

Ranita de San Antonio – *Hyla molleri* Bedriaga, 1889

Manuel E. Ortiz-Santaliestra

University of Koblenz-Landau, Institut for Environmental Sciences
Fortstraße 7, Building C1, Room 101b, D-76829 Landau

Fecha de publicación: 29-04-2015



© I. Martínez-Solano

Sinónimos y combinaciones

Hyla arborea molleri Bedriaga, 1889; *Hyla meridionalis molleri* - Parker, 1956.

Origen y evolución

A mediados del siglo XX, todas las ranas arborícolas eurosiberianas se consideraban una única especie (*Hyla arborea*, Mertens y Wermuth, 1960), pero diversos estudios basados en características morfológicas y moleculares, así como en cantos reproductores, mostraron el carácter supraespecífico del taxón (Duellman, 1977). Sin embargo, durante muchos años, *Hyla molleri* se ha seguido considerando una subespecie de *H. arborea*, consideración sustentada en el carácter críptico de las especies tanto a nivel morfológico como a nivel bioacústico (Schneider, 1974). No fue hasta bien entrado el siglo XXI que diversos estudios moleculares han servido para elevar el taxón a rango de especie.

Basándose en el estudio de la secuencia de aminoácidos de la albúmina, Riehl et al. (1995) estimaron la divergencia de los taxones asiáticos en torno a los 24 millones de años atrás. Posteriormente, una primera divergencia dentro de los linajes del Paleártico occidental habría dado lugar a la separación de *Hyla meridionalis*, hace unos 10 millones de años según diversos estudios basados en marcadores mitocondriales y nucleares (Smith et al., 2005; Stöck et al., 2008, 2012; Gvoždík et al., 2015). Riehl et al. (1995) sugirieron, mediante el análisis de aminoácidos de la albúmina, que la separación entre los taxones europeos (*H. arborea* s.l.) y los del Oriente Medio (*Hyla savignyi*) se habría producido hace unos 6 millones de años. La filogenia del grupo *H. arborea* s.l. realizada por Stöck et al. (2008) basada en marcadores mitocondriales y un gen nuclear mostró que *H. molleri* era un linaje bien definido y separado del resto. Si bien las afinidades de *H. molleri* quedaban sin resolver en la topología nuclear, la filogenia obtenida a partir de ADN mitocondrial mostró una estrecha relación entre *H. molleri* e *Hyla orientalis*, presente en Asia Menor, lo que llama la atención debido a la distancia geográfica entre ambas especies. Gvoždík (2009), utilizando marcadores mitocondriales distintos a los empleados por Stöck et al. (2008, 2012), obtuvo un resultado que apoyaba que *H. orientalis*, *H. molleri* e *H. arborea* s.s. formarían un clado diferenciado. Barth et al. (2011) confirmaron, mediante dos genes mitocondriales, la divergencia entre *H. molleri* e *H. arborea* s.s. apuntada por Stöck et al. (2008). Posteriormente, mediante el análisis de un mayor número de localidades que en su trabajo de 2008, Stöck et al. (2012) confirmaron la divergencia del linaje correspondiente a *H. molleri* con base tanto a marcadores mitocondriales como nucleares. También Gvoždík et al. (2015), utilizando marcadores tanto mitocondriales como nucleares, describen un elevado grado de diferenciación genética de *H. molleri*, con *H. orientalis* como especie hermana.

El análisis de ADN mitocondrial sugirió una relación politómica entre los diferentes linajes del grupo *H. arborea* s.l., entre los que se encontraría el formado por *H. molleri* e *H. orientalis*; según Stöck et al. (2008), esta politomía habría surgido como consecuencia de la crisis del Mesiniense, hace 5,3 millones de años, la cual habría resultado en el aislamiento de dichos linajes. Estudios posteriores revelaron que la mayoría de los linajes dentro del grupo *H. arborea* s.l. se originarían entre el Mioceno superior y el Plioceno inferior (Stöck et al., 2011, 2012), mientras que la divergencia entre *H. molleri* y su especie hermana, *H. orientalis*, sería de las más modernas, situándose claramente dentro del Plioceno, en torno a los 3,5-3,7 millones de años atrás. Gvoždík et al. (2015) confirmaron que la radiación de los linajes correspondientes al grupo *H. arborea* s.l. ocurriría durante el Plioceno, pero sitúan la divergencia entre *H. molleri* y su taxón hermano, *H. orientalis*, probablemente dentro del Pleistoceno, entre los 0,4 y los 2,8 millones de años atrás.

Resulta llamativo que, según la mayoría de los trabajos, incluyendo todos los análisis basados en ADN mitocondrial, *H. molleri* forme un clado bien definido junto a su especie hermana, *H. orientalis*, cuyas poblaciones más cercanas aparecerían al este de los Balcanes, a un mínimo de 1.500 km de distancia del rango geográfico de *H. molleri*. Gvoždík et al. (2015) han propuesto dos explicaciones a este hecho: en primer lugar, la reciente divergencia entre ambas especies (hace 1,4 millones de años según los análisis realizados por estos autores) coincidiría con una época de enfriamiento de la región Mediterránea que causaría no sólo el aislamiento

de las especies sino también una reducción del rango geográfico de las mismas. La otra explicación es que la divergencia no sería tan reciente, tal y como sugiere el análisis de marcadores nucleares llevado a cabo por Gvoždík et al. (2015), habiéndose producido una captura mitocondrial con introgresión de genes desde *H. orientalis* hacia *H. molleri* durante un contacto posterior, acaecido en un periodo climáticamente favorable del Pleistoceno inferior. Los autores del trabajo proponen esta segunda opción como la más plausible.

Descripción del adulto

Descripciones generales de la morfología de la especie pueden encontrarse en trabajos recopilatorios (García-París et al., 2004) o en guías de campo (García-París, 1985; Salvador, 1985; Barbadillo, 1987; Barbadillo et al., 1999; Ferrand de Almeida et al., 2001; Salvador y García-París, 2001).

Rana de pequeño tamaño, con la cabeza más ancha que larga y el hocico redondeado y corto, aproximadamente de la misma longitud que el diámetro del ojo. Los ojos aparecen en posición lateral, con la pupila horizontal y el iris con un tono dorado salpicado por un moteado negro. El espacio interorbitario es al menos de la misma longitud que la del párpado superior. El tímpano es bien visible y presenta un diámetro similar a la mitad del diámetro del ojo. El borde del rostro está muy marcado. Los dientes prevomerianos forman dos grupos transversales o ligeramente oblicuos entre las coanas. Carece de glándulas parótidas.

Las extremidades anteriores son relativamente cortas, con los dedos ligeramente palmeados en la base, siendo el primero más corto, el tercero más largo, y el segundo y el cuarto de longitud intermedia e iguales entre sí. Presentan tubérculos subarticulares y palmares redondeados, pequeños y blandos. Las extremidades posteriores son largas y ágiles; los dedos presentan una palmeadura en sus dos tercios inferiores, además de tubérculos subarticulares salientes, un tubérculo metatarsal interno desarrollado y con forma oval y un tubérculo metatarsal externo poco diferenciado. En el borde interno de la zona tarsal aparece un pliegue marcado. Al abatir la extremidad hacia delante, la articulación tibio-tarsal alcanza la altura del ojo. Los dedos tanto de las extremidades anteriores como de las posteriores presentan discos adhesivos en sus extremos, siendo los de los miembros anteriores algo más grandes.



Figura 1. Ranita de San Antonio. (C) Í. Martínez-Solano

La coloración dorsal es muy llamativa, de un verde claro muy intenso, generalmente uniforme, lo que se ve resaltado por la textura lisa y brillante de la piel. Sin embargo, se han observado casos de pigmentación azul en Galicia (García y Cifuentes, 1991; Galán y Fernández-Arias, 1993; Rivera et al., 2001). En individuos recién metamorfoseados, la coloración verde típica es más pálida que en los adultos. La coloración ventral es blanca o amarillenta, sobre una piel granulosa, con tonos amarillentos o rosados en la cara interna de las patas posteriores y de los dedos. En los machos, la piel de la garganta es lisa, adquiriendo colores pardos o verdosos claramente distinguibles del resto de la región ventral, más o menos oscuros en función de los pliegues del saco vocal. Tanto machos como hembras presentan bandas laterales oscuras en ambos costados que recorren longitudinalmente todo el cuerpo, desde el hocico pasando por el ojo y el tímpano, y que en la región lumbar dibujan sendos bucles dirigidos hacia la parte dorsal con una ligera inclinación hacia la zona anterior (Figura 1). En individuos recién

metamorfoseados, estas líneas laterales aparecen interrumpidas o difuminadas con relativa frecuencia (García-París, 1985).

Dimorfismo sexual

Los machos presentan un saco vocal que, cuando está hinchado, tiene un tamaño mayor que el de la cabeza, y cuando está deshinchado forma pliegues en la garganta cuya coloración y textura son diferentes al resto de la zona ventral. Durante la época de celo el macho desarrolla pequeñas rugosidades en el primer dedo de las extremidades anteriores.

Tamaño

Según la mayoría de los trabajos tanto generales (García-París et al., 2004), como de poblaciones concretas (García et al., 1987; Márquez-M. de Orense y Tejedo-Madueño, 1990; Márquez et al., 2005), el tamaño medio de los ejemplares adultos varía entre los 35 y los 45 mm de longitud total, habiéndose citado una hembra de 49 mm en León (García et al., 1987), lo que supone el ejemplar más grande de *H. molleri* registrado hasta la fecha. En la misma población leonesa, García et al. (1987) encuentran un claro dimorfismo sexual en el tamaño corporal, con machos y hembras mostrando longitudes totales medias de 36,4 y 42,6 mm, respectivamente. En cuanto a la masa corporal, Márquez-M. de Orense y Tejedo-Madueño (1990) describen también un patrón de dimorfismo sexual en una población al sur de la provincia de Salamanca, con pesos medios de 4,4 y 7,1 g en machos y hembras, respectivamente. La masa corporal media de los machos cantores estudiados en diversas poblaciones portuguesas fue de 4,41 g (Márquez et al., 2005).

Descripción de los huevos y de la larva

Los huevos miden 1,5 mm de diámetro y son de color amarillento, con tonos pardos claros en el polo animal. Las puestas consisten en pequeños paquetes que caen sobre el fondo o, más comúnmente, son adheridos a la vegetación a unos pocos centímetros de profundidad, aunque bien protegidos por las plantas. Cada paquete contiene entre 30 y 60 huevos, pudiendo una misma hembra depositar entre 250 y 1.250 huevos en una temporada (Álvarez y Salvador, 1984; García-París, 1985, 1989; Salvador, 1985; García-París et al., 1989, 2004; Galán y Fernández-Arias, 1993; Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009).

Las larvas eclosionan con una longitud total entre 5 y 8 mm, llegando a alcanzar e incluso superar los 45 mm, aunque lo normal es que las tallas máximas no superen los 40 mm. Presentan una coloración dorsal y lateral parda con un claro tono verdoso y reflejos metálicos e irisados, y una coloración ventral en tonos muy claros. La región muscular de la cola presenta una banda longitudinal oscura que recorre la zona media y la región dorsal; ocasionalmente puede aparecer una segunda banda oscura en la zona ventral. El espiráculo se abre en la parte ventral del costado izquierdo y se dirige recto hacia atrás. El ano se sitúa en la parte derecha del cuerpo, con una abertura alargada cuyo borde inferior está en contacto con el borde de la cresta ventral. Los ojos aparecen en posición claramente lateral mientras que la boca se dirige oblicua hacia delante y hacia abajo. El disco oral no aparece completamente rodeado por las papilas labiales y presenta dos filas de dentículos superiores, la inferior con una pequeña interrupción central, y tres inferiores. Las crestas caudales están muy desarrolladas y alcanzan bastante altura, presentando pequeñas manchas oscuras. La cresta superior se extiende hasta muy adelante, quedando su inserción anterior prácticamente a la altura de los ojos; además, hacia la parte posterior del cuerpo la curvatura del borde de dicha cresta pasa de ser convexa a cóncava. El extremo de la cola es puntiagudo (Álvarez y Salvador, 1984; García-París, 1985, 1989; Salvador, 1985; García-París et al., 1989, 2004; Galán y Fernández-Arias, 1993; Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009).

Características citogenéticas y bioquímicas

García-París et al. (2004) hablan de un cariotipo formado por 24 cromosomas, basándose en estudios llevados a cabo con poblaciones de *H. arborea*. Como sucede en el resto de las

especies de *Hyla*, los cromosomas sexuales parecen homomórficos, hasta el punto de impedir la distinción cariológica de los cromosomas X e Y en machos (Anderson, 1991), lo que en principio llevó a sugerir la ausencia de recombinación entre cromosomas sexuales. Sin embargo, Stöck et al. (2011) observaron una mayor similitud entre cromosomas X e Y de diferentes especies del género *Hyla* que entre el cromosoma X y el Y dentro de la misma especie, lo que apuntaría a la existencia de procesos de recombinación, demostrados posteriormente por Guerrero et al. (2012) para diversas especies, incluida *H. molleri*.

Barth et al. (2011) describieron, mediante dos genes mitocondriales, una baja diversidad genética dentro de los 147 ejemplares de 33 poblaciones estudiadas de *H. molleri* en la práctica totalidad de su área de distribución ibérica, algo que ya habían apuntado Rosa y Oliveira (1994) mediante el análisis alozimático de 21 loci en poblaciones de *H. molleri* procedentes de diferentes localidades de Portugal.

Las albúminas y globulinas han sido estudiadas en muestras de suero tomadas en poblaciones portuguesas (Crespo y Viegas, 1973), habiéndose observado que los machos presentan niveles de albúmina superiores a los de las hembras.

Variación geográfica

Tradicionalmente, *H. molleri* se había considerado una subespecie dentro de *H. arborea*. Tras la definición de *H. molleri* como especie con los estudios moleculares publicados a partir de 2008, nos encontramos ante un taxón sin apenas variaciones geográficas. Únicamente Barth et al. (2011), mediante un análisis preliminar con base a dos marcadores mitocondriales, sugieren la existencia de una ligera diferenciación genética de las poblaciones de la costa norte de Galicia, resultado similar al obtenido por Gvoždík et al. (2015) utilizando uno de los marcadores empleados por Barth et al. (2011) además de otro marcador mitocondrial diferente.

Hábitat

Vive desde el nivel del mar hasta los 2.140 m en la Sierra de Guadarrama (Martínez-Solano, 2006) o los 2100 m en el Sistema Ibérico (Meijide et al., 1994), si bien en zonas montañosas se hace cada vez más escasa a partir de los 1.000 m (Arribas, 1985).

Requiere hábitats húmedos, por lo que suele aparecer asociada preferentemente a sotos fluviales, aunque también a arroyos, prados húmedos y charcas (Arribas, 1985; Márquez, 2002), siempre con abundante vegetación herbácea o de matorral en las orillas de los medios acuáticos (Arribas, 1985; García-París, 1985), ya que estas zonas con buena cobertura vegetal sirven a los adultos como refugio durante el día (Márquez, 2002). En general, siempre que se den estas condiciones, puede encontrarse en cualquier tipo de hábitat, desde los bosques más húmedos hasta las zonas agrícolas o esteparias (Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). En Teruel, se ha descrito una preferencia por zonas con sustratos silíceos (Serrano Eizaguerri et al., 2001).

Para la reproducción muestra preferencia por medios estables (Márquez, 2002). Alarcos et al. (2003) mencionan la preferencia por reproducirse en charcas ubicadas en zonas de vaguada, donde se acumula más humedad y la vegetación se mantiene verde durante un periodo más prolongado que en charcas ubicadas en laderas o zonas elevadas. La vegetación acuática es una característica fundamental a la hora de seleccionar el lugar de puesta (Malkmus, 2000; Martínez-Solano et al., 2003a).

Abundancia

No existen datos publicados sobre abundancias poblacionales en esta especie.

Estado de conservación

Categoría global IUCN: no catalogada.

Categoría para España IUCN (2002): Casi Amenazada NT (Márquez, 2002).

En Portugal no se considera amenazada (Oliveira et al., 2005). La reciente identificación como especie diferente de *H. arborea* hace que su situación legal a nivel internacional sea confusa, aunque próximamente se actualizará la lista roja de anfibios europeos elaborada por la UICN, en la que se evaluarán las poblaciones ibéricas como *H. molleri* y no como parte de *H. arborea*, como hasta ahora. En cualquier caso, como parte de *H. arborea* s.l. estaría protegida por la Directiva de Hábitats de la Comunidad Europea (anexo IV) y por el Convenio de Berna (anexo III). A nivel regional, está clasificada como “Vulnerable” en los Catálogos de Especies Amenazadas de Cantabria (Decreto 120/2008, de 4 de diciembre), Comunidad de Madrid (Decreto 18/92, de 26 de marzo), Extremadura (Decreto 37/2001, de 6 de marzo) y Galicia (Decreto 88/2007, de 19 de abril), y “De Interés Especial” en el de Castilla-La Mancha (Decreto 33/1998, de 05-05-1998).

Muchas poblaciones ibéricas, sobre todo aquellas que habitan las zonas más áridas dentro del rango geográfico de la especie, localizadas en Madrid, Extremadura, Castilla-La Mancha y Extremadura, estarían en regresión (Márquez, 2002; Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). Además, las poblaciones del sureste de Castilla-La Mancha, sur de Extremadura y norte de Andalucía parecen estar muy aisladas, por lo que son particularmente vulnerables (Márquez, 2002), y lo mismo ocurriría con algunas poblaciones portuguesas en las regiones de Douro Litoral y de Minho, donde se ha producido un considerable incremento de la urbanización, y en las Sierras de Padrela y de Alvão, separadas geográficamente del resto de poblaciones de la especie (Oliveira y Pargana, 2010).

Se ha constatado la extinción de una población en Madrid como consecuencia de la desaparición de un punto de reproducción (Martínez-Solano y González-Fernández, 2003) y de otra población en Reserva Natural de Paul do Boquilobo, en el centro de Portugal, como consecuencia de la introducción del cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*) (Cruz et al., 2008). En las zonas más húmedas su estado de conservación parece claramente mejor, como muestra por ejemplo la ausencia de tendencias poblacionales entre principios de los 80 y finales de los 90 en el Parque Natural de Peñalara (Martínez-Solano et al., 2003b) o en la Sierra de la Demanda (Lagunas de Neila, Martínez-Solano et al., 2003a).

Amenazas

Sobre los efectos del cambio climático en la distribución, ver apartado de Distribución geográfica.

El progresivo incremento de la aridez, así como de las temperaturas, ha sido propuesto como una de las claves para explicar la tendencia regresiva de *H. molleri* en la Península Ibérica (Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). Dado que su conservación depende en gran medida de la disponibilidad y calidad de los puntos de agua y de la vegetación de ribera, la destrucción o alteración de sus lugares de reproducción en las zonas más áridas de su rango geográfico se postula como la principal causa de regresión en estas áreas (Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). En este sentido, las actividades que reducen la superficie de los medios acuáticos con vegetación abundante (drenaje, desecación, aplicación de herbicidas) constituyen sus mayores amenazas en Portugal (Pargana et al., 1996, Rosa y Crespo, 1997), y según Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra (2009) es una de las causas principales de su aparente regresión en Castilla y León. Los embriones y larvas de esta especie, según ensayos de toxicidad en el laboratorio, se encuentran entre los más sensibles a la contaminación por exceso de fertilizantes químicos (Ortiz et al., 2004).

También factores que afectan al hábitat terrestre, sobre todo aquellos relacionados con la destrucción de la vegetación ribereña (incendios, talas, etc.) pueden afectar a las poblaciones de la especie (Márquez, 2002). La construcción de la presa de Alqueva, al sur de Portugal, supuso la inundación de una parte significativa de la superficie ocupada por el núcleo poblacional presente en esta región, uno de los que aparecen más aislados dentro del rango geográfico de *H. molleri* en Portugal (Oliveira y Pargana, 2010).

La introducción de especies exóticas, y en concreto de *P. clarkii*, se ha propuesto como la causa de la extinción de algunas poblaciones (Cruz et al., 2008), y del descenso poblacional en puntos de Galicia (Galán, 1997, 1999). Como ocurre con *H. arborea*, *H. molleri* suele evitar

puntos de agua con presencia de peces como lugares de reproducción (Martínez-Solano et al., 2003a), por lo que la introducción de peces exóticos puede tener efectos negativos sobre las poblaciones de ranita de San Antonio.

Sobre mortalidad por atropello en carreteras, López-Redondo y López-Redondo (1992) registran 17 ranitas de San Antonio entre 7.612 anfibios muertos por atropello y PMVC (2003) registran 15 ranitas de San Antonio entre un total de 9.971 anfibios. Sillero (2008) registra en carreteras de Salamanca 16 ranitas entre 312 anfibios muertos por atropello durante los años 2000 a 2002. González-Prieto et al. (1993) registraron en la carretera Ourense-Os Peares en el año 1989 la muerte por atropello de 3 ranitas entre un total 10.870 anfibios.

Medidas de conservación

Se desconoce la existencia de medidas específicas de conservación llevadas a cabo para proteger a las poblaciones de *H. molleri*. Sin embargo, cualquier actuación de mejora del hábitat y/o creación de puntos de agua puede favorecer a las poblaciones de la especie, tal y como demuestran Alarcos et al. (2003) en el Parque Natural de los Arribes del Duero. Dada su estructura en metapoblaciones, es importante conservar el hábitat terrestre para garantizar unas condiciones favorables para la dispersión entre núcleos reproductores (Rosa, 1995; Oliveira y Pargana, 2010).

Distribución geográfica

Se distribuye por la Península Ibérica y el sur de Francia. Debido a su carácter críptico, la determinación de la separación entre los rangos geográficos de *H. molleri* e *H. arborea* solo es posible con base a caracteres moleculares, y el bajo número de poblaciones analizadas a este respecto hasta la fecha hace que no se pueda establecer con precisión el límite septentrional de la distribución de *H. molleri*. Stöck et al. (2012) establecen la zona de contacto entre especies en el norte de la región de Aquitania (suroeste de Francia), donde encuentran tanto ejemplares de *H. molleri* como híbridos entre ambas especies. Por otra parte, Gvoždík et al. (2015) encuentran, según uno de los dos marcadores nucleares empleados en ese estudio, híbridos potenciales *H. arborea* x *H. molleri* mucho más al norte, en la región de Bretaña. Sin embargo, estos autores no estudiaron poblaciones en el suroeste de Francia, por lo que no es posible la determinación exacta de la zona de contacto según los resultados de ese estudio; en cualquier caso, tanto el otro marcador molecular empleado por Gvoždík et al. (2015) como los marcadores mitocondriales atribuyen a *H. arborea* la población bretona.

En la Península Ibérica aparece ampliamente distribuida por el norte y el centro, si bien alcanza latitudes más meridionales cuanto más hacia el oeste. De este modo, falta en la totalidad de la fachada Mediterránea, estando su límite de distribución oriental en las tres provincias aragonesas, Cuenca y Albacete. Por el centro llega hasta Sierra Morena, en las provincias de Jaén, Córdoba y Sevilla, y más hacia el oeste, en Huelva, aparece claramente al sur de esta cordillera. En Portugal alcanza casi el cabo de San Vicente. Su distribución es bastante continua, aunque falta en gran parte de la Cordillera Cantábrica y las poblaciones en los límites meridional y suroriental de su rango geográfico, especialmente las de Albacete, aparecen aisladas del núcleo principal de su distribución. Está presente en todas las regiones de Portugal salvo en los archipiélagos, y en todas las provincias peninsulares españolas a excepción de las catalanas, las de la Comunidad Valenciana, Murcia, Almería, Granada, Málaga y Cádiz (Pérez Chiscano y De Lope, 1978; Escala y Pérez Mendía, 1979; Bea, 1981, 1983; Arribas, 1985; Pleguezuelos et al., 1989; Patón Domínguez, 1989; González de la Vega et al., 1996; Morales et al., 1997; Márquez, 2002; Martínez-Solano, 2006; Oliveira y Pargana, 2010).

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual en la Península Ibérica entre un 75% y un 80% en 2041-2070 (Araújo et al., 2011).

Ecología trófica

Los datos sobre la dieta de *H. molleri* son muy escasos. Lizana et al. (1986) estudiaron la dieta a partir de ocho adultos (cinco machos y tres hembras) en una población en la Sierra de Gata (Salamanca). La dieta estuvo compuesta fundamentalmente por formícidos (75% de las presas encontradas en los estómagos), aunque la mayoría de las presas correspondientes a este grupo fueron halladas en un mismo individuo. Otras presas encontradas fueron coleópteros (9,99%) y araneidos (4,99%). El tamaño preferido de presa, condicionado por el elevado número de formícidos, estuvo entre los 4 y los 6 mm. Los autores sugieren que el bajo número de presas encontrados en los tractos digestivos, así como la época del año en que se llevó a cabo el estudio, indicarían que los animales no se alimentarían durante el periodo reproductor. En esta línea, García et al. (1987) encontraron que el 83,3% de los ejemplares capturados durante una noche del periodo reproductor de la especie en León tenían el estómago vacío. Bas (1982) analizó el contenido gástrico de cuatro ejemplares de la Sierra del Caurel (Lugo) que contenían un hemíptero, un opilión y tres hormigas.

En el caso de la larva, no existen datos concretos para la especie, pero por sus características morfológicas y su probable similitud trófica con *H. arborea* se podría suponer una alimentación a base de materia vegetal tanto en suspensión como en forma de perifiton adherido a las rocas o a las macrófitas acuáticas.

Biología de la reproducción

El periodo reproductor se extiende durante abril y mayo en diversas partes de Castilla y León (Álvarez y Salvador, 1984; Barbadillo, 1987; García et al., 1987; Lizana et al., 1989; Salvador y Carrascal, 1990; Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009), habiéndose encontrado individuos adultos en las charcas durante un periodo de 36 noches (Álvarez y Salvador, 1984; García et al., 1987; Salvador y Carrascal, 1990). Sin embargo, el periodo reproductor puede adelantarse o retrasarse en función de las condiciones climáticas, existiendo también ligeras diferencias entre zonas. En Galicia, dicho periodo puede comenzar a partir de febrero y prolongarse hasta mayo (Bas, 1982; Galán y Fernández-Arias, 1993). Llusía et al. (2013a) monitorizaron el periodo durante el cual los machos permanecían cantando en el agua en dos poblaciones, encontrándose un periodo de actividad entre abril y junio en Asturias y entre enero y julio en el Alto Alentejo.

A lo largo del periodo reproductor, los animales acuden al agua durante la noche, manteniéndose entre la vegetación, cerca de las orillas, durante el día. García et al. (1987) describieron que la afluencia de individuos a las charcas de reproducción en León se producía en noches con temperaturas superiores a 4°C a las 22 h, si bien el número de individuos en las charcas aumentó diariamente hasta finales de abril, cuando la temperatura a las 22 h era de 15°C, para comenzar a descender posteriormente. Los machos serían los primeros en llegar, y permanecen en los puntos de reproducción o en sus proximidades durante gran parte del periodo de apareamiento. Las hembras parecen acudir más tarde (García et al., 1987), aunque Salvador y Carrascal (1990) no encuentran diferencias significativas entre el momento de aparición de machos y el de hembras en una las charcas de reproducción en León. Se ha descrito un promedio de permanencia en la charca de 5,2 noches para los machos, mientras que la mayoría de las hembras (82%) sólo permaneció una noche en la charca (Salvador y Carrascal 1990). Algunas hembras pueden volver a las charcas una o dos veces entre 15 y 31 días después de su primera aparición (García et al., 1987). Los individuos de mayor tamaño, tanto machos como hembras, son los primeros en reproducirse, como demuestra el descenso del tamaño medio de los individuos capturados a medida que avanzaba el periodo reproductor observado por Salvador y Carrascal (1990).

El canto reproductor consiste en una serie de entre 10 y 30 llamadas, pudiendo a veces llegar a 50. El espectro de frecuencias es muy amplio, aunque la mayor parte del sonido aparece en el rango de los 2.0 a 3.5 kHz, si bien la temperatura afecta de manera positiva a la frecuencia del canto (Márquez-M. de Orense y Tejedo-Madueño, 1990). Cada llamada se compone de pulsos (entre 9.7 y 11.9 pulsos según las observaciones de Schneider (1974) en Taveiro, Portugal) cuya amplitud es variable y depende de factores ambientales como la temperatura. Por ejemplo, a 8°C la duración media de cada llamada es de 107,8 ms mientras que a 18.5°C es de 60,53 ms. Los intervalos entre llamadas de una misma serie tienen una duración media de 170

ms a 10°C y de 109,5 ms a 18°C (Schneider 1974). Los pulsos son audibles a más de un kilómetro de distancia. Según los datos obtenidos por Márquez et al. (2005) a partir de 36 machos de tres poblaciones portuguesas, el nivel de presión sonora, una medida de la intensidad sonora del canto, es de 88,85 dB (rango 77,80-94,48).

Los machos comienzan a cantar poco después de la puesta de sol y se mantienen cantando hasta que la temperatura baja por debajo de los 7°C (Schneider, 1974). La máxima temperatura a la que existe actividad de canto estaría por encima de los 20°C. El coro comienza con el canto de un macho que es inmediatamente seguido por el resto del coro Paillette (1967). Al principio de la noche, esta secuencia se prolonga desde unos pocos segundos hasta un minuto. Posteriormente, se produce una pausa de dos a tres minutos hasta que se inicia una nueva secuencia de cantos. Al cabo de media hora de haberse iniciado la actividad, ya en plena noche, las secuencias pueden alcanzar los 5-10 minutos de duración, siendo las pausas de tan solo unos segundos. Este ritmo se mantiene durante el primer tercio del periodo de actividad nocturno, para posteriormente ir acortándose las secuencias de cantos y alargándose las pausas. Los machos suelen cantar cerca de las orillas, normalmente sujetos a la vegetación emergida, formando coros de densidad variable (entre 1 y 20 animales por cada metro de orilla). Sólo en charcas muy someras se adentran más de 2 m de la orilla para cantar (Márquez-M. de Orense y Tejedo-Madueño, 1990). También pueden cantar en tierra ocasionalmente, aunque a una distancia no superior a 2 m de la masa de agua. Durante el día, algunos machos pueden continuar cantando ocultos entre la vegetación terrestre que rodea las orillas de las charcas.

Los amplexos se producen mayoritariamente en la misma noche que las hembras llegan a las charcas, si bien para los machos es infrecuente que esto suceda, teniendo lugar la mayoría de los amplexos (86,7%) a partir de la segunda noche de estancia en la charca (García et al., 1987). El amplexus es axilar y suelen comenzar fuera del agua, aunque los huevos se depositan dentro del agua, quedando las masas de huevos pegadas a la vegetación sumergida (Márquez-M. de Orense y Tejedo-Madueño, 1990). La duración del amplexus varía entre unas pocas horas y dos días (García-París et al., 2004). Existe una correlación de tamaños entre machos y hembras en amplexus, y en general, los machos de mayor tamaño tienen un mayor éxito de apareamiento (Márquez-M. de Orense y Tejedo-Madueño, 1990). No se han observado, no obstante, casos de desplazamiento de machos en amplexus por parte de machos rivales (Márquez-M. de Orense y Tejedo-Madueño, 1990). Márquez-M. de Orense y Tejedo-Madueño (1990) observaron en una charca de El Cabaco (Salamanca) tres hembras que se aproximaban a un macho que estaba cantando hasta entrar en contacto con él. El macho sólo reaccionaba tras dicho contacto físico, dejando de cantar y agarrando a la hembra en posición de amplexus inguinal.

La eclosión se produce tras 12-15 días de realizada la puesta (Salvador, 1985). El desarrollo larvario se prolonga durante aproximadamente tres meses. En Castilla y León, los metamórficos emergen entre julio y agosto (Álvarez y Salvador 1984; Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009), con un tamaño entre 14 y 15 mm (Álvarez y Salvador 1984; Lizana et al., 1989).

Estructura y dinámica de poblaciones

No existen datos demográficos precisos sobre *H. molleri*, ya que la mayoría de los estudios tradicionales con *H. arborea* se refieren a poblaciones centroeuropeas. Oliveira y Pargana (2010) mencionan que sus poblaciones de estudio formarían la típica estructura metapoblacional. La razón de sexos en la población reproductora aparece muy sesgada en favor de los machos. García et al. (1987) describen una razón de sexos durante la totalidad del periodo reproductor de 5,4:1, alcanzando algunas noches una proporción de 9:1 (García et al. 1987). Salvador y Carrascal (1990) observan un sesgo mucho mayor, de 26,2:1 en favor de los machos. Según Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra (2009) la madurez sexual se alcanza al tercer año de vida.

Interacciones entre especies

Debido a sus preferencias por medios con abundante vegetación, es común que aparezca compartiendo el hábitat reproductor con especies como *Triturus marmoratus* o *Pelophylax perezí* (Barbadillo, 1987; Alarcos et al., 2003).

Márquez et al. (2005) describieron diferencias en el nivel de presión sonora entre los cantos de *H. molleri* y los de *H. meridionalis*, pero sólo cuando ambas especies aparecían en alopatría. En los casos de simpatría, dichas diferencias desaparecían, pero, a diferencia de lo que cabría esperar en un escenario de competencia interespecífica, este efecto se relacionaba fundamentalmente con una mayor intensidad del canto de *H. molleri* en alopatría que en simpatría, lo que no apoya la hipótesis de la competencia. Alarcos et al. (2003) encontraron a la especie reproduciéndose en el 100% de las charcas con presencia de cangrejo rojo americano estudiadas en el Parque Natural de los Arribes del Duero, por tan sólo un 45% de ocupación de medios con ausencia de cangrejo. Una de las posibles explicaciones aportadas para este resultado es que el cangrejo, al eliminar otras especies de anfibios, reduciría la presión por competencia o, en el caso de las larvas de tritones que depredan sobre los renacuajos de *H. molleri*, la depredación.

Oliveira et al. (1991) encontraron lo que consideraron un individuo híbrido entre *H. molleri* e *H. meridionalis* en el Alto Alentejo (Portugal), descrito en base a la estructura del canto reproductor, análisis de alozimas y una supuesta esterilidad deducida a partir de la histología testicular. Patón Domínguez (1989) señaló la coexistencia de *H. molleri* e *H. meridionalis* en charcas del valle del Tiétar, habiendo obtenido un híbrido de un cruce entre un macho de *H. meridionalis* y una hembra de *H. molleri* realizado en el laboratorio. Barbadillo y Lapeña (2003) describieron la existencia de casos de hibridación natural con *H. meridionalis* en un elevado porcentaje de las masas de agua que ambas especies comparten en las provincias de Ávila, Toledo y Cáceres. Aunque la frecuencia de aparición de híbridos era baja en todos los puntos muestreados, el hecho de que los híbridos aparecieran en buena parte de las localidades en simpatría sirvió para señalar que la zona de hibridación entre ambas especies al sur del Sistema Central es bastante amplia. Rosa y Oliveira (1994) realizaron ensayos de hibridación entre individuos de *H. molleri* e *H. meridionalis* y obtuvieron individuos híbridos tras los dos cruces, aunque con mayor éxito cuando se cruzaba una hembra de *H. molleri* con un macho de *H. meridionalis*. En cualquier caso, la frecuencia de aparición de híbridos fue baja. Los individuos híbridos mostraban mayor similitud genética con el macho, independientemente del tipo de cruce. Stöck et al. (2012) describieron la existencia de híbridos naturales con *H. arborea* en la zona de contacto de ambas especies en el suroeste de Francia. Estos híbridos fueron hallados mediante la detección de alelos de intrones nucleares de *H. arborea* en individuos con ADN mitocondrial de *H. molleri*, e incluso de un individuo con alelos nucleares de ambas especies.

Estrategias antidepredatorias

El principal mecanismo de defensa de los animales adultos es su capacidad de camuflaje entre la vegetación, merced a su coloración característica. Cuando se encuentran en reposo, presentan un marcado mimetismo. El bucle oscuro de la región lumbar simula una espina del tallo de algunas plantas como las zarzas del género *Rubus* (Arribas, 1984).

Las larvas incrementan la altura de su cresta caudal ante la amenaza de depredación (Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). Las larvas disminuyen sus niveles de actividad cuando hay en el agua olores de *Mauremys leprosa* o de *Emys orbicularis* (Polo-Cavia et al., 2010).

Depredadores

Entre los depredadores de individuos adultos se han citado a la culebra viperina (*Natrix maura*), la cual puede atrapar individuos adultos incluso fuera del agua (Alarcos et al., 2012), la culebra de collar (*Natrix natrix*), la lechuza común (*Tyto alba*), el mochuelo (*Athene noctua*) y el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*) (Galán y Fernández-Arias, 1993; Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). Se ha citado depredación por abejero europeo (*Pernis apivorus*) (Castroviejo y Fernández, 1969).

Los huevos son consumidos por cangrejos de río, si bien según Alarcos et al. (2003) la presencia del cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*) no parece un problema para *H. molleri*, sino que tiende incluso a favorecer la presencia de la especie.

Las larvas pueden ser depredadas por culebras de agua, peces, larvas de libélulas y escarabajos acuáticos, así como por tritones adultos (Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). Alarcos et al. (2003) no encuentran indicios de exclusión de *H. molleri* de charcas ocupadas por tencas (*Tinca tinca*) en el Parque Natural de los Arribes del Duero.

Parásitos y enfermedades

Se ha citado el trematodo *Leptophallus nigrovenosus* (Galeano et al., 1991, Vojtkova y Roca, 1994). También se ha citado el nematodo *Oxysomatium brevicaudatum* (Cordero del Campillo et al., 1994). Los protozoos no se han estudiado en esta especie (Vojtkova y Roca, 1993), mientras que los pocos muestreos realizados en busca de otros tipos de parásitos, tales como nematodos, han resultado negativos (Vojtkova y Roca, 1996).

Actividad

En la zona norte de su distribución, al norte del Sistema Central, la actividad se detiene desde noviembre hasta marzo (Curt y Galán, 1982; Barbadillo, 1987; Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). Aunque muestran hábitos preferentemente crepusculares y nocturnos, los adultos pueden también mantenerse activos durante el día. La actividad aparece generalmente con temperaturas superiores a los 8º C (Barbadillo, 1987).

Los adultos solo acuden al agua durante la época de reproducción, manteniéndose el resto del periodo de actividad entre la vegetación ribereña u ocultos bajo piedras (Lizana et al., 1989; Galán y Fernández-Arias, 1993). Las condiciones ambientales determinan en gran medida la composición y duración de los coros de machos cantores durante el periodo reproductor. Llusia et al. (2013b) muestran que la afluencia diaria de los individuos a las charcas de reproducción está determinada por la temperatura y humedad ambientales y por la presión atmosférica, así como por el número de machos en el coro durante la noche anterior. Además, el tiempo que los individuos permanecen cantando también viene determinado por la temperatura y la humedad ambientales, además de por el tamaño del coro y por la estacionalidad (medida en número de días desde el inicio de la actividad reproductora). También García et al. (1987) y Salvador y Carrascal (1990) encontraron una clara relación entre la actividad durante el periodo reproductor y la temperatura, aunque la precipitación y la intensidad del viento influían, respectivamente, de manera positiva y negativa, en la actividad mostrada por los individuos reproductores en León. Llusia et al. (2013a) analizaron las temperaturas a las que existía actividad de canto en dos poblaciones, una en la región más fría de la distribución de la especie (Somiedo, Asturias) y la otra en la región más cálida (Portalegre, Alto Alentejo). Las temperaturas medias a las que se detectó actividad fueron 13,3ºC (rango 7,8-18,4) y 18,9ºC (rango 10,7-25,4), respectivamente, en las poblaciones asturiana y alentejana.

Dominio vital y movimientos

No existen datos publicados sobre los dominios vitales o áreas de campeo de *H. molleri*, como tampoco se han estudiado en detalle los movimientos de los individuos adultos hacia las zonas de reproducción ni de los metamórficos emergentes hacia sus zonas de refugio terrestre. Alarcos et al. (2003) constatan la colonización exitosa del 87,5% de las charcas de nueva creación en el Parque Natural de los Arribes del Duero en un periodo de tan solo tres años.

Comportamiento

Durante las noches de mayor actividad de cantos se producen, mediante cantos agresivos, interacciones territoriales entre machos. Márquez-M. de Orense y Tejedo-Madueño (1990) observaron en algunos casos cómo un macho desplazaba a otro del lugar en el que estaba cantando al ubicarse cerca de éste y emitir cantos agresivos, si bien nunca llegaron a observar

contacto físico entre machos rivales. Márquez et al. (1999) describen un atípico amplexus ventro-ventral entre dos machos de la especie, pero descartan que se trate de un comportamiento agresivo.

Bibliografía

- Alarcos, G., Flechoso, F., Codesal, R., Lizana, M. (2012). Comportamiento trepador de *Natrix maura* para capturar un ejemplar adulto de *Hyla arborea*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 23: 43-45.
- Alarcos, G., Ortiz, M. E., Lizana, M., Aragón, A., Fernández Benítez, M. J. (2003). La colonización de medios acuáticos por anfibios como herramienta para su conservación: el ejemplo de Arribes del Duero. *Munibe* (Suplemento / Gehigarria), 16: 114-127.
- Álvarez, J., Salvador, A. (1984). Cría de anuros en la laguna de Chozas de Arriba (León) en 1980. *Mediterranea*, 7: 27-48.
- Anderson, K. (1991). Chromosome evolution in Holarctic *Hyla* treefrogs. En: D.M. Green & S.K. Sessions, (Eds.) *Amphibian Cytogenetics and Evolution*. Academic Press, San Diego, EEUU.
- 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.
- Arribas, O. (1984). Nota sobre la existencia de un mimetismo lateral, complementario del mimetismo dorsal, en *Hyla arborea* (Amphibia, Anura, Hylidae). *Butlletí de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia*, 7: 30-33.
- Arribas, O. (1985). Distribucion de *Hyla arborea* L. (Amphibia, Anura, Hylidae) en el Macizo Ibérico Septentrional. *Doñana Acta Vertebrata*, 12 (1): 170-172.
- Barbadillo, L. J. (1987). *La Guía de INCAFO de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. INCAFO, Madrid.
- 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.
- Barbadillo, L. J., Lapeña, M. (2003). Hibridación natural de *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) e *Hyla meridionalis* (Boettger, 1874) en la Península Ibérica. *Munibe* (Suplemento / Gehigarria), 16: 140-145.
- Barth, A., Galán, P., Donaire, D., González de la Vega, J. P., Pabijan, M., Vences, M. (2011). Mitochondrial uniformity in populations of the treefrog *Hyla molleri* across the Iberian Peninsula. *Amphibia-Reptilia*, 32: 557-564.
- Bas, S. (1982). La comunidad herpetológica de Caurel: biogeografía y ecología. *Amphibia-Reptilia*, 3: 1-26.
- Bea, A. (1981). Herpetofauna de Guipúzcoa: estudio faunístico y relaciones con la climatología. *Munibe*, 33 (1-2): 115-154.
- Bea, A. (1983). Nuevas citas para la herpetofauna del País Vasco. *Munibe*, 35 (1-2): 89-91.
- Castroviejo, J, Fernández, S. (1969). Nidificación del halcón abejero (*Pernis apivorus*) en el Bierzo (León). *Ardeola*, 14: 131-135.
- 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., Viegas, A. M. (1973). Estudio preliminar por electroforesis, em acetato de celulose, das seroproteínas de *Hyla arborea molleri* Bedriaga e da *Hyla meridionalis* Boettger (Amphibia-Salientia). *Arquivos do Museu Bocage, 2a Série*, 4: 277-294.
- Cruz, M. J., Segurado, P., Sousa, M., Rebelo, R. (2008). Collapse of the amphibian community of the Paul do Boquilobo Natural Reserve (central Portugal) after the arrival of the exotic American crayfish *Procambarus clarkii*. *Herpetological Journal*, 18: 197-204.
- Curt, J., Galán, P. (1982). *Esos Anfibios y Reptiles Gallegos*. J. Curt, Pontevedra.
- Diego-Rasilla, F. J., Ortiz-Santaliestra, M. E. (2009). *Naturaleza en Castilla y León. Los Anfibios*. Caja de Burgos, Burgos.
- Duellman, W. E. (1977). *Liste der Rezenten Amphibien und Reptilien: Hylidae, Centrolenidae, Pseudidae*. Das Tierreich, Walter de Gruyter, Berlín, Alemania.
- Escala, M. C., Pérez Mendía, J. L. (1979). Contribución al estudio herpetológico de Navarra. *Munibe*, 31 (1-2): 165-170.
- Ferrand de Almeida, N., Ferrand de Almeida, P., Gonçalves, H., Sequeira, F., Teixeira, J., Ferrand de Almeida, F. (2001). *Guia Fapas Anfíbios e Répteis de Portugal*. FAPAS & Câmara Municipal do Porto, Porto.
- Galán, P. (1997). Declive de poblaciones de anfibios en dos embalses de La Coruña (Noroeste de España) por introducción de especies exóticas. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 8: 38-40.
- Galán, P. (1999). *Conservación de la Herpetofauna Gallega. Situación Actual de los Anfibios y Reptiles de Galicia*. Universidade da Coruña, A Coruña.
- Galán, P., Fernández-Arias, G. (1993). *Anfibios e Réptiles de Galicia*. Ediciones Xerais, Vigo.
- Galeano, M., Navarro, P., Lluch, J. (1991). Helmintofauna de *Hyla* spp. (Amphibia, Hylidae) en algunas localidades españolas. *Miscel-lània Zoològica*, 14: 1-6.
- García, B., Cifuentes, A. (1991). Pigmentación parcial en *Hyla arborea* (L. 1758) (Anura: Hylidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 2: 14.
- García, C., Salvador, A., Santos, F. J. (1987). Ecología reproductiva de una población de *Hyla arborea* en una charca temporal de León (Anura: Hylidae). *Revista Española de Herpetología*, 2: 33-47.
- García-París, M. (1985). *Los Anfibios de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- García-París, M. (1989). Guía para la identificación de los renacuajos españoles. *Quercus*, 38: 17-20.
- García-París, M., Martín, C., Dorda, J., Esteban, M. (1989). Atlas provisional de la distribución de los anfibios y reptiles de Madrid. *Revista Española de Herpetología*, 3: 237-257.
- García-París, M., Montori, A., Herrero, P. (2004). *Amphibia, Lissamphibia*. Fauna Ibérica (Ramos, M. A., ed.), vol. 24. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC, Madrid.
- González De La Vega, J. P., García-Pulido, T., González-García, J. P., González-García, G. (1996). Nuevos datos sobre la distribución de la ranita de San Antonio (*Hyla arborea*) en la provincia de Córdoba. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 7: 14-16.
- González-Prieto, S., Villarino, A., Freán, M. M. (1993). Mortalidad de vertebrados por atropello en una carretera nacional del NO de España. *Ecología*, 7: 375-389.
- Guerrero, R. F., Kirkpatrick, M., Perrin, N. (2012). Cryptic recombination in the ever-young sex chromosomes of Hylid frogs. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 1947-1954.

Gvoždík, V. (2009). *Phenotypic and molecular approaches in the systematics of the Palearctic and Neotropical tree frogs, Hyla and Osteocephalus (Amphibia: Hylidae)*. Tesis Doctoral, Charles University, Praga, República Checa.

Gvoždík, V., Canestrelli, D., García-París, M., Moravec, J., Nascetti, G., Recuero, E., Teixeira, J., Kotlík, P. (2015). Speciation history and widespread introgression in the European short-call tree frogs (*Hyla arborea* sensu lato, *H. intermedia* and *H. sarda*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 83: 143-55.

Lizana, M., Ciudad, M. J., Pérez-Mellado, V. (1986). Uso de los recursos tróficos en una comunidad ibérica de anfibios. *Revista Española de Herpetología*, 1: 207-271.

Lizana, M., Ciudad, M. J., Pérez-Mellado, V. (1989). Actividad, reproducción y uso del espacio en una comunidad de anfibios. *Treballs de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia*, 2: 92-127.

López Redondo, J., López Redondo, G. (1992). Aproximación a los primeros resultados globales provisionales del PMVC. Pp. 22-34. Tomo I. *Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

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: 2655-2674.

Llusia, D., Márquez, R., Beltrán, J. F., Moreira, C., do Amaral, J. P. (2013b). Environmental and social determinants of anuran lekking behavior: intraspecific variation in populations at thermal extremes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67: 493-511.

Malkmus, R. (2000). Zur Laichplatzwahl und Larvenerkennung von *Hyla arborea molleri* in Portugal. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 7: 219-221.

Márquez, R. (2002). *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758). Ranita de San Antón. Pp.114-116. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.) *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza y Asociación Herpetológica Española, Madrid.

Márquez, R., Catalao, I., Pargana, J. M., Crespo, E. G. (1999). Amplexus ventro-ventral entre machos de *Hyla arborea*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 10: 21-22.

Márquez, R., Moreira, C., do Amaral, J. P. S., Pargana, J. M., Crespo, E. G. (2005). Sound pressure level of advertisement calls of *Hyla meridionalis* and *Hyla arborea*. *Amphibia-Reptilia*, 26: 391-395.

Márquez-M. de Orense, R., Tejedo-Madueño, M. (1990). Size-based mating pattern in the Tree Frog *Hyla arborea*. *Herpetologica*, 46: 176-182.

Martínez-Solano, I. (2006). Atlas de distribución y estado de conservación de los Anfibios de la Comunidad de Madrid. *Graellsia*, 62: 253-291.

Martínez-Solano, I., Barbadillo, L. J., Lapeña, M. (2003a). Effect of introduced fish on amphibian species richness and densities at a montane assemblage in the Sierra De Neila, Spain. *Herpetological Journal*, 13: 167–173.

Martínez-Solano, I., Bosch, J., García-París, M. (2003b). Demographic trends and community stability in a montane amphibian assemblage. *Conservation Biology*, 17: 238-244.

Martínez-Solano, I., González-Fernández, J. E. (2003). La colección de anfibios de Madrid del Museo Nacional de Ciencias Naturales y su utilidad en conservación. *Graellsia*, 59: 105-128.

Meijide, M., Meijide, F., Arribas, O. (1994). Atlas herpetológico de la provincia de Soria. *Revista Española de Herpetología*, 8: 45-58.

- Mertens, R., Wermuth, H. (1960). *Die Amphibien und Reptilien Europas*. Kramer, Frankfurt am Main.
- Morales, Lizana, M., Martín-Sánchez, R., López-González, J. (1997). Nuevos datos sobre la distribución de anfibios en la Provincia de Salamanca. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 8: 12-14.
- Oliveira, M. E., Brito, J. C., Dellinger, T., Ferrand de Almeida, N., Loureiro, A., Martins, H. R., Pargana, J. M., Paulo, O. S., Rito, P., Teixeira, J. (2005). *Hyla arborea* Relac-comum. Pp.543. En: Cabral, J. M., Almeida, J., Almeida, P. R., Dellinger, T., Ferrand de Almeida, N., Oliveira, M. E., Palmeirim, J. M., Queiroz, A. L., Rogado, L., Santos-Reis, M. (Eds.) *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza, Lisboa, Portugal.
- Oliveira, M. E., Paillette, M., Rosa, H. D., Crespo, E. G. (1991). A natural hybrid between *Hyla arborea* and *Hyla meridionalis* detected by mating calls. *Amphibia-Reptilia*, 12: 15-20.
- Oliveira, M. E., Pargana, J. M. (2010). *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758). Relac-comum. Pp.116-117. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M. A., Paulo, O. S. (Eds.) *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Esfera do Caos, Instituto da Conservação da Natureza, CIBIO, Lisboa.
- Ortiz, M. E., Marco, A., Saiz, N., Lizana, M. (2004). Impact of ammonium nitrate on growth and survival of six European amphibians. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 47: 234-9.
- Paillette, M. (1967). Rhythm of acoustical activity of *Hyla arborea* (Linné) and *Hyla meridionalis* Boettger. *Comptes Rendus des Seances de la Société de Biologie et des ses Filiales*, 161: 986-992.
- Pargana, J. M., Paulo, O. S., Crespo, E. G. (1996) *Anfíbios e Répteis do Parque Natural da Serra de São Mamede*. Instituto da Conservação da Natureza e Parque Natural da Serra de São Mamede, Portalegre, Portugal.
- Patón Domínguez, D. (1989). Nota sobre la coexistencia de *Hyla arborea* (L. 1758) e *Hyla meridionalis* (Boettger 1874) en el Valle del Tiétar. *Doñana Acta Vertebrata*, 16 (1): 165.
- Pérez Chiscano, J. L., De Lope, F. (1978). Sobre la presencia de *Hyla arborea* en la provincia de Badajoz. *Doñana Acta Vertebrata*, 5: 101.
- Pleguezuelos, J. M., Moreno, M., Ruiz, I. (1989). Nuevas citas de anfibios y reptiles para el S.E. de la Península Ibérica. *Doñana Acta Vertebrata*, 16 (2): 300-305.
- PMVC. (2003). *Mortalidad de vertebrados en carreteras*. Documento técnico de conservación nº 4. Sociedad para la Conservación de los Vertebrados (SCV). Madrid. 350 pp.
- Polo-Cavia, N., Gonzalo, A., López, P., Martín, J. (2010). Predator recognition of native but not invasive turtle predators by naive anuran tadpoles. *Animal Behaviour*, 80 (3): 461-466.
- Riehl, C. J., Lell, J. T., Maxson, L. R. (1995). Relationships among Palearctic *Hyla* - Insights from immunology. *Biochemical Systematics and Ecology*, 23: 245-249.
- Rivera, X., Arribas, O., Martí, F. (2001). Revisión de anomalías pigmentarias en los anfibios de la Península Ibérica y de Europa. *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 15: 59-75.
- Rosa, H. D. (1995) *Estrutura e Diferenciação Genética de Populações de Anuros da Fauna Portuguesa*. Tesis Doctoral, Universidade de Lisboa, Portugal.
- Rosa, H. D., Crespo, E. G. (1997). La conservación de los anfibios y reptiles en Portugal. Pp.517-529. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.) *Distribución y Biogeografía de los Anfíbios y Reptiles de España y Portugal*. Universidad de Granada y Asociación Herpetológica Española, Granada.
- Rosa, H. D., Oliveira, M. E. (1994). Genetic differentiation of the Iberian Tree Frogs *Hyla arborea molleri* and *Hyla meridionalis* (Amphibia, Anura). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 32: 117-128.

- Salvador, A. (1985). *Guía de Campo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Alfredo Salvador, León.
- Salvador, A., Carrascal, L. M. (1990). Reproductive phenology and temporal patterns of mate access in Mediterranean anurans. *Journal of Herpetology*, 24: 438-441.
- Salvador, A., García-París, M. (2001). *Anfibios Españoles*. Canseco-Esfagnos, Talavera de la Reina.
- Schneider, H. (1974). Structure of mating calls and relationships of European tree frogs (Hylidae, Anura). *Oecologia*, 14: 99-110.
- Serrano Eizaguerri, F. J., Torrijo Pardos, A., Cano Muñoz, J. L., Lagares Latorre, J. L., Liberos Saura, C., Martín Arnau, M. A., Pueyo Soler, J. M., Rosado Romero, F., Ruiz Alba, J., Sánchez Sancho, J. A. (2001). Atlas provisional de anfibios y reptiles de la provincia de Teruel. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 12: 62-70.
- Sillero, N. (2008). Amphibian mortality levels on Spanish country roads: descriptive and spatial analysis. *Amphibia-Reptilia*, 29: 337-347.
- Smith, S. A., Stephens, P. R., Wiens, J. J. (2005). Replicate patterns of species richness, historical biogeography, and phylogeny in Holarctic treefrogs. *Evolution*, 59: 2433-2450.
- Stöck, M., Dubey, S., Klütsch, C., Litvinchuk, S. N., Scheidt, U., Perrin, N. (2008). Mitochondrial and nuclear phylogeny of circum-Mediterranean tree frogs from the *Hyla arborea* group. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49: 1019-1024.
- Stöck, M., Dufresnes, C., Litvinchuk, S. N., Lymberakis, P., Biollay, S., Berroneau, M., Borzée, A., Ghali, K., Ogielska, M., Perrin, N. (2012). Cryptic diversity among Western Palearctic tree frogs: Postglacial range expansion, range limits, and secondary contacts of three European tree frog lineages (*Hyla arborea* group). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65: 1-9.
- Stöck, M., Horn, A., Grossen, C., Lindtke, D., Sermier, R., Betto-Colliard, C., Dufresnes, C., Bonjour, E., Dumas, Z., Luquet, E., Maddalena, T., Sousa, H. C., Martínez-Solano, I., Perrin, N. (2011). Ever-young sex chromosomes in European Tree Frogs. *PLoS Biology*, 9: e1001062.
- Vojtkova, L., Roca, V. (1993). Parasites of the frogs and toads in Europe. Part I. Protozoa. *Revista Española de Herpetología*, 7: 37-45.
- Vojtkova, L., Roca, V. (1994). Parasites of the frogs and toads in Europe. Part II: Trematoda. *Revista Española de Herpetología*, 8: 7-18.
- Vojtkova, L., Roca, V. (1996). Parasites of the frogs and toads in Europe. Part III: Nematoda, Cestoda, Acanthocephala, Hirudinea, Crustacea and Insecta. *Revista Española de Herpetología*, 10: 13-27.