de humedad según Rodríguez Jiménez (1988). Sin embargo, la actividad acústica (en superficie o bajo tierra) tiene un rango térmico mucho más amplio: entre 12,7°C y 30,1°C (Llusia et al. 2013)¹.

La temperatura corporal tiene un valor medio de 12,6°C (rango= 10,8-14,2°C) y se correlaciona con la temperatura del microhábitat de canto (Llusia et al., 2013)¹.

En verano, en ausencia de lluvia, los adultos suelen estar inactivos. Las larvas están activas en el agua durante su desarrollo y hasta la metamorfosis o la desecación de la masa de agua

(Crespo, 1982d; Rodríguez Jiménez, 1988; Márquez, 1990, 1992). El comportamiento excavador de la especie ha sido descrito en detalle (Brown y Crespo, 2000).

Dominio vital

No hay datos sobre el dominio vital para la especie.

Patrón social y comportamiento

De hábitos crepusculares y nocturnos, tiene una actividad otoñal en una parte importante de su distribución central y oriental, siendo más variable en las zonas costeras y al norte. Los adultos están activos en superficie en un rango restringido de temperatura y humedad.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 20-10-2014

Bibliografía

Altaba, C. R. (1997). Phylogeny and biogeography of midwife toads (*Alytes*, Discoglossidae): a reappraisal. *Contributions to Zoology*, 66: 257-262.

Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.

Arntzen, J. W., García-París, M. (1995). Morphological and allozyme studies of midwife toads (Genus *Alytes*), including the description of two new taxa from Spain. *Contributions to Zoology*, 65: 5-34.

Ayllón, E. (2001). El atlas de anfibios y reptiles de Ciudad Real. *Boletín Sociedad Conservación de Vertebrados*, 8-9: 19-27.

Barbadillo, L. J., Lacomba, J. I., Pérez-Mellado, V., Sancho, V., López-Jurado, L. F. (1999). *Anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias*. GeoPlaneta, Barcelona.

Beja, P., Bosch, J., Tejedo, M., Lizana, M., Martínez-Solano, I., Salvador, A., García-París, M., Recuero Gil, E., Arntzen, J. W., Márquez, R., Díaz Paniagua, C. (2008a). *Alytes cisternasii*. En: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>.

Beja, P., Bosch, J., Tejedo, M., Lizana, M., Martínez-Solano, I., Salvador, A., García-París, M., Recuero Gil, E., Arntzen, J. W., Márquez, R., Díaz Paniagua, C. (2011). *Alytes cisternasii*. En: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2 <www.iucnredlist.org>.

Beja, P., Bosch, J., Tejedo, M., Lizana, M., Martínez-Solano, I., Salvador, A., García-París, M., Recuero Gil, E., Arntzen, J. W., Márquez, R., Díaz Paniagua, C. (2008b). *Alytes cisternasii* Boscá, 1879. Pp. 614. En: Stuart, S. N., Hoffmann, M., Chanson, J. S., Cox, N. A., Berridge, R. J., Ramani, P., Young, B. E. (Eds.). *Threatened Amphibians of the World*. IUCN, Conservation International. Lynx, Barcelona . 758 pp.

Boscá, E. (1879). *Alytes cisternasii*, descripción de un nuevo batracio de la fauna española. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* (4 Junio), 8: 216-227.

Bosch, J. (1997). *Competencia e interacciones acústicas en Alytes obstetricans y Alytes cisternasii. Implicaciones para la selección de pareja*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense, Madrid.

Bosch, J. (2001). Female reciprocal calling in the Iberian midwife toad (*Alytes cisternasii*) varies with male call rate and dominant frequency: implications for sexual selection. *Naturwissenschaften*, 88 (10): 434-437.

- Bosch, J. (2002a). Signal discrimination by female Iberian midwife toads (*Alytes cisternasii*). *Ethology Ecology & Evolution*, 14: 217-226.
- Bosch, J. (2002b). The functionality of female reciprocal calls in the iberian midwife toad (*Alytes cisternasii*): female-female acoustic competition? *Naturwissenschaften*, 89: 575-578.
- Bosch, J. (2003). Sapo partero común - *Alytes obstetricans*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Bosch, J., Boyero, L. (2003a). Double stimulation of the inner ear organs of an anuran species (*Alytes cisternasii*) with simple tonal advertisement calls. *J. Zool. London*, 260: 347-351.
- Bosch, J., Boyero, L. (2003b). Precopulatory behaviour and the evolutionary relationships of Discoglossidae. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41: 145-151.
- Bosch, J., Boyero, L. (2004). Reproductive stage and phonotactic preferences of female midwife toads (*Alytes cisternasii*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 55: 251-256.
- Bosch, J., Boyero, L. (2006). Female Iberian midwife toads (*Alytes cisternasii*) use call order to reach particular males in dense choruses. *Journal of Ethology*, 24 (3): 291-295.
- Bosch, J., Márquez, R. (1996a). Acoustic competition in male midwife toads *Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*: response to neighbour size and calling rate. Implications for female size. *Ethology*, 102: 841-855.
- Bosch, J., Márquez, R. (1996b). Discriminant functions for sex determination in two midwife toads (*Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*). *Herpetol. J.*, 6: 105-109.
- Bosch, J., Márquez, R. (2000). Acoustical interference in the advertisement calls of the midwife toads (*Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasii*). *Behaviour*, 137: 249-263.
- Bosch, J., Márquez, R. (2001). Female courtship call of the Iberian midwife toad (*Alytes cisternasii*). *Journal of Herpetology*, 35 (4): 647-652.
- Bosch, J., Márquez, R. (2002). Female preference function related to precedence effect in an amphibian anuran (*Alytes cisternasii*) tests with non-overlapping calls. *Behavioral Ecology*, 13: 149-153.
- Bosch, J., Márquez, R. (2005). Female preference intensities on different call characteristics and symmetry of preference above and below the mean in the Iberian midwife toad *Alytes cisternasii*. *Ethology*, 111 (3): 323-333.
- Bosch, J., Márquez, R., Boyero, L. (2003). Behavioural patterns, preference and motivation of female midwife toads during phonotaxis tests. *Journal of Ethology*, 21: 61-66.
- Bosch, J., Wilczynski, W. (2003). Auditory tuning of the iberian midwife toad, *Alytes cisternasii*. *Herpetological Journal*, 13: 53-57.
- Brito-e-Abreu, F., Azevedo, R. R., Rosa, H. D., Crespo, E. G. (1992). Hybridization of *Alytes cisternasii* and *A. obstetricans* (Discoglossidae) in the laboratory. II Congreso Luso-Español de Herpetología Granada, Septiembre 1992.
- Brito-e-Abreu, F., Rosa, H. D., Paulo, O. S., Moreira, P. L., Almeida, A. P., Crespo, E. G. (1996). Morphological distinction of Iberian midwife toads: *Alytes obstetricans* may have two metacarpal tubercles. *Amphibia-Reptilia*, 17: 67-70.
- Brown, L. E., Crespo, E. G. (2000). *Burrowing behavior of the midwife toads Alytes cisternasii and Alytes obstetricans* (Anura, Discoglossidae). *Alytes*, 17: 101-113.
- Carbajo Molinero, F., De Lope Rebollo, F. (1978). Breves notas sobre el sapo partero ibérico (*Alytes cisternasii* Boscá). *Doñana, Acta Vertebrata*, 5: 97-100.

Carvalho, F., Mira, A. (2011). Comparing annual vertebrate road kills over two time periods, 9 years apart: a case study in mediterranean farmland. *European Journal of Wildlife Research*, 57: 157-174.

Ceacero, F., García-Muñoz, E., Pedrajas, L., Hidalgo, A., Guerrero, F. (2007). Actualización herpetológica de la provincia de Jaén. Pp. 130-139. En: Gosá, A., Egaña-Callejo, A., Rubio, X. (Eds.). Herpetología iberiarraren egoera = Estado actual da Herpetologia Ibérica = Estado actual de la Herpetología Ibérica : Lehen Herpetologia Kongressua Euskal Herrian, IX Congresso Luso-Espanhol, XIII Congreso Español de Herpetología. Munibe. Suplemento, nº 25. 303 pp.

Consejería de Medio Ambiente. (2001). *Libro Rojo de los Vertebrados Amenazados de Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla.

Cordero del Campillo, M., Castañón Ordóñez, L., Reguera Feo, A. (1994). *Índice- catálogo de zooparásitos ibéricos*. Segunda edición. Secretariado de publicaciones, Universidad de León.

Crespo, E. G. (1976). Contribuição para o conhecimento da biología das espécies Ibéricas de *Alytes*, *Alytes obstetricans boscai* (Lataste 1879) e *Alytes cisternasii* (Boscá 1879) (Amphibia Discoglossidae). Testes de precipitação e electroforéticos. *Bol. Soc. Port. Cienc. Nat.*, 17: 39-54.

Crespo, E. G. (1979). *Contribuição para o conhecimento da biología das espécies Ibéricas de Alytes*, *Alytes obstetricans boscai* (Lataste 1879) e *Alytes cisternasii* (Boscá 1879) (Amphibia Discoglossidae). *A problemática da especiação de Alytes cisternasii*. Fac. Cien. Univ. Lisboa.

Crespo, E. G. (1981a). Contribuição para o conhecimento da biología das espécies ibéricas de *Alytes*, *Alytes obstetricans boscai* (Lataste 1879) e *Alytes cisternasii* (Boscá 1879) (Amphibia Discoglossidae). Emissões sonoras. *Arquivos do Museu Bocage* (C), 1: 57-75.

Crespo, E. G. (1981b). Contribuição para o conhecimento da biología das espécies Ibéricas de *Alytes*, *Alytes obstetricans boscai* (Lataste 1879) e *Alytes cisternasii* (Boscá 1879) (Amphibia Discoglossidae). Regulação hídrica- Balanço osmótico. *Arquivos do Museu Bocage.*, 1: 77-132.

Crespo, E. G. (1981c). Contribuição para o conhecimento da biología das espécies Ibéricas de *Alytes*, *Alytes obstetricans boscai* (Lataste 1879) e *Alytes cisternasii* (Boscá 1879) (Amphibia Discoglossidae). Tegumento (histologia e polipeptidos activos). *Arquivos do Museu Bocage*. (sér. C), 1: 33-56.

Crespo, E. G. (1982a). Contribuição para o conhecimento da biología das espécies ibéricas de *Alytes*, *Alytes obstetricans boscai* (Lataste 1879) e *Alytes cisternasii* (Boscá 1879) (Amphibia Discoglossidae). Ciclos espermatogénicos e ovaricos. *Arquivos do Museu Bocage* (C), 1: 353-368.

Crespo, E. G. (1982b). Contribuição para o conhecimento da biología das espécies ibéricas de *Alytes*, *Alytes obstetricans boscai* (Lataste 1879) e *Alytes cisternasii* (Boscá 1879) (Amphibia Discoglossidae). Desenvolvimento embrionario e larvar. *Arqu. Museu Bocage* (C), 1: 313-331.

Crespo, E. G. (1982c). Contribuição para o conhecimento da biología das espécies ibéricas de *Alytes*, *Alytes obstetricans boscai* (Lataste 1879) e *Alytes cisternasii* (Boscá 1879) (Amphibia Discoglossidae). Morfologia dos adultos e dos girinos. *Arquivos do Museu Bocage* (C), 1: 255-295.

Crespo, E. G. (1982d). Contribuição para o conhecimento da biología das espécies Ibéricas de *Alytes*, *Alytes obstetricans boscai* (Lataste 1879) e *Alytes cisternasii* (Boscá 1879) (Amphibia Discoglossidae). Ovos, posturas (Épocas de reprodução). *Arquivos do Museu Bocage*. Serie A., 1: 453-466.

Crespo, E. G. (1986). Skeletal ossification sequence during metamorphosis of *Alytes cisternasii* and *Alytes obstetricans boscai* tadpoles. Comunicación I Reunión de la Sociedad Española de Herpetología. Benicasim.

- Crespo, E. G. (1997). *Alytes cisternasii* Boscá, 1879. Pp. 126-128. En: Pleguezuelos, J. M. (ed.). *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Granada.
- Crespo, E. G., Oliveira, M. E., Rosa, H. C., Paillette, M. (1989). Mating calls of the Iberian midwife toads *Alytes obstetricans boscai* and *Alytes cisternasii*. *Bioacoustics*, 2: 1-9.
- Crespo, E. G. (1982e). Sur la biologie évolutive des Alytes ibériques. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 22: 38-41.
- Cruz, M. J., Rebelo, R. (2005). Vulnerability of Southwest Iberian amphibians to an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*. *Amphibia-Reptilia*, 26 (3): 293-303.
- Da Silva, E. (1994). Contribución al Atlas herpetológico de la provincia de Badajoz I: Anfibios. *Rev. Esp. Herp.*, 8: 87-94.
- Delfino, G. (1979). Le ghiandole granulose cutanee di *Alytes cisternasii* Boscá e *Discoglossus pictus* Otth (Anfibi, Anuri, Discoglossidi): Struttura, ultrastruttura e alcuni dati citochimici. *Arch. Ital. Anat. Embriol.*, 84: 421-448.
- Doadrio, I. (1988). Delimitation of areas in the Iberian Peninsula on the basis of freshwater fishes. *Bonn. Zool. Beitr.*, 39: 113-128.
- Ferrand de Almeida, N., Ferrand de Almeida, P., Gonçalves, H., Sequeira, F., Teixeira, J., Ferrand de Almeida, F. (2001). *Guía Fapas Anfibios e Répteis de Portugal*. Fapas, Porto.
- García-Jiménez, J. M., Prieto Martín, J. (1992). Primeros datos para la elaboración del atlas de anfibios y reptiles de la provincia de Avila. *El Cervunal*, 4: 60-67.
- García-París, M. (1985). *Los anfibios de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- García-París, M. (1992). *Aportaciones al conocimiento de la evolución del género Alytes*. Tesis doctoral. Universidad Complutense, Madrid.
- García-París, M., Astudillo, G., Prieto, J., Márquez, R. (1990). Distribución de *Alytes cisternasii* Boscá, 1879 en el centro de la Península Ibérica. *Rev. Esp. Herp.*, 4: 87-92.
- García-París, M., Martín, C., Dorda, J., Esteban, M. (1989). Atlas provisional de los anfibios y reptiles de Madrid. *Rev. Esp. Herp.*, 3: 237-257.
- García-París, M., Martín, C., Dorda, J., Esteban, M. (1989). *Los anfibios y reptiles de Madrid*. Servicio de Extensión Agraria, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Godinho, M. R., Teixeira, J., Rebelo, R., Segurado, P., Loureiro, A., Álvares, F., Gomes, N., Cardoso, P., Camilo-Álves, C., Brito, J. C. (1999). Atlas of the continental Portuguese herpetofauna: an assemblage of published and new data. *Rev. Esp. Herp.*, 13: 61-82.
- Gonçalves, V., Amaral, S., Rebelo, R. (2007). Iberian midwife toad (*Alytes cisternasii*) tadpoles show behavioural modifications when faced with a recently introduced predator, *Procambarus clarkii*. Pp. 180-188. En: Gosá, A., Egaña-Callejo, A., Rubio, X. (Eds.). *Herpetologia iberiarraren egoera = Estado actual da Herpetologia Ibérica = Estado actual de la Herpetología Ibérica : Lehen Herpetologia Kongressua Euskal Herrian, IX Congresso Luso-Espanhol, XIII Congreso Español de Herpetología*. Munibe. Suplemento, nº 25. 303 pp.
- Gonçalves, V., Amaral, S., Rebelo, R. (2011). Behavioural responses of Iberian midwife toad tadpoles (*Alytes cisternasii*) to chemical stimulus of native (*Natrix maura* and *Squalius pyrenaicus*) and exotic (*Procambarus clarkii*) predators. *Basic and Applied Herpetology*, 25: 55-64.
- Goncalves, H., Martínez-Solano, I., Pereira, R. J., Carvalho, B., García-Paris, M., Ferrand, N. (2009). High levels of population subdivision in a morphologically conserved Mediterranean toad (*Alytes cisternasii*) result from recent, multiple refugia: evidence from mtDNA, microsatellites and nuclear genealogies. *Molecular Ecology*, 18 (24): 5143-5160.

- Gonçalves, H., Pereira, R., Rowe, G., Beebee, T., Ferrand, N. (2005). Isolation and characterization of two dinucleotide and four tetranucleotide polymorphic microsatellite loci in the Iberian midwife toad *Alytes cisternasii*. *Molecular Ecology Notes*, 5 (4): 767-769.
- González de la Vega, J. P. (1988). *Anfibios y Reptiles de la Provincia de Huelva*. Ertisa, Huelva.
- Gragera Díaz, F., Corbacho, M. A., de Avalos Schlegel, J. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Badajoz. Septiembre 1991. Pp. 136-144. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Heinzmann, U. (1970). Untersuchungen zur bio-akustik und ökologie der geburtshelferkröte. *Oecologia*, 5: 19-55.
- Herrero, P. (1984). Estudios citogenéticos en *Baleaphryne muletensis*. Pp. 223-230. En: Hemmer, H., Alcover, J. A. (Eds.). *Història biològica del ferreret (Life history of the Mallorcan midwife toad)*. Moll, Ciutat de Mallorca.
- Lizana Avia, M. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Salamanca, con datos aislados de la Sierra de Gredos y provincia de Zamora. Septiembre 1991. Pp. 115-117. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Lizana, M., del Arco, C., Morales, J. J., Bosch, J., Cejudo, D., López González, F. J., Gutiérrez, J., Martín Sánchez, R. (1995). Atlas provisional de la herpetofauna en el Sistema Central Segoviano. *Rev. Esp. Herp.*, 9: 113-132.
- Llusia, D., Márquez, R., Beltrán, J. F., Benítez, M., do Amaral, J. P. (2013a). Calling behaviour under climate change: geographical and seasonal variation of calling temperatures in ectotherms. *Global Change Biology*, 19 (9): 2655-2674.
- López-Jurado, L. F., Ruiz Caballero, M., Dos-Santos Freitas, L. (1979). Biología de la reproducción de *Alytes cisternasii* Boscá 1879. *Doñana, Acta Vertebrata*, 6: 6-17.
- López-Jurado, L. F., Ruiz Caballero, M., Dos-Santos Freitas, L. (1979). Biología de la reproducción de *Alytes cisternasii* Boscá 1879. *Doñana, Acta Vertebrata*, 6: 6-17.
- López-Jurado, L. F., Ruiz, M., Santaella, R. (1980). Características de la distribución de los anfibios anuros y urodelos en la provincia de Córdoba. *II Reun. Iberoam. Conserv. Zool. Vert.*, 15-25.
- López-Jurado, L. F., Ruiz-Caballero, M., Santaella, R. (1980). Agrupamientos de *Alytes cisternasii* bajo el mismo refugio. *Doñana, Acta Vertebrata*, 7: 103-104.
- López Redondo, J. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Madrid. Septiembre 1991. Pp. 168-179. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- López Redondo, J., López Redondo, G. (1992). Aproximación a los primeros resultados globales provisionales del PMVC. Pp. 22-34. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Malkmus, R. (1982). Beitrag zur Verbreitung der Amphibien und Reptilien Portugals. *Salamandra*, 18: 218-299.
- Malkmus, R. (1995). *Amphibien und reptilien Portugals, Madeiras und der Azoren*. Die Neue Brehm Bücherei, 621. Westarp Wiss, Magdeburg.
- Malkmus, R. (2004). *Amphibians and Reptiles of Portugal, Madeira and the Azores-Archipelago*. A. R. G. Gantner Verlag K. G., Ruggell.

Malkmus, R. (2012). *Alytes cisternasii* Boscá, 1879 – Iberische Geburtshelferkröte. Pp. 17-40. En: Grossenbacher, K. (Ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 5/I. Froschlurche (Anura). I (Alytinae, Bombinatoridae, Pelodyidae, Pelobatidae). Aula Verlag, Wiebelsheim.

Márquez, R. (1989). Larger midwife toads (*Alytes cisternasii* & *A. obstetricans*) are better seductors but not better fathers. Comunicación: First World Congress of Herpetology. University of Kent at Canterbury, United Kingdom. 11-19 septiembre 1988.

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

Márquez, R. (1991). Reproductive phenology of midwife toads (*Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*) in the Iberian Peninsula. In: 6th Ordinary General Meeting, Societas Europaea Herpetologica. Budapest, Hungary. 13-23 agosto 1991.

Márquez, R. (1992). Terrestrial paternal care and short breeding seasons: Reproductive phenology of the midwife toads *Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*. *Ecography*, 15: 279-288.

Márquez, R. (1993). Male reproductive success in two midwife toads (*Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 32: 283-291.

Márquez, R. (1994). Size of eggs and tadpoles at hatching in the midwife toads *Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*: Implications for female choice. In: 2nd World Congress of Herpetology. Adelaide, Australia 28 dec 1993-6 Jan 1994.

Márquez, R. (1995). Female choice in the midwife toads (*Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*). *Behaviour*, 132:151-161.

Márquez, R. (1996). Egg mass and size of tadpoles at hatching in the midwife toads *A. obstetricans* and *A. cisternasii*. Implications for female choice. *Copeia*, 1996: 824-831.

Márquez, R. (2001). Male parental care and communication in the midwife toads (*Alytes obstetricans* & *Alytes cisternasii*). *Pianura*, 13: 309-312.

Márquez, R. (2002). Aspectos cuantitativos sobre las puestas de los sapos parteros *Alytes cisternasii* y *Alytes obstetricans*. En: VII Congreso Luso-Español de Herpetología. Universidad de Évora (Portugal). Octubre 2002. Évora, Portugal.

Márquez, R., Bosch, J. (1995). Advertisement calls of the midwife toads *Alytes* (Amphibia, Anura, Discoglossidae) in continental Spain. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 33: 185-192.

Márquez, R., Bosch, J. (1997a). Female preference in complex acoustical environments in the midwife toads *Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasii*. *Behavioral Ecology*, 8: 588-594.

Márquez, R., Bosch, J. (1997b). Male advertisement call and female preference in sympatric and allopatric midwife toads (*Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasii*). *Animal Behaviour*, 54: 1333-1345.

Márquez, R., Bosch, J. (2001). Communication and mating in the midwife toads *Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*. Ten years of studies. Pp. 220-231. En: Ryan, M. J. (Ed.). *Recent advances in Anuran communication*. Smithsonian Institution Press, Washington.

Márquez, R., Bosch, J. (2003). Temporal encoding of information in the advertisement call of the Iberian midwife toad (*Alytes cisternasii*). The importance of rise time. *Behaviour*, 140: 113-123.

Márquez, R., Bosch, J., Eekhout, X. (2008). Intensity of female preference quantified through playback setpoints: call frequency versus call rate in midwife toads. *Animal Behaviour*, 75 (1): 159-166.

- Márquez, R., Bosch, J., Eekhout, X. (2010). Intensity of female preference for call source level in midwife toads *Alytes cisternasii* and *A. obstetricans*. *Behaviour*, 147 (9): 1185-1199.
- Márquez, R., Bosch, J., Penna, M. (2006). Sound pressure level of advertisement calls of *Alytes cisternasii* and *Alytes obstetricans* (Anura, Discoglossidae). *Bioacoustics*, 16: 27-37.
- Márquez, R., Crespo, E. G. (2002). *Alytes cisternasii*. Pp. 73-75. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza- Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Márquez, R., Esteban, M., Castanet, J. (1997). Sexual size dimorphism and age in the midwife toads *Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*. *Journal of Herpetology*, 31: 52-59.
- Márquez, R., Llusia, D., Beltrán, J. F. (2014). Aplicación de la bioacústica al seguimiento de anfibios. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 25 (2): 52-58.
- Márquez, R., Llusia, D., Beltrán, J. F., do Amaral, J. P., Bowker, R. G. (2007). Anurans, the group of terrestrial vertebrates most vulnerable to climate change: a case study with acoustic monitoring in the Iberian Peninsula. Pp. 43-51. En: *International Expert Meeting on IT-Based Detection of Bioacoustical Patterns, December 7-10, 2007* INA Vilm. Bundesamt für Naturschutz & Universität Bonn, Bonn.
- Márquez, R., Verrell, P. (1990). The courtship and mating of the Iberian midwife toad, *Alytes cisternasii* (Amphibia, Anura, Discoglossidae). I Congresso Luso-Espanhol de Herpetologia. Lisboa. Portugal, 24-27 October.
- Márquez, R., Verrell, P. (1991). The courtship and mating of the Iberian midwife toad, *Alytes cisternasii* (Amphibia, Anura, Discoglossidae). *Journal of Zoology* (London), 225: 125-139.
- Martínez-Solano, I., Gonçalves, H. A., Arntzen, J. W., García-París, M. (2004). Phylogenetic relationships and biogeography of midwife toads (Discoglossidae: *Alytes*). *Journal of Biogeography*, 31: 603-618.
- Mellado, J. (1976). Sobre la alimentación del sapo partero ibérico (*Alytes cisternasii* Boscá) (Anura, Discoglossidae). *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 5: 81-84.
- Morales, J. J., Lizana, M., Martín-Sánchez, R., López-González, J. (1997). Nuevos datos sobre la distribución de anfibios en la provincia de Salamanca. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 8: 12-14.
- Oliveira, M. E., Crespo, E. G. (1989). *Atlas da distribuição dos anfíbios e répteis de Portugal continental*. Serviço Nacional de Parques, Reservas e Conservação da Natureza, Lisboa.
- Palomo, J. A. (1993). Atlas provisional de los Anfibios y Reptiles de Extremadura. *Aegyptus*, 11: 7-20.
- Pargana, J. M., Paulo, O. S., Crespo, E. G. (1997). *Anfíbios e Répteis do Parque Natural da Serra de São Mamede*. Parque Natural da Serra de São Mamede, Instituto da Conservação da Natureza, Portalegre.
- Penna, M., Llusia, D., Márquez, R. (2012). Propagation of natural toad calls in a Mediterranean terrestrial environment. *Journal of the Acoustical Society of America*, 132 (6): 4025-4031.
- Penna, M., Márquez, R., Bosch, J., Crespo, E. G. (2006). Nonoptimal propagation of advertisement calls of midwife toads in Iberian habitats. *Journal of the Acoustical Society of America*, 119 (2): 1227-1237.
- Penna, M., Velasquez, N. A., Bosch, J. (2015). Dissimilarities in auditory tuning in midwife toads of the genus *Alytes* (Amphibia: Anura). *Biological Journal of the Linnean Society*, 116 (1): 41-51.
- Pérez-Mellado, V. (1983). La herpetofauna de Salamanca: Un análisis biogeográfico y ecológico. *Salamanca, Rev. Prov. Est.*, 9-10: 9-78.

- Pérez-Quintero, J. C. (1990). Atlas provisional de los anfibios y reptiles de la provincia de Huelva. *Rev. Esp. Herpetol.*, 4: 17-31.
- Pleguezuelos, J. M., Villafranca, C. (1997). Distribución altitudinal de la herpetofauna ibérica. Pp. 321-341. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.). *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Granada.
- PMVC. (2003). Mortalidad de vertebrados en carreteras. Documento técnico de conservación nº 4. Sociedad para la Conservación de los Vertebrados (SCV). Madrid. 350 pp.
- Rebello de Aguiar Junior, T., Mendes, P. (2010). Distribuicao potencial do *Alytes cisternasii* em Portugal continental: modelo conceitual da estrutura de informacao geografica. *Oecologia Australis*, 14 (4): 808-817.
- Reques Rodríguez, R. (2000). *Anfibios*. Recursos Naturales de Córdoba. Vol. 5. Diputación de Córdoba, Delegación de Medio Ambiente y Protección Civil, Córdoba.
- Ribeiro, J., Rebelo, R. (2011). Survival of *Alytes cisternasii* tadpoles in stream pools: a capture-recapture study using photo-identification. *Amphibia-Reptilia*, 32 (3): 365-374.
- Rodríguez Jiménez, A. J. (1984). Fenología del sapo partero ibérico (*Alytes cisternasii* Boscá, 1879). *Alytes* (España), 2: 9-23.
- Rodríguez Jiménez, A. J. (1988). Fenología de una comunidad de anfibios asociada a cursos fluviales temporales. *Doñana, Acta Vertebrata*, 15: 29-43.
- Rosa, H. D., Viegas, A. M., Crespo, E. G. (1990). Genetic structure of Portuguese populations of midwife toads, with special reference to an isolate of *Alytes obstetricans* from Serra de S. Mamede. *Portugaliae Zoologica*, 1: 15-25.
- Rosalino, L. M., Loureiro, F., MacDonald, D. W., Santos-Reis, M. (2005). Dietary shifts of the badger (*Meles meles*) in Mediterranean woodlands: an opportunistic forager with seasonal specialisms. *Mammalian Biology*, 70 (1): 12-23.
- Salvador, A., García-París, M. (2001). *Anfibios españoles*. Esfagnos-Canseco, Talavera de la Reina.
- Sanchiz, B. (1984). Análisis filogenético de la tribu Alytini (Anura, Discoglossidae) mediante el estudio de su morfoestructura ósea. Pp. 61-108. En: Hemmer, H., Alcover, J. A. (Eds.). *Història biològica del ferreret (Life history of the Mallorcan midwife toad)*. Moll, Ciutat de Mallorca.
- Serviço Nacional de Parques Reservas e Conservação da Natureza. (1990). *Livro vermelho dos vertebrados de Portugal*. Vol I Mamíferos, Aves, Répteis e Anfíbios. Secretaria de estado do Ambiente e Defesa do Consumidor, Lisboa.
- Teixeira, J. (2008). *Alytes cisternasii* Boscá, 1879. Pp. 104-105. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M. A., Paulo, O. S. (Eds.). *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa. 257 pp.
- Viegas, A. M., Crespo, E. G. (1985). Sur la structure génétique de deux "populations" allopatriques d' *Alytes obstetricans boscai* et d' *Alytes cisternasii* (Amphibia, Discoglossidae) du Portugal. *Alytes*, 4: 1-11.