

IMPORTANCIA, SIGNIFICACION Y ANALISIS DEL CANTO DE BATRACIOS ANUROS

Por **Avellino Barrio (*)**

La capacidad de producir sonidos en diferentes especies de animales es un hecho bastante conocido; en general se encuentra relacionada con el apareamiento sexual. Si bien la finalidad perseguida es similar en el mundo de los vertebrados y en el de los invertebrados, los órganos encargados de la producción de tales sonidos son completamente distintos y los mecanismos físicos y fisiológicos que intervienen en la producción de éstos, también difieren grandemente. En los primeros, es la corriente de aire la que pone en vibración a los órganos encargados de producir las ondas sonoras, constituídos por las cuerdas vocales laríngeas de los mamíferos y de los batracios anuros y los elementos vibrátiles de la siringe en las aves. En los segundos y con referencia especial a los insectos, los sonidos se originan por el roce o frotamiento de ciertas estructuras de su exoesqueleto situado en el tórax, en el abdomen, en las patas y en las alas, que constituyen órganos estridulantes; las vibraciones producidas encuentran una excelente caja de resonancia en los espacios aéreos traqueales internos.

Estos sonidos cumplirán con su cometido, siempre que el otro sexo posea también órganos sensoriales capaces de percibirlos y de determinar la dirección de su procedencia; ello constituye un medio sumamente eficaz para lograr la aproximación de ambos sexos en el momento fisiológico oportuno. En las especies zoológicas la producción del sonido no tiene el simbolismo abstracto característico del lenguaje humano, sino simplemente traduce un estado fisiológico, una disposición tendiente a la defensa o a la perpetuación del individuo o de la especie.

* Instituto Nacional de Microbiología "Carlos G. Malbrán". Miembro de la Carrera del Investigador Científico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

Además de los sonidos o cantos vinculados a la función sexual, otras situaciones pueden también provocar la emisión de ruidos o sonidos, así por ejemplo deben mencionarse los ruidos de alarma, los sonidos de angustia o dolor, los cantos en defensa del territorio, los ruidos de protestas o agresión, etc.

La emisión de tales sonidos o cantos, en especial obedece a influencias neuroendocrinas y también está condicionada por factores ambientales, sobre todo de temperatura y humedad.

En los últimos años se ha progresado mucho, no sólo en la comprensión del papel que representan los sonidos en el comportamiento de los animales, sino también en lo que respecta a la composición y estructura acústica de dichos sonidos.

Concretándonos a los batracios anuros debe decirse que, especialmente el llamado **canto nupcial** ("mating call"), que durante los períodos reproductivos emiten los machos, constituye un elemento de real valor taxionómico, sobre todo si se tiene en cuenta la engorrosa sistemática de tal grupo. La variabilidad intraespecífica de sus caracteres en ciertas entidades polimórficas así como la extraordinaria similitud morfológica de las llamadas especies gemelas, sibilinas o críplicas, es tan contradictoria que desde los trabajos clásicos y de mayor trascendencia se ha reconocido la importancia y la significación que reviste el canto como elemento de identificación de estos anfibios, el que como ya dijimos anteriormente, es característico para cada especie.

TECNICA DEL REGISTRO Y ANALISIS DEL CANTO

A pesar de haberse contado con un elemento tan valioso para la diagnosis, resultaba poco menos que imposible hacer una descripción fiel de la voz de cada una de las especies de batracios anuros, puesto que tales caracteres no podían ser expuestos en forma científica en ningún trabajo zoológico. De manera que los autores debieron conformarse efectuando comparaciones imperfectas con el ruido producido por objetos determinados, con el canto de otros animales, con onomatopeyas aproximadas, con circunloquios y a veces también con terminología tomada de la música.

Recién en los últimos años pudo disponerse de instrumentos registradores utilizados para la captación de estos cantos.

Se los ha estudiado mediante grabaciones de gran velocidad con amplificadores para el análisis de la pauta de tiempo, así como se ha empleado la oscilografía en el análisis de frecuencia, aunque como es sabido, este procedimiento no reproduce el sonido con todos sus componentes.

Fuera de toda duda, significa un adelanto positivo la incorporación a estas investigaciones, del cine sonoro, en el que en la banda fonogramada aparecen fotografiadas las vibraciones registradas en forma de ondas de densidad fija y amplitud variable. Estrechamente vinculado a este sistema se halla el fotoliptófono de F. Crudo Camaño (Alvarez Puebla de Chaves, 2).

Basado en otros principios, no fotoeléctricos, se ha incorporado también en los últimos años el espectrógrafo de sonido, con sus modelos más utilizados, Sona-Graph y Vibralyzer ambos construídos por Kay Electric Company.

Tanto mediante el cine sonoro como con el espectrógrafo se pueden registrar simultáneamente en un mismo gráfico, la pauta del tiempo, las frecuencias de las vibraciones y la intensidad de las mismas.

Estos registros se denominan fonogramas o audiogramas, especialmente cuando se utiliza la banda sonora cinematográfica, y sonogramas o espectrogramas bioacústicos cuando se recurre al espectrógrafo. Pueden usarse no sólo con fines de diagnóstico de especie, sino también resultan sumamente útiles al poner en evidencia relaciones filogenéticas, tanto de nivel específico como inclusive genérico y contribuyen al esclarecimiento de problemas que evidentemente, con el empleo exclusivo de los caracteres morfológicos, serían insolubles.

Luego, estos procedimientos han resultado de incalculable valor en las investigaciones referentes a la dinámica de las poblaciones de batracios, sobre todo en lo que se relaciona con los mecanismos de aislamiento y especiación. Es evidente que en relación a ellos, y en especial a los llamados mecanismos etológicos, el canto juega un papel primordial si se tiene en cuenta que, en el proceso de la especiación, la evolución del canto estará dirigida y condicionada por dos objetivos fundamentales. En primer lugar, la obtención de un canto con características **uniformes constantes y regulares** en la población, a fin de obtener una rápida y segura atracción de la hembra de la misma especie. En segundo lugar perseguirá la adquisición de caracteres bien **peculiares y diferenciales** de este sonido que imposibiliten la atracción de hembras pertenecientes a otras especies, sobre todo aquéllas simpátridas con las que presentan vínculos filéticos.

Haremos especial mención de los trabajos publicados al respecto por Blair y Pettus (13), Blair (15, 16, 17, etc.), Bogert (30, 31, 32), etc.

El procedimiento seguido en el caso del registro del canto de batracios anuros fue el siguiente: se emplearon grabadores electromagnéticos transistorizados, vale decir portátiles, que permiten llegar a los lugares donde los batracios cantan habitualmente y registrar "in situ" los cantos. Esto tiene su importancia, porque a veces los sonidos emitidos por los animales en cautiverio, en el laboratorio por ejemplo, ofrecen diferencias con aquellos que se registran en los ambientes naturales.

Los grabadores empleados en este caso fueron: Optacord, Stuzzi y Grundig TK1, todos con una velocidad de recorrido de cinta de 9.5 cm/seg., que aunque no es la velocidad más recomendada, puesto que el ideal serían unos 38 cm/seg., nos permitió, a pesar de ello, obtener un grado satisfactorio de resolución acústica.

Cuando se utiliza la banda sonora cinematográfica o el fotolip-tófono, el trozo seleccionado del canto se reproduce ante el micrófono, que conectado a un oscilógrafo por intermedio de un amplificador inscribe sus vibraciones sobre la película que se desplaza a una velocidad constante. La velocidad lineal de la película liptofónica es de 66.6 cm/seg., y la del cine sonoro de 47 cm/seg. Una vez terminada la impresión y revelación del negativo se efectúan ampliaciones sobre papel fotográfico. Conociendo pues la velocidad es fácil calcular la frecuencia de cada una de las ondas registradas, tanto de la fundamental como de las armónicas y de otras aperiódicas, las que aparecen recortadas en el contorno del fonograma. La amplitud está en relación directa con la intensidad del sonido (véase fig. N^o 1).

Si se emplea el sonoespectrógrafo también se selecciona un trozo de la grabación electromagnética de una duración de 2,4 segundos; esa parte elegida es registrada en un disco magnético de dicho aparato que gira continuamente, de tal manera que las señales son pasadas en forma repetidas a través de un filtro analizador de frecuencias desde 85 a 8000 cps., en el modelo que utilizamos (Sona—Graph 661—A). La salida de dicho filtro se inscribe por medio de una aguja en un papel electrosensible que ha sido previamente fijado a un cilindro que gira en forma sincrónica con el disco magnético. De manera que el gráfico obtenido nos permite registrar en el eje de las abscisas el tiempo, y en el de las ordenadas, las frecuencias; en cuanto a la densidad de la impresión nos informa sobre la intensidad correspondiente a los diversos niveles de frecuencia. La elección entre resolución máxima de frecuencias y resolución máxima de tiempo puede conseguirse cambiando la amplitud de la banda del filtro analizador.

Los sonidos que producen la mayoría de los batracios anuros consisten, en algunos casos, en notas simples que pueden ser breves y más o menos espaciadas como en **Hyla sanborni** (fig. N^o 2), **Leptodactylus marmoratus**, etc. o bien prolongadas; éstas a su vez, continuas, vale decir no pulsadas, como por ejemplo la mayoría de las especies del género **Physalaemus** (*gracilis*) (véase fig. N^o 3) o bien rápidamente interrumpidas, constituyendo un trino, como en la mayoría de los sapos del género **Bufo** (*arenarum*) (véase fig. N^o 4). Otras veces son emitidos estos sonidos agrupados en series de notas separadas por intervalos de silencio de mayor duración ("call group") como en el caso de algunas especies de **Hyla**. Se debe hacer notar que existen cantos con caracteres intermedios entre los diferentes tipos que hemos señalado y que además la voz de una misma especie puede variar sensiblemente en relación con la temperatura ambiental como en **Hyla squalirostris** (fig. N^o 5).

Varios componentes del canto pueden ser analizados como sigue:

- 1) Número de emisiones simples o de grupos de notas por minuto (Call rate).
- 2) Número de notas por minuto contenidas en un grupo (Note repetition rate).
- 3) Frecuencia de pulsos por segundo del trino (Trill rate).
- 4) Duración del canto, longitud en el tiempo, medida en segundos.
- 5) Duración del intervalo, pausa de reposo entre cada canto expresada en segundos, es una resultante de los datos anteriores.
- 6) Rango de frecuencias, la más alta y la más baja frecuencia vibratoria del canto medida en ciclos por segundo (Frequency range).
- 7) Frecuencia fundamental, onda producida por la vibración de las cuerdas vocales, es la más grave y la que da el tono básico, se mide en ciclos por segundo (Fundamental frequency).
- 8) Frecuencia dominante (Dominant frequency) y frecuencias acentuadas (Emphasized frequencies) son las resonancias más destacadas de la frecuencia fundamental, pueden tener carácter de armónicas y de ellas depende la altura (pitch) del canto; se miden en ciclos por segundos.
- 9) Intensidad, depende de la amplitud de la onda sonora y puede ser expresada en decibeles.

APARATO VOCAL Y MECANISMOS DE PRODUCCION DE SONIDOS EN LOS ANUROS

En los anfibios, como dijimos anteriormente; la función fundamental del sonido es la de provocar el apareamiento. El aparato vocal de los anuros se encuentra más desarrollado en los machos; está constituido fundamentalmente por un par de cuerdas vocales situadas en la cámara laríngea y por unos divertículos de la cavidad bucal, comunicados con el piso de la misma, denominados sacos vocales.

Estos pueden ser únicos o dobles y se encuentran ventral o lateralmente situados (Liu, 50), al inflarse de aire, se transforman en pequeños globos cuyas paredes están formadas por un tegumento distendido y transparente, correspondiendo en este caso a los sacos llamados externos. En cambio, cuando esta cavidad se encuentra recubierta por una capa cutánea y muscular de mayor espesor que impide la formación globular del saco, se denominan sacos vocales internos. En algunas especies como el género **Physalaemus** los sacos vocales son muy grandes. y se prolongan abdominalmente en los amplios espacios linfáticos.

Existen algunas especies que carecen de saco vocal ya sea por falta de desarrollo (condición primitiva) como en los géneros **Bombina**, (Boulenger, 34) **Ascaphus**, (Bogert 32) **Pipa** y **Xenopus** (Liu, 50) o por un proceso degenerativo y atrófico como en **Bufo alvarius** de E. E. U. (Blair y Pettus, 13) (Inger, 45).

Las formas primitivas **Ascaphus** y **Liopelma**, a la par que no emiten canto, carecen de oído medio y es evidente que la ausencia de voz está relacionada con su capacidad limitada de detectar sonidos.

El mecanismo de la producción de sonidos está íntimamente ligado a la función respiratoria .

Cuando los batracios, tanto Urodelos como Anuros, respiran, lo hacen manteniendo sus bocas cerradas; entonces mediante un movimiento de ascenso y descenso del piso de la boca se produce la entrada y salida de aire a la cavidad bucofaríngea, a través de las narinas. Esta respiración, en virtud de la cual el aire sólo llena la cavidad antedicha, se denomina bucofaríngea. Ocasionalmente, sin obedecer a un ritmo definido, se produce la respiración pulmonar; en este caso el aire penetra desde la cavidad bucofaríngea a los pulmones, acción que es posibilitada por el ascenso del piso de la boca y músculos de la base de la garganta que, a la par que obtura los orificios nasales por elevación del tubérculo prelingual y el consiguiente desplazamiento de los huesos premaxilares, aumenta la presión en la cavidad bucofaríngea obligando al aire a dirigirse a los pulmones a través de la glotis, abierta en ese momento y cerrada luego del pasaje del aire. Este proceso se repite varias veces hasta la repleción pulmonar; allí queda el aire un tiempo hasta que es expelido gracias a la elasticidad de las paredes pulmonares y a la compresión ejercida por la contracción de los músculos de la pared abdominal. El aire, en este momento, pasa a través de la glotis que se abre y llega a la cavidad bucofaríngea donde en parte sale al exterior y en parte se mezcla con el aire puro que ha penetrado por las narinas y de allí retorna a los pulmones nuevamente. Una vez que se ha cerrado la glotis y los pulmones han quedado llenos de aire el animal continúa con la respiración bucofaríngea.

Cuando el anuro va a iniciar el canto, comprime las paredes abdominales y obliga al aire a pesar con fuerza a través de la cavidad laríngea haciendo vibrar las cuerdas vocales; de allí por los orificios situados en el piso de la boca penetra e infla el saco vocal y sus prolongaciones que actúan como resonadores y luego, nuevamente, es obligado a dirigirse de vuelta hacia los sacos pulmonares. Como el animal durante este tiempo ha permanecido con la boca cerrada, se produce un desplazamiento en vaivén del aire entre dos cavidades prácticamente cerradas (saco pulmonar y saco vocal) puesto que sólo hay una intermitente comunicación de las narinas con el exterior. Es debido a ese sistema cerrado, que algunas especies pueden cantar aun totalmente sumergidas en el agua.

Todo el mecanismo señalado se refiere fundamentalmente al canto nupcial de los machos y a otro tipo de sonidos de los que se hablará más adelante, pero cabe señalar que algunas hembras de anuros también pueden emitir sonidos de mayor o menor intensidad, así por ejemplo la hembra de **Scaphiopus hammondi** tiene una voz muy débil, (Storer, 56)

en cambio la de **Alytes obstetricans** es tan fuerte como la del macho (Dähne, 38) y la de **Hyla coerulea** más débil pero más aguda que la del macho (Lankes, 49).

EL SENTIDO DEL OIDO EN LOS ANUROS

Una de los más llamativos y característicos sonidos de la naturaleza, es el de los batracios cantando en coro durante los meses de la primavera y verano. Frecuentemente es emitido en forma simultánea por numerosas especies que concurren a los cuerpos de agua, en procura de su apareamiento.

Es evidente que esta producción de sonidos carecería de sentido si no pudiera ser captada por los órganos auditivos de la misma especie.

En los anfibios es donde por primera vez el laberinto membranoso se transforma en un órgano vinculado a la audición. En cuanto al oído medio, que en los anfibios caudados, no existe, adquiere gran desarrollo en la mayor parte de los anuros. En éstos las ondas sonoras son transmitidas a la porción auditiva del laberinto membranoso; por mediación de las formaciones del oído medio. Ahora bien, en la mayor parte de los anuros existen las siguientes estructuras: membrana del tímpano, cavidad timpánica, columella y trompa de Eustaquio. No obstante en algunos anuros puede faltar la membrana timpánica, **Eusophus** (Grandison, 43), **Pleurodema guayapae** (Barrio, 10) y en otros todo el oído medio como en **Liopelma**, **Ascaphus** y **Pelobates**.

De acuerdo a las evidencias existentes, no cabe la menor duda de que los batracios anuros oyen, esto se puede comprobar fácilmente en la época de la reproducción cuando las hembras acuden a los lugares de postura desde distancias de más de 1Km., atraídas por el canto que producen los machos.

El oído del batracio no sólo capta discriminadamente los sonidos sino que inclusive puede orientarse hacia él y distinguir sus diferentes cualidades, tanto en lo que respecta al tono como a la pauta de las pulsaciones. Esto posibilita que en determinado momento, cuando concurren simultáneamente a los bañados o lagunas varias especies, las hembras se dirijan exclusivamente a los machos de su propia especie.

Según Yerkes (59) el rango auditivo de **Rana clamitans** estaría entre 50 y 10.000 cps.; Sato (55) supone que éste se extiende en los anuros hasta los 24.800 cps.; mientras que Strother (57) cuestiona tales conclusiones, Kleerekoper y Sibabin (48) han confeccionado una curva de umbrales de sensibilidad auditiva para **Rana pipiens** y **Rana clamitans** que oscilaría entre los 30 y 15.000 cps.

Estudios realizados por Adrian Craik y Sturdy (1) demostraron por otra parte que el límite superior de las frecuencias que producen cambios eléctricos registrables en el potencial del nervio acústico, varían con la temperatura del cuerpo.

Es curioso señalar que a veces ruidos provocados por motores a gasolina, por la lluvia, etc., son captados y provocan el canto en los batracios.

Como es bien sabido, cuando un observador se aproxima a un lugar donde cantan batracios, éstos callan; ello puede deberse a la captación de ondas sonoras, o lo que es más presumible, a estímulos táctiles originados por las perturbaciones ocasionadas en el sustrato próximo. Si el canto no es reiniciado luego de un tiempo de inmovilidad del observador, puede ser provocado, sólo en algunas especies, por una imitación hecha por la voz humana, tal como sucede con *Leptodactylus ocellatus*, (véase fig. N° 6) obteniéndose éxito en cambio en la casi totalidad de los anuros cuando se reproduce el canto por medio de un grabador electromagnético.

ENSAYO DE CLASIFICACION DE LOS SONIDOS Y CANTOS DE ANUROS

Además del canto nupcial de los machos, relacionado como ya hemos dicho, con el apareamiento sexual, la mayor parte de las especies de los anuros son capaces de producir una serie diversa de sonidos vinculados a distintas situaciones biológicas. Como toda clasificación, presenta algunos inconvenientes y desde luego las diversas categorías no son en su totalidad aplicables a todas las especies, puesto que los diferentes tipos de sonidos o cantos no son exactamente comparables en unas y otras.

Para esa clasificación seguimos en gran parte a Bogert (32) aunque introdujimos algunas modificaciones de acuerdo a nuestra experiencia, a saber: 1º: **Canto nupcial**, 2º: **vibración o grito disyuntivo**, 3º: **canto de territorio**, 4º: **canto de lluvia**, 5º: **grito de angustia**, 6º: **grito agresivo**, 7º: **señales de advertencia**.

1º) **Canto nupcial**, ("mating call", "breeding song", etc.). Las voces o sonidos producidos por anuros adultos, durante su reproducción, son emitidos habitual, pero no necesariamente, en coro. La intensidad de este **canto nupcial** varía de especie a especie y en gran parte depende de la presencia, tamaño o ausencia de los sacos vocales. Como ya se dijo, en la inmensa mayoría de las especies es el macho el único que produce sonidos, pero en un pequeño número de ellas, los adultos de ambos sexos

pueden hacerlo durante la época de la reproducción. Comúnmente los anuros cantan en horas de la noche o del crepúsculo, pero contadas especies pueden hacerlo en las horas de mayor calentamiento solar; por ejemplo nuestro diminuto leptodactílido **Pseudopaludicola falcipes**, (fig. Nº 7), especie eminentemente diurna en cuanto a sus funciones reproductoras se refiere.

Debe señalarse que el **canto nupcial** no siempre coincide estrictamente con los períodos reproductivos puesto que, por lo general, abarca un lapso mayor. En efecto, los machos son los primeros en ocupar los cuerpos de agua y comienzan con su canto un mes antes del apareamiento aproximadamente; luego de concluído éste, en las especies que poseen más de un período reproductivo durante la época estival, algunos machos continúan cantando hasta la llegada del siguiente período. Los machos de cada especie eligen un lugar característico y constante para emitir su canto; así, existen especies que lo hacen desde determinadas plantas acuáticas, otras posadas sobre las orillas de lagunas o bañados; por fin, algunas, pueden cantar flotando sobre la superficie, merced a la repleción de aire de los sacos vocales y pulmones, como sucede con las especies del género **Physalaemus** y otras inclusive, sumergidas completamente en el agua, como por ejemplo **Pipa carvalhoi** (Myers, 52) y **Xenopus laevis** (Bushnell, 35).

En general, el canto nupcial de los anuros se caracteriza por su persistencia; a veces prolongado, sin solución de continuidad y en otras repetido a intervalos. Según las especies la vocalización es uniforme y monótona o bien, como sucede con **Hyla berthae** y **Melanophryniscus stelzneri** (figs. Nº 8 y 9), una secuencia de sonidos regulares no pulsados, es seguida de un trino prolongado y bien característico.

Es interesante señalar también que, cuando se producen híbridos, éstos emiten cantos nupciales comúnmente intermedios entre los de sus progenitores. (Bogert 33; Blair 18; Barrio 10).

Este canto no sólo tiene por finalidad primordial la atracción de la hembra, sino que estimula a otros machos de la misma especie e inclusive los guía hacia los lugares de procreación, provocando esas grandes concentraciones de batracios que a veces se observan en determinados cuerpos de agua. Sirve, además como regulador de la densidad poblacional y también como señal de alarma. En el primer caso permite mantenerse a una distancia constante y conveniente a los machos entre sí impidiendo un acercamiento excesivo y en el segundo, ante la más mínima aproximación de un intruso, es suficiente la sola detención de un integrante del coro para que el resto calle de inmediato, hasta que pase el peligro.

Los coros, en general tienen una estructura propia y en algunas especies una musicalidad llamativa, tal como en el caso de la **Hyla albofrenata**, de los alrededores de Río de Janeiro, cuyo canto semeja al goteo de agua dentro de una botella vacía (B. Lutz, 51) o bien, como nuestra

rana de zarzal **Hyla raddiana** cuyo canto limpio, sonoro y musical suele escucharse durante las noches en muchos lugares del país. Si hay varias ranitas que pueden oírse entre sí, sucede que por lo general, una empieza a entonar y las otras entran seguidamente a formar el coro, pero como la altura de las notas es diferente en cada animal y los intervalos entre cada emisión más o menos constantes, resultan una serie de notas diferentes que se repiten siempre, en el mismo orden.

Esta estructura coral fue señalada ya por Fernández (40), y últimamente Goin (42) en otros hílidos ha insistido también sobre su composición básica, en la que predominan los tríos, los que al superponerse entre sí pueden enmascarar la estructura primaria del coro.

La familia de los hílidos se caracteriza por la variabilidad de los cantos nupciales, no obstante pueden ser relacionados de acuerdo a su similitud, así por ejemplo existe un conjunto, perteneciente al grupo **rubra**, de Cochran, cuyo canto es semejante al ruido producido al dar cuerda a un reloj; entre ellos pueden citarse **Hyla perpusilla**, **H. cuspidata**, **H. fuscomarginata**, todas del Brasil e **H. squalirostris** que llega hasta la provincia de Buenos Aires, Gallardo (41), Barrio (4). Los sonogramas de estos cantos muestran que se trata de trinos, vale decir de cantos pulsados, que se emiten iterativamente a intervalos de $\frac{1}{2}$ a 1 segundo, y están constituidos por series de 8 a 20 pulsos a razón de 20 a 30 por minuto. Su estructura armónica varía según la especie, aunque los formantes dominantes se hallan entre los 3.500 y 4.500 cps.

En otras especies de **Hyla** su canto apagado recuerda en parte al ruido de una sierra, a un chistido o ceceo o al canto de las langostas de la familia Tetigonidae; como por ejemplo **Hyla trapicheiroi** e **Hyla berthae**. En esta última especie observamos que su canto esta constituido por emisiones espaciadas regulares, no pulsadas, de 0.18 segundos de duración separadas entre sí por intervalos de 0.20 segundos. El componente armónico fundamental oscila entre los 3.600 y 5.000 ciclos por segundos acompañados por otras frecuencias alrededor de las 2.400 ciclos por segundo. En ocasiones, y durante el paroxismo del celo, aparece una variante pulsada, constituida por un trino que tiene una duración aproximada de 1 segundo registrándose 70 vibraciones por segundo en la primera mitad y 30 en la segunda. Las barras de resonancia no sufren en este momento mayores modificaciones.

Las **Hyla** de pequeño tamaño, como sucede en general con todos los batracios de exiguas dimensiones, emite cantos que parecen píos y que podrían representarse onomatopéyicamente por medio de sílabas con la letra **i**, así sucede con **Hyla minuta**, **H. nana**, **H. misera meridiana**, **H. goughi**, de Brasil y con **H. sanborni** que llega también a nuestro país y cuyo canto está constituido básicamente por secuencias de sonidos iguales de unos 0.1 segundos de duración, regularmente espaciados entre sí por un silencio de 0.2 segundos, pero luego de cada serie de 7 a 12 se produce una pausa más prolongada de unos 0.7 segundos. Su frecuen-

cia fundamental se encuentra a los 4.400 cps. (véase fig. Nº 2). En fin en algunas, como **Hyla faber** su canto recuerda la percusión del martillo contra el yunque, o como **Hyla punctata** el golpeteo del dedo contra el borde de una copa de cristal; otras reproducen el sonido de ciertos instrumentos musicales como **Hyla cymbalum** o bien la carcajada humana en el caso de **Hyla rizibilis**.

La familia de los leptodactílidos presenta también cantos de diversas características. El grupo **cavicola** está constituido por especies de pequeño y mediano tamaño como **Leptodactylus prognathus**, **L. gracilis**, **L. mystacinus**, etc. que emiten sonidos agudos y breves como silbidos o como el canto de ciertos pájaros. En oposición, el grupo **pachypus** integrado por forma robustas y corpulentas como **Leptodactylus pentadactylus**, **L. ocellatus**, etc. poseen voces graves, aunque carentes de resonancia y potencia. Por otro lado, en la mayoría de las especies del género **Physalaemus** su canto es muy parecido y peculiar, y puede ser comparado al lloro de una criatura o al maullido de un gato por lo prolongado y lastimero de su tono.

La voz de los ceratofrínidos, "sensu lato", es de las más graves que hemos registrado, especialmente en el género **Odontophrynus**.

El canto nupcial de los bufónidos, guarda, en general, una estructura similar. Se trata de cantos pulsados, de una composición armónica bastante compleja. En las especies de menor talla como **Bufo granulatus** predominan las frecuencias más agudas y los más rápidos trinos y en las de mayor tamaño, como **Bufo arenarum** y **B. paracnemis** los tonos más graves y los pulsos más espaciados.

La vocalización de los machos de los anuros, en lo que se refiere al canto nupcial, depende de niveles hormonales y probablemente de la acción sinérgica de diferentes hormonas, como ya sugiriera Greenberg (4).

Experimentalmente, con ciertas limitaciones en cuanto a la calidad, puede inducirse el canto en algunas especies mediante la inyección a los machos de gonadotrofinas hipofisarias, o de extractos de lóbulo anterior de hipófisis, por ejemplo de **Bufo arenarum**. Igualmente el despertar y el mantenimiento de las manifestaciones sexuales, tales como el canto y el reflejo del abrazo también dependen de complejos mecanismos neurológicos, como ya señalara Aronson (3) y de influencias externas ambientales, en especial las relativas a la temperatura y humedad. A propósito de este factor térmico, debe destacarse su importancia en la estructura del canto, con referencia a la pauta del tiempo; vale decir que a medida que la temperatura decae, la rapidez de las pulsaciones del canto desciende, haciéndose más espaciadas. A este respecto pueden ser ilustrativos los dos gráficos adjuntos (fig. Nº 5) correspondientes al canto de **Hyla squalirostris** registrado a diferentes temperaturas (Barrio, 6).

29) **Canto o vibración disyuntivos** (release call): Es interesante señalar que el macho de los anuros en el lugar de reproducción, en general no discrimina mayormente un sexo de otro, hasta que intenta abrazar a un individuo; puede abrazar pues a machos o hembras indistintamente, pero el diferente comportamiento de los sexos, determinará si ha de continuar con el "amplexus" o si, al ser advertido lo abandonará.

La señal indicadora consiste en una serie de sonidos característicos, **gritos de disyunción** (release call), los que en algunas especies, por su baja frecuencia e intensidad no llegan a ser audibles, por lo menos al oído humano, y constituyen nada más que vibraciones de la pared abdominal, en este caso se la ha llamado **vibración sexual preventiva** (warning vibration). Pero aún en el supuesto de no llegarse a producir ondas sonoras, es evidente que las sensaciones táctiles por sí solas pueden determinar la separación de ambos individuos.

Experimentalmente pueden provocarse estas vibraciones disyuntivas estimulando las zonas dorsolaterales, en general tanto en los machos como en las hembras, puesto que aquéllas son ambisexuales, aunque con la salvedad de que las hembras sólo las producen cuando se encuentran fuera de los períodos receptivos.

Este canto a veces guarda una gran similitud con el canto nupcial tal como ha sido comprobado en **Scaphiopus** de E.E. U.U. y como hemos podido observar en **Ceratophrys ornata** o en **Odontophrynus americanus** (fig. Nº 10) dos especies de escuerzos de Argentina.

En los bufónidos por ejemplo en las tres especies mencionadas anteriormente, también se verifica este grito, aunque ofrece algunas diferencias, sobre todo en su periodicidad, con el canto nupcial (fig. Nº 11).

En nuestro país y en Chile las vibraciones sexuales preventivas han sido estudiadas por Rengel (53, 54), Cei y Espina Aguilera (36, 37), en los géneros **Bufo** (fig. Nº 11), **Telmatobius**, **Hyla**, **Phyllomedusa** y **Pleurodema**.

Según Blair (11, 12), los jóvenes inmaduros carecen de este reflejo, pero puede provocarse en los machos, con la inyección de gonadotrofina y en ambos sexos con propionato de testosterona, vale decir que bajo los efectos de determinadas hormonas, existe una mayor excitabilidad de esas zonas dorsolaterales.

Torda (58) demostró en anuros, que la sensibilidad a la acetilcolina es exaltada por efecto de las hormonas esterólicas, se deprime concomitantemente la actividad de la colinesterasa y aumenta la sensibilidad del músculo al potasio; existiría pues, una correlación entre el umbral de excitabilidad de los efectores y dichas hormonas.

39) **Canto de lluvia** (rain call): Ciertas especies, principalmente del género **Hyla** pueden emitir cantos fuera de sus períodos de procreación. Estos tienen caracteres generales y estructura armónica muy

semejantes al canto nupcial, aunque suelen ser más breves, menos insistentes y los coros más raleados.

También se diferencian entre sí, porque el nupcial generalmente es nocturno, mientras que este otro canto se produce a cualquier hora del día.

Los batracios con su bien conocida escasa resistencia a la desecación, ante el descenso higróscopico de sus biótopos, se ven obligados a buscar otros ambientes más húmedos. Se puede comprender entonces que los cambios climáticos y especialmente las lluvias, pueden provocar en ellos la emisión de cantos.

Es común escuchar el canto de los hílidos cuando comienzan a caer las primeras gotas, acentuándose ante el golpeteo de la lluvia sobre el follaje o ante el ruido de los truenos: en estas circunstancias los machos cantan aún distantemente del agua y es común sorprenderlos adheridos, no sólo a las plantas sino también a las paredes de las construcciones.

4º) **Grito de angustia** (distress call): Cuando ciertos anuros son capturados por animales predadores, por ejemplo ofidios, emiten un sonido agudo y persistente que en general suele escucharse con más frecuencia en algunos hílidos, pseudidos o leptodactílidos que en otros grupos (véase fig. Nº 12), aunque ha sido señalado en la especie europea **Pelobates fuscus** y también en **Rana clamitans** de Norte América.

Este grito, a diferencia de los anteriores es proferido con la boca abierta y sin inflar el saco vocal, además lo producen los dos sexos, encontrándose poca diferencia en la estructura acústica de ambos.

5º) **Grito agresivo**: Este es un tipo de sonido que describimos nosotros (Barrio, 5) y que es muy característico de los escuerzos irritables. Se lo puede oír en todas las especies de **Ceratophrys**, **Lepidobatrachus** y **Chacophrys**. Es un grito que producen estas especies de anuros y que se relaciona con su temperamento agresivo, de modo que lo profieren en el momento en que, al ser molestados, atacan, intentando morder; al igual que el anterior lo emiten indistintamente los machos y las hembras, con la boca completamente abierta y sin utilizar el saco vocal. (Véase fig. Nº 13).

6º) **Canto de territorio** (territorial call): Este es emitido en forma esporádica por ciertos anuros, independientemente o coincidiendo con su actividad sexual y tiene por objeto el mantenimiento y defensa de su territorio o zona de influencia, constituyendo un factor primordial en la regulación de la densidad poblacional.

Uno de los batracios más particulares por el empeño en la defensa de su territorio es el anuro venezolano **Phyllobates trinitatis** el que, en especial la hembra, defiende los lugares donde se provee de alimento así

como su residencia, produciendo vibraciones y ruidos en defensa de ese espacio. **Hyla faber**, según descripciones de Bertha Lutz (51), también defiende su territorio y emite vibraciones y sonidos en defensa del mismo.

Como ya dijimos anteriormente, en algunos casos el canto nupcial puede servir como regulador de la densidad poblacional, constituyendo realmente también una suerte de canto territorial.

7º) **Señales de advertencia o alerta** (warning signal): Consisten en ciertas vocalizaciones o sonidos emitidos por los batracios dirigidos a aquéllos que se encuentran en su vecindad, así por ejemplo ciertas especies de ranas, escapando de su enemigo producen un sonido característico al saltar y entrar en contacto con el agua, ésta sirve de señal de alerta a las otras que están igualmente ubicadas en distintos lugares de la orilla. Han sido descritas ciertas vibraciones, no por cierto muy potentes, en **Rana clamitans** y en **R. catesbiana**, como señales de advertencia. También tiene el sentido de alarma como dijimos anteriormente, la interrupción del canto por uno o varios individuos, cuando se produce un disturbio en los alrededores, alertando a los demás, que también lo detienen de inmediato.

EL ANALISIS DEL CANTO NUPCIAL Y SU APORTE COMO UN NUEVO ELEMENTO DE JUICIO A LOS ESTUDIOS SISTEMATICOS DE LOS ANUROS

El análisis espectrográfico del canto de los batracios anuros significa indudablemente un valioso aporte al estudio de las relaciones sistémicas entre los representantes de dicho grupo. Desde luego que, como todo método de valoración biológica debe ser tomado con la debida ponderación para no incurrir en una sobreestima de sus verdaderos alcances y significado. El conocimiento actual del canto de los anuros, si bien todavía en un estadio inicial, ha avanzado ya hasta un punto en el que los resultados de difícil interpretación y dudosa valuación han comenzado a aparecer. Como bien dice Bogert las relaciones existentes entre el canto y el comportamiento durante la reproducción, y por lo tanto, con los mecanismos de aislamiento y especiación es manifiesta. No obstante, la información hasta ahora recogida es posiblemente inadecuada para comprender el total significado de las diferencias y similitudes en el canto nupcial. Los fenómenos adaptativos asociados con la exaltación de las diferencias en el canto nupcial de especies simpátricas, así como la incompatibilidad genética de poblaciones alopátricas con cantos nupciales muy parecidos, deben llamar la atención de la exaltación de las diferencias en el canto nupcial de especies simpá-

tos nupciales resolverán la totalidad de los problemas sistemáticos y filogenéticos de los anuros.

Hechas estas salvedades, aceptamos el criterio de que este método no reemplaza ni desaloja a otros de indiscutible valor taxinómico, sino que aporta nuevos elementos de juicio para la identificación biológica de una especie y para la evaluación del grado de especiación de dos o más poblaciones relacionadas entre sí. Veamos algunos ejemplos de los más ilustrativos al respecto. En la comparación de poblaciones alopátridas por disyunción y estrechamente vinculadas entre sí, y con relación al potencial de los mecanismos de su aislamiento, el canto nupcial provee los mejores medios para determinar su grado de especiación. De esta manera, el cotejo del grado de las divergencias de los caracteres morfológicos, de los atributos eto-ecológicos y finalmente de la compatibilidad genética, debe proveer la clave de la posible secuencia de los acontecimientos ocurridos en el proceso de la especiación.

A este respecto se menciona una interesante contribución de W. F. Blair (22) sobre dos poblaciones alopátridas de batracios del sur de E.E.U.U. **Scaphiopus holbrooki** y **S. hurteri** que desde el punto de vista morfológico divergen lo suficiente como para ser consideradas especies diferentes, pero en cambio, el análisis espectrográfico de su canto, es esencialmente idéntico, tanto en lo que respecta a la duración como a la frecuencia dominante y principales armónicas. Sumando a esto, desde el punto de vista genético, existe compatibilidad, pero esta situación sólo podría aceptarse entre dos especies válidas simpátridas, puesto que mantienen comúnmente su infertilidad cruzada a causa de complejos mecanismos de aislación ecológicos y etológicos. Pero en este caso, la ausencia de incompatibilidad genética cobra suma importancia debido a la falta de dichos mecanismos de aislamiento, circunstancia que llevaría indudablemente al cruzamiento exitoso de ambas poblaciones. De acuerdo al criterio del autor, en este caso los sonogramas adquieren una real significación puesto que al no registrarse diferencias significativas en ambas poblaciones puede suponerse fundadamente que éstas no han alcanzado el estadio evolutivo divergente que les permitiría mantener su individualidad si pudieran transgredir la actual barrera geográfica que separa ambas poblaciones.

En otro caso estudiado también por Blair en colaboración con Murray y Littejohn (29) se pone en evidencia igualmente el gran valor del método sonográfico y experimental al permitir apreciar el valor del canto como factor etológico de diferenciación específica en dos poblaciones alopátridas por disyunción. Se trata de **Pseudacris ornata** que vive al S.E. de los E.E.U.U. y **P. streckeri** que habita Texas y Oklahoma. Desde el punto de vista morfológico son también muy similares y sólo existen pequeñas diferencias de tamaño y proporciones. Con respecto a los posibles mecanismos potenciales de aislamiento ecológico, tanto en lo referente a la época de reproducción como al lugar elegido para ello no hay diferencias significativas. Por consiguiente si ambas especies lle-

garan a hacerse hipotéticamente simpátridas no existirían restricciones para su cruzamiento a causa de estos factores. Pero, desde el punto de vista genético, existe una relativa incompatibilidad, puesto que los híbridos resultantes de su cruzamiento experimental son estériles; por lo tanto su aislamiento geográfico ha diferenciado suficientemente estas poblaciones y existe una barrera genética para el cruzamiento, aunque aún no hay seguridad de que esta barrera sea completa. Ahora bien, de la comparación de los sonogramas de ambas especies surge la conclusión de que no existen diferencias significativas entre la duración del canto y el intervalo entre cada emisión sonora; en cambio la única aparente disparidad reside en la frecuencia. En efecto el promedio de frecuencias dominantes es alrededor de 500 cps más alta en *P. ornata* que en *P. streckeri*. A los efectos de valorar tales diferencias como factores de aislamiento y especiación se colocaron en el interior de un tanque, provisto de un parlante en cada uno de los extremos hembras receptoras de *P. streckeri* las que podían dirigirse hacia uno u otro de los parlantes que reproducían los cantos de cada una de las especies por separado. Los resultados obtenidos fueron por demás significativos puesto que se obtuvieron 35 contactos con el parlante de *P. streckeri* y solamente 4 con el de *P. ornata*. Este sencillo experimento puso en evidencia que la hembra de *P. streckeri* es atraída por el canto del macho de su propia especie, pero no por el de la otra, a pesar de las pequeñas diferencias registradas en el sonograma. Luego, el canto en este caso, resultó un valioso mecanismo de aislamiento y especiación. De manera pues que, estas dos poblaciones alopátridas han tenido un grado suficiente de diferenciación y es obvio que permanecerían separadas aún en el caso de llegar a hacerse simpátridas.

Otras veces el análisis del canto puede resultar de suma utilidad cuando se estudian formas en las que existen poblaciones que parecen encontrarse en estadios intermedios de especiación, como es el caso del complejo *Microhyla olivacea* — *M. carolinensis* investigado por W. F. Blair (14). En este caso se llegó a las siguientes conclusiones: Aunque la mayoría de los individuos en el área de superposición caen netamente en una u otra especie, existe un limitado número de híbridos con cantos intermedios. Por el contrario en esta área los ejemplares típicos de cada especie exaltan al máximo las diferencias de su canto en comparación con los de las mismas especies pero de otras localidades más distantes de la zona de confluencia.

El canto nupcial es también un factor etológico decisivo en la solución de problemas planteados por las llamadas especies crípticas o sibilinas, vale decir entidades simpátridas de morfología tan similar que los sistemáticos han cuestionado su "status".

Tal es el caso de *Hyla versicolor* estudiado por F. C. Johnson (46, 47) especie poseedora de dos tipos diferentes de canto y de la que actualmente se sospecha esté constituida por dos especies diferentes. Interrogante similar se plantea con respecto a *Hyla eximia* según las conclusiones a las que ha arribado W. F. Blair (26).

Por nuestra parte hemos abordado también la elucidación de especies crípticas valiéndonos del análisis del canto con resultados sumamente alentadores.

Recurriendo a este método estudiamos a **Physalaemus henselii** y **P. fernandezae** (= **P. barboursi**), dos especies sinpátrido-alopátridas morfológicamente muy similares y de confusa diferenciación; poseedoras ambas de una época de procreación invernal sincrónica y con caracteres ecológicos aparentemente iguales. Así pudimos comprobar en el área de superposición que sus respectivos cantos habían alcanzado la máxima divergencia como para asegurar, sin lugar a dudas, su efectivo grado de especiación (Barrio, 7).

Algo similar observamos en relación a **Odontophrynus americanus** y **O. occidentalis**, dos especies muy polimórficas y también muy parecidas entre sí, que aunque poseen diferente distribución geográfica contactan en algunas áreas limítrofes. Sus cantos nupciales permiten fácilmente distinguirlas una de otra, no tanto por las frecuencias fundamentales y dominante, que son muy bajas en ambas, sino por la modalidad de emisión de las notas; mientras que **americanus** canta con sonidos largos y espaciados, **occidentalis** emite un trino de tipo bufonoide (Barrio, 8) (véase fig. Nros. 10 y 14).

Recientemente hemos tenido oportunidad de identificar por el canto nupcial cuatro entidades crípticas del género **Pleurodema** que conviven en una misma área (Barrio, 10). Dos de ellas, **P. tucumana** y **P. nebulosa** eran conocidas aunque de dificultosa identificación; la tercera resultó ser una nueva especie, **P. guayapae** y la cuarta un híbrido de **P. nebulosa** y **P. guayapae**. A pesar de su morfología externa muy similar, el canto nupcial presentó notorias diferencias y el del híbrido caracteres intermedios entre sus progenitores. No obstante la ocasional y esporádica presencia de estos híbridos sostenemos que estas dos especies han alcanzado tal grado de divergencia en el canto que asegura el mantenimiento de su separación. Por otra parte, encontramos también características diferenciales muy significativas en la morfología de las estructuras del oído medio, que a un examen superficial pasaban inadvertidas.

Resumiendo, expondremos para terminar, algunos conceptos sobre los alcances y estimaciones valorativas de las diferencias registradas en el canto, como elementos de validación específica.

Cuando el canto nupcial de **poblaciones alopátridas** es aproximadamente tan divergente como aquél de especies simpátridas, en ausencia de otro criterio, es razonable suponer que la **divergencia ha alcanzado un valor específico**.

La hibridación experimental puede demostrar que dos poblaciones alopátridas, con cantos divergentes, sean también genéticamente incompatibles; pero si realmente se obtuviera el cruzamiento entre ambas, esto sólo de por sí, no sería una prueba de que la especiación no se haya producido.

Por otra parte afinidades en el canto nupcial de especies alopátridas pueden desarrollarse por paralelismo y convergencia, de ahí su utilización con cierta cautela cuando se pretendan inferir vínculos filéticos.

Contrariamente, las poblaciones simpátridas plantean, en general, problemas relativamente más simples. De manera que el análisis del canto nupcial de especies crípticas, de morfología tan similar que los sistemáticos han cuestionado su "status", puede revelar diferencias que sirven para establecer su validez. Inclusive estimula la investigación anatómica hasta dar, si es posible, con el carácter morfológico clave diferencial, puesto que se acepta que en las especies simpátridas actúan más intensamente las presiones selectivas sobre los mecanismos nupciales de aislamiento, tales como el canto, que sobre ciertos caracteres morfológicos no directamente relacionados con la reproducción.

Cuando los datos obtenidos por el análisis del canto, son interpretados en conjunción con los resultados logrados por la hibridación experimental, dan soluciones a problemas taxionómicos imposibles de obtener por otros medios. Igualmente, en la integración de la información ecológica y geográfica con los caracteres morfológicos, bioquímicos y de comportamiento, el análisis del canto nupcial es extremadamente útil en la elucidación de las relaciones filogenéticas.

BIBLIOGRAFIA

1. ADRIAN, E. D. CRAIK, J. W. and STURDY, R. S. 1938. — The electrical response of the auditory mechanism in cold-blooded vertebrates. **Proc. Roy. Soc. London. Ser. B.** 125: 435.
2. ALVAREZ PUEBLA de CHAVES, M. 1948. — Problemas de fonética experimental. Biblioteca Humanidades. Tomo XXXI. Univ. La Plata.
3. ARONSON, L. R. 1944. — The sexual behaviour of Anura. **Amer. Mus. Nov.** N° 1250: 1.
4. BARRIO, A. 1962. — Los Hylidae de Punta Lara, provincia de Buenos Aires. Observaciones sistemáticas, ecológicas y análisis espectrográfico del canto. **Physis XXIII** (65): 129.
5. BARRIO, A. 1963. — Consideraciones sobre comportamiento y "grito agresivo" propio de algunas especies de Ceratophrynidae (Anura). **Physis XXIV** (67): 143.
6. BARRIO, A. 1963. — Influencia de la temperatura sobre el canto nupcial de *Hyla squalirostris* A. Lutz (Anura, Hylidae) **Physis XXIV** (67): 137.
7. BARRIO, A. 1964. — Relaciones morfológicas, etoecológicas y zoogeográficas entre *Physalaemus henselii* (Peters) y *P. fernandezae* (Müller) (Anura, Leptodactylidae). **Acta Zool. Lilloana XX**: 285.
8. BARRIO, A. 1964. — Caracteres etoecológicos diferenciales entre *Odontophrynus americanus* y *O. occidentalis* (Anura) Leptodactylidae) **Physis XXIV** (68): 385.
9. BARRIO, A. 1964. — Peculiaridades del canto nupcial de *Melanophryniscus stelzneri* (Anura, Brachycephalidae) **Physis XXIV** (68): 435.
10. BARRIO, A. 1964. — Especies crípticas del género *Pleurodema* que conviven en una misma área, identificadas por el canto nupcial (Anura, Leptodactylidae) **Physis XXIV** (68): 471.
11. BLAIR, A. P. 1946. — The effects of various hormones on primary and secondary sex characters of juvenile *Bufo fowleri*. **J. Exper. Zool.** 103, (2): 365.
12. BLAIR, A. P. 1947. — The male warning vibration in *Bufo*. **Am. Mus. Nov.** 1344: 1.
13. BLAIR, W. F. and PETTUS, D. 1954. — The mating call and its significance in the Colorado River toad (*Bufo alvarius*) Girard. **Texas Jour. Sci.** 6 (1): 72.

14. BLAIR, W. F. 1955. — Mating call and stage of speciation in the *Microhyla olivacea* - *M. carolinensis* complex **Evolution**, 9 (4): 469.
15. BLAIR, W. F. 1955. — Size difference as a possible isolation mechanism in *Microhyla*. **Amer. Nat.** 89: 297.
16. BLAIR, W. F. 1955. — Differentiation of mating call in spadefoots, genus *Scaphiopus*. **Texas Jour. Sci.** 7 (2): 183.
17. BLAIR, W. F. 1956. — Call difference as an isolation mechanism in southwestern toads (genus *Bufo*) **Texas Jour. Sci.** (1): 97.
18. BLAIR, W. F. 1956. — The mating call of hybrids toads. **Texas Jour. Sci.** 8 (3): 350.
19. BLAIR, W. F. 1956. — Mating call and possible stage of speciation of the Great Basin Spadefoot. **Texas Jour. Sci.** 8: 236.
20. BLAIR, W. F. 1957. — Mating call and relationships of *Bufo hemiophys* Cope. **Texas Jour. Sci.** 9 (1): 99.
21. BLAIR, W. F. 1957. — Structure of the call and relationships of *Bufo microscaphus* Cope. **Copeia** 3: 208.
22. BLAIR, W. F. 1958. — Mating call and stage of speciation of two allopatric population of spadefoots (*Scaphiopus*) **Texas Jour. Sci.** 10 (4): 484.
23. BLAIR, W. F. 1958. — Response of a green treefrog (*Hyla cinerea*) to the call of the male. **Copeia** 4: 333.
24. BLAIR, W. F. 1958. — Mating call in the speciation of anuran amphibians. **Amer. Nat.** 92: 27.
25. BLAIR, W. F. 1959. — Call structure and species groups in U. S. treefrogs (*Hyla*) **Southwestern Nat.** 3: 77.
26. BLAIR, W. F. 1960. — Mating call as evidence of relations in the *Hyla eximia* group. **Southwestern Nat.** 5: 129.
27. BLAIR, W. F. 1961. — Calling and spawning season in a mixed population of anurans. **Ecology** 42 (1): 99.
28. BLAIR, W. F. 1962. — Non-Morphological Data in Anuran Classification. **System. Zool.** 11 (2): 72.
29. BLAIR, W. F. and LITTLEJOHN, M. J. 1960. — Stage of speciation of two allopatric populations of chorus frogs (*Pseudacris*). **Evolution** 14: 82.
30. BOGERT, C. M. 1954. — Commentary for recording of "Sounds of the American Southwest" N. Y.: Folkways Records and Service Corp. **Sci. Ser. FX-6122.**
31. BOGERT, C. M. 1958. — Commentary for recording of "Sounds of North American frogs" N. Y.: Folkways Records and Service Corp. **Sci. Ser. FX - 6166.**
32. BOGERT, C. M. 1960. — The influence of sound on the behaviour of amphibians and reptiles. **Animal Sounds and Communication**, American Institute of Biological Sciences, 7: 139.
33. BOGERT, C. M. 1962. — Isolation mechanism in toads of the *Bufo debilis* group in Arizona and Western Mexico. **Amer. Mus. Novit.** N° 2100.

24. BOULENGER, G. A. Catalogue of the Batrachia Salientia S. Ecaudata in the collection of the British Museum. 2^{ed}. London. British Museum XVI + 503 pp.
25. BUSHNELL, R. 1952. — Some notes on the breeding of Amphibia. *Brit. Jour. Herpetol.* 2: 56.
26. CEI, J. M. y ESPINA AGUILERA, S. 1957. La vibración sexual preventiva ("warning vibration") en *Pleurodema chilenas*. *Inv. Zool. Chil.* 4: 15.
27. CEI, J. M. y ESPINA AGUILERA, S. 1957. — La vibración sexual preventiva en poblaciones de *Bufo spinulosus* de Chile. *Inv. Zool. Chil.* 4: 62.
28. DAHNE, C. 1914. — *Alytes obstetricans* und seine Brutpflege. *Blatt. Aquar. Terrar.-Kde.* 25: 227.
29. DUELLMAN, W. E. 1963. — Importance of breeding call in amphibian systematics. *Proc. IV Specialized Symposia. XVI Intern. Congr. Zool.*
40. FERNANDEZ, K. — Sobre la biología y reproducción de Batracios Argentinos. *Bol. Acad. Cienc. Córdoba.* 29: 271.
41. GALLARDO, J. M. 1961. — *Hyla strigilata* Spix e *Hyla squalirostris* A. Lutz en la República Argentina; y algunas observaciones sobre otros anfibios del grupo de *Hyla rubra* Daudin. *Com. Mus. Arg. Cs. Nat. Cienc. Zool III* (5): 145.
42. GOIN, C. J. 1949. — The peep order in peepers, a swamp water serenade. *Quart. Jour. Florida Acad. Sci.* 11: 59.
43. GRANDISON, A. G. C. 1961. — Chilean species of the genus *Eupsophus* (Anura, Leptodactylidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)* 8 (3).
44. GREENBERG, B. 1942. Some effects of testosterone on the sexual pigmentation and other sex characters of the cricket frog (*Acris gryllus*) *Jour. Expt. Zool.* 91: 435.
45. INGER, R. F. 1958. — The vocal sac of the Colorado River toad (*Bufo alvarius*) Girad. *Texas Jour. Sci.* 10, (3): 319.
46. JOHNSON, F. C. 1959. — Genetic incompatibility in the call races of *Hyla versicolor* Le conte in Texas. *Copeia*, 4: 327. Citado por W. F. Blair (24)
47. JOHNSON, F. C. 1961. — Cryptic speciation in the *Hyla versicolor* complex. Unpub. doctoral dissertation, Univ. Texas. Citado por W. F. Blair (24)
48. KLEEREKOPER, H. and SIBABIN, K. 1959. — A study on hearing in frogs (*Rana pipiens* and *Rana clamitans*). *Ztschr. vergleich. Physiol.* 41: 490.
49. LANKES, K. 1928. — Zur Biologie des Korralensingers. *Hyla caerulea*. *Blott. Aquar. Terrar. -Kde.* 39: 6.
50. LIU, C. C. 1935. Types of vocal sac in the Salientia. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.* 41: 19.
51. LUTZ, B. 1954. — Anfibios Anuros do Distrito Federal. *Mem. Inst. Osw. Cruz* 52: 1.
52. MYERS, G. S. 1951. — Notes on salamander voices. *Copeia* 1: 76.
53. RENGEL, D. 1948. Sobre la vibración sexual preventiva de los sapos machos del Norte Argentino. *Acta Zool. Lilloana* 6: 279.

54. RENGEL, D. 1949. — La vibración preventiva como carácter ambosexual en algunos batracios de la provincia de Tucumán. *Acta Zool. Lilloana* 7: 353.
55. SATO, S. 1939. — Beitrage zur experimentellen Untersuchung der Resonanztheorie der Gehorempfindung. (I. Mitteilung) Untersuchungen über die Gehorempfindung des Frosches. *Ztschr. Otol. Rhinol. Laryngol., Tokyo*. 45: 40. Citada por C. Bogert (32).
56. STORER, T. J. 1925. — A synopsis of the Amphibia of California. *Univ. Calif. Pub. Zool.* 27: 1.
57. STROTHER, W. F. 1959. — The electrical response of the auditory mechanism in the bullfrog (*Rana catesbiana*) *Jour. Comp. Physiol. Psychol.* 52: 157.
58. TORDA, C. 1943. — Effect of hormones on contraction of striated muscle and on cholinesterase activity. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.* 53: 121.
59. YERKES, R. M. 1903. — The instincts, habits and reations of the frog. *Psychol. Rev. Monogr.* 4: 579.

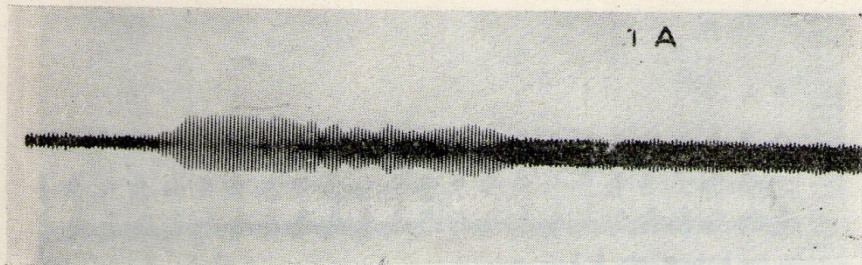


Fig. N° 1
Banda fonogramada

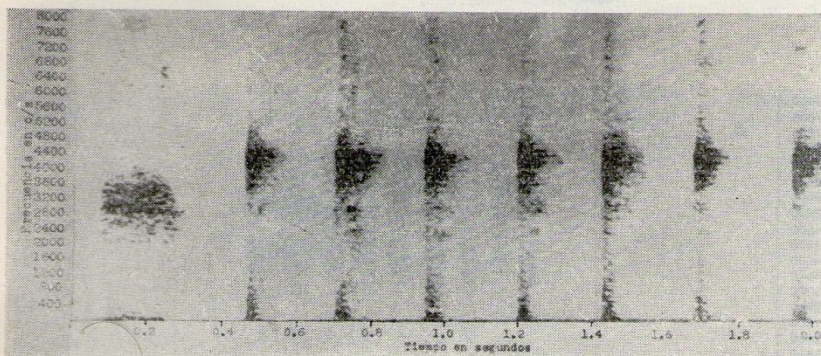


Fig. N° 2
Canto nupcial de *Hyla sanborni*

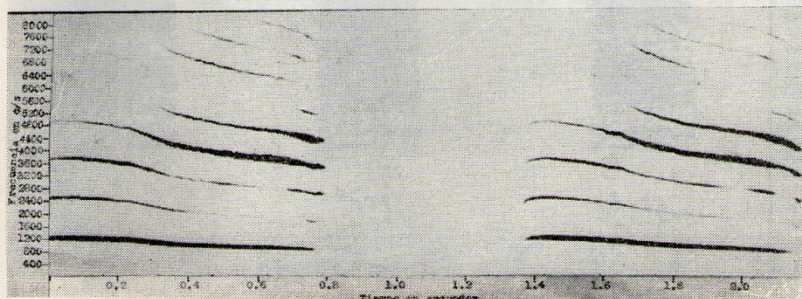


Fig. N° 3
Canto nupcial de *Physalaemus gracilis*

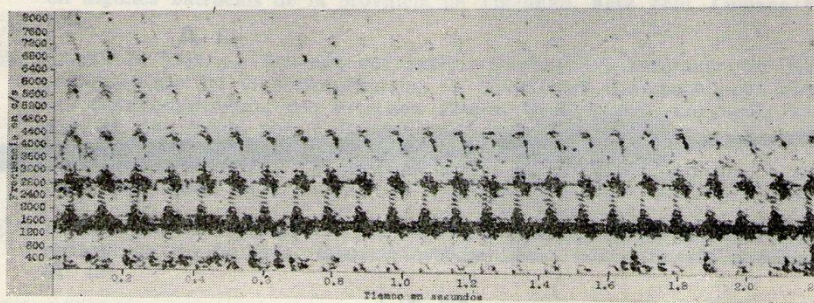


Fig. N° 4

Canto nupcial de *Bufo arenarum*

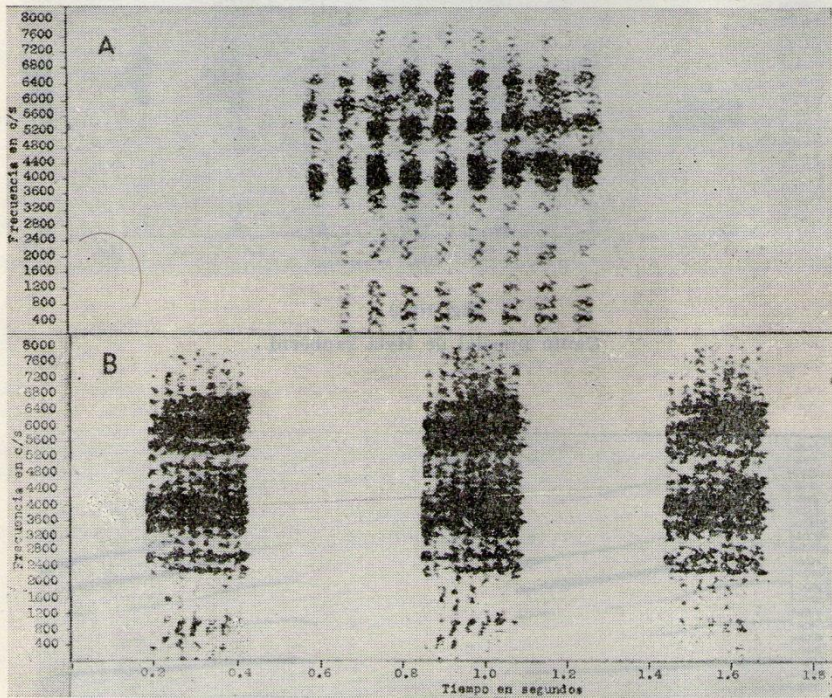


Fig. N° 5

Canto nupcial de *Hyla squalirostris* A: Temp. 7° C;
 B: Temp. 22° C.

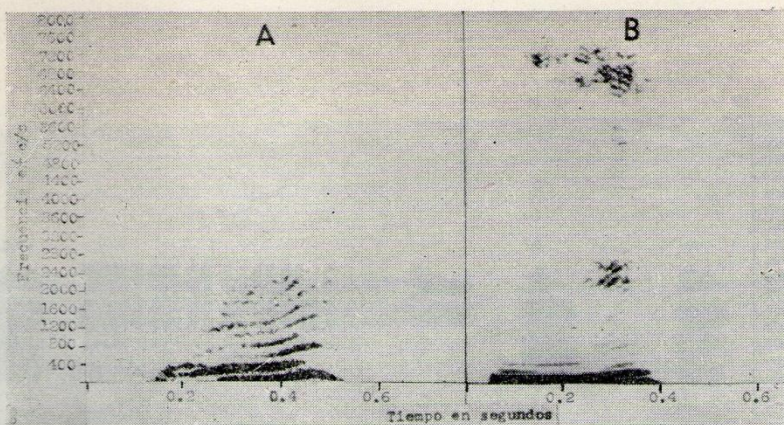


Fig. N° 6

A: Canto nupcial de *Leptodactylus ocellatus*.
 B: Imitación del mismo hecha por el autor

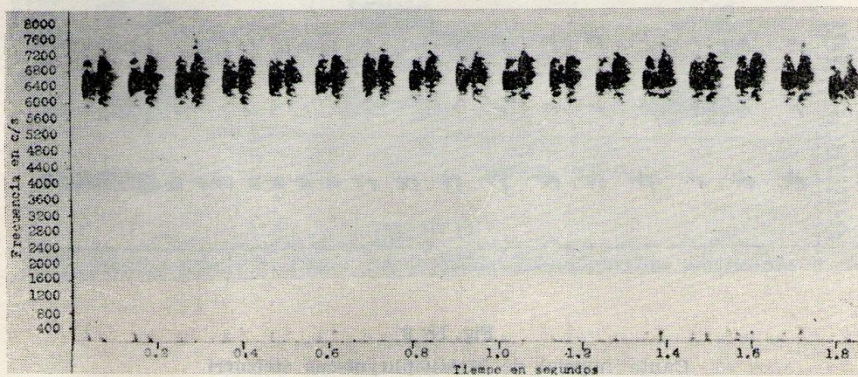


Fig. N° 7

Canto nupcial de *Pseudopaludicola falcipes*

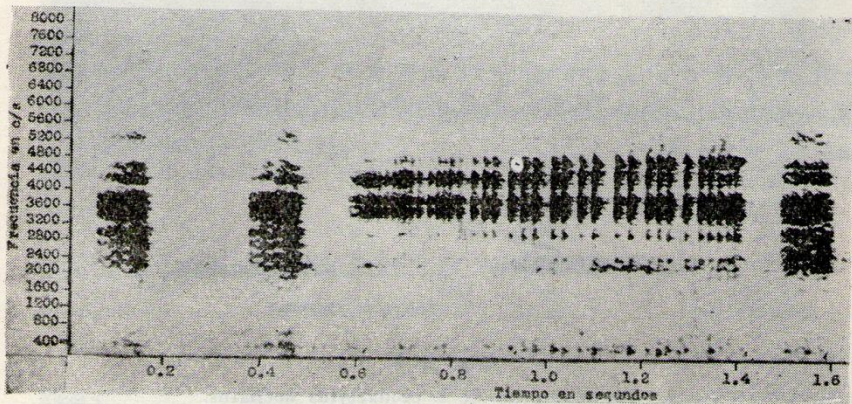


Fig. N° 8
Canto nupcial de *Hyla berthae*

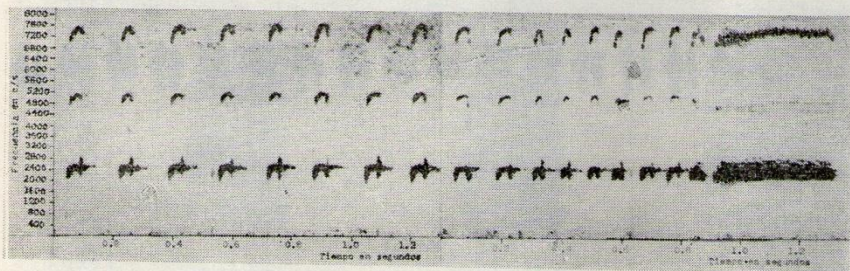


Fig. N° 9
Canto nupcial de *Melanophryniscus stelzneri*

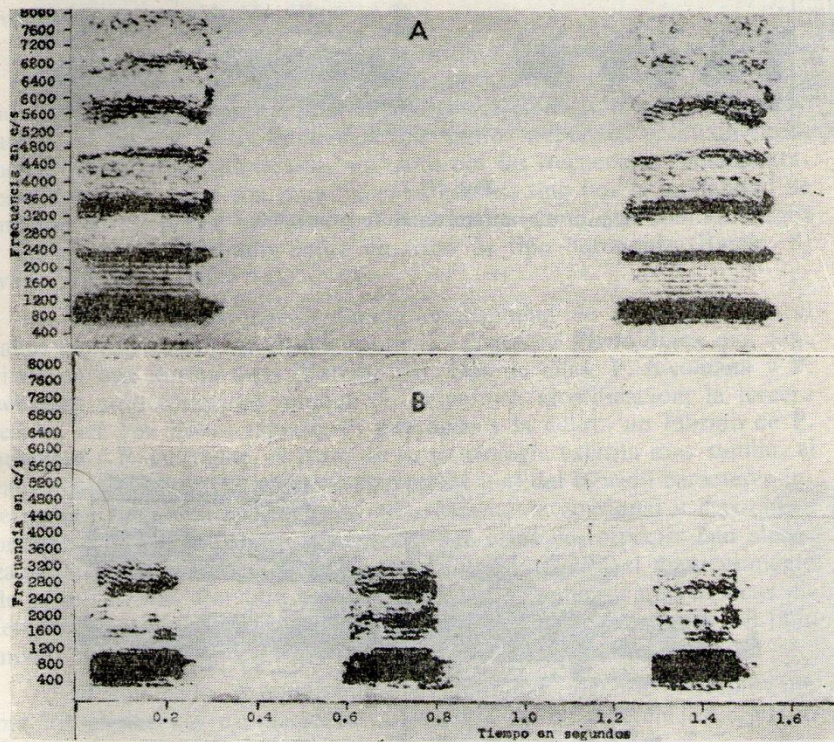


Fig. N° 10

A: Canto nupcial. B: Canto disyuntivo de *Odontophrynus americanus*

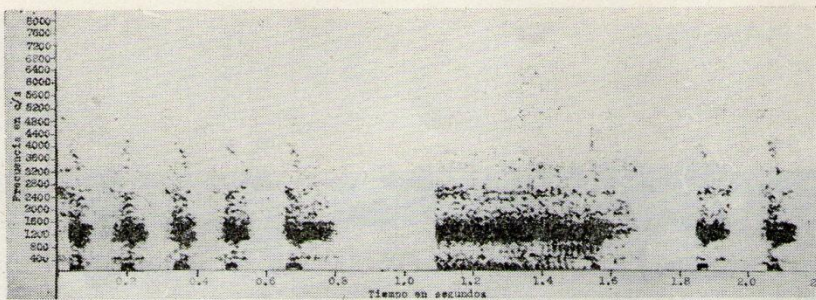


Fig. N° 11
Canto disyuntivo de *Bufo arenarum*

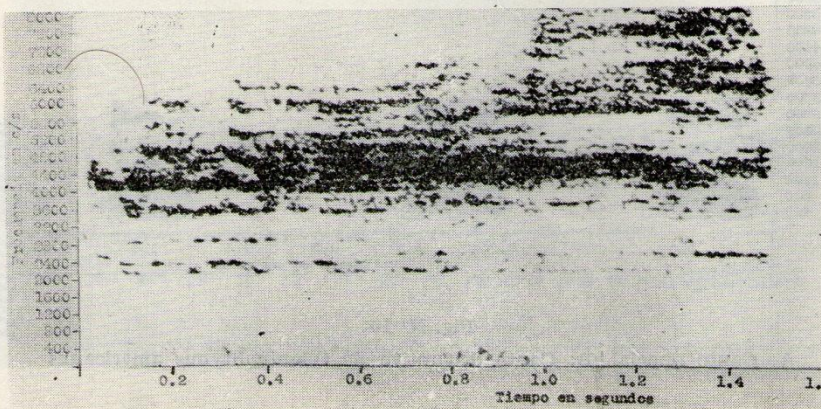


Fig. N° 12
Grito de angustia de *Lysapsus mantidaetylus*

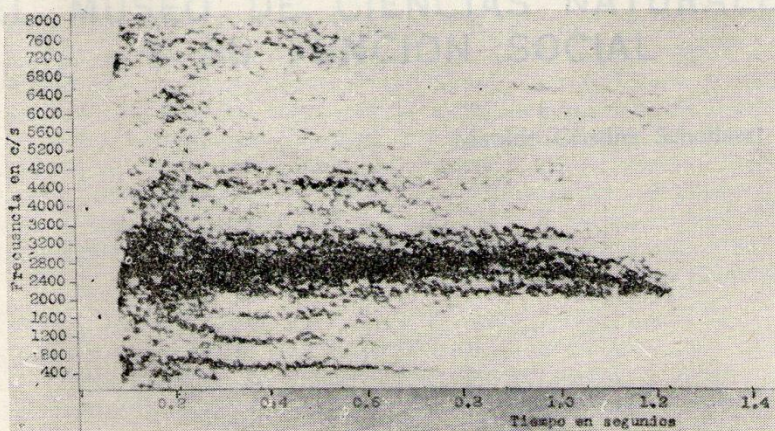


Fig. N° 13

Grito agresivo de *Ceratophrys ornata*

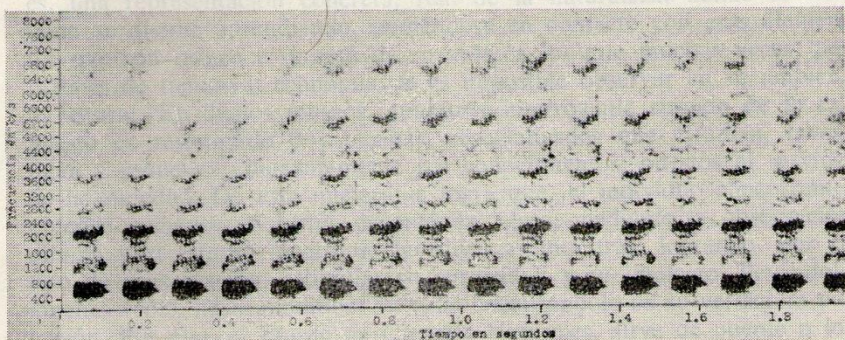


Fig. N° 14

Canto nupcial de *Oodontophrynus occidentalis*