

Sapo común – *Bufo spinosus* Daudin, 1803

Manuel E. Ortiz-Santaliestra

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

Versión 30-10-2014

Versiones anteriores: 4-04-2014; 7-04-2014



© I. Martínez-Solano

Sinónimos y combinaciones

Bufo spinosus Daudin, 1803; *Bufo rubeta* var. *robustior* Lataste en Boscá, 1880; *Pelobates wilsoni* Boscá, 1919; *Bufo bufo gredosicola* Müller y Hellmich, 1935 (Frost, 2014).

Origen y evolución

Los sapos comunes de la península Ibérica se han considerado tradicionalmente como parte de la especie *Bufo bufo*, distribuida por gran parte de Eurasia. Sin embargo, la situación taxonómica de estas poblaciones se ha visto modificada recientemente. Utilizando secuencias de dos regiones de ADN mitocondrial y cuatro regiones de ADN nuclear (3.490 pares de bases en total) Recuero et al. (2012) obtienen una topología bien resuelta de la radiación del complejo *Bufo bufo* en el Paleártico occidental, según la cual las poblaciones ibéricas, junto a las del sur y oeste de Francia y a las del norte de África, divergirían del resto de poblaciones europeas quedando incluidas en un clado con rango de especie que constituye el taxón *Bufo spinosus*. Posteriormente, Arntzen et al. (2013a) utilizan un ensayo de restricción enzimática de ADN mitocondrial, además de dos secuencias de ADN nuclear (979 pares de bases en total) para delimitar las zonas de contacto entre *B. bufo* y *B. spinosus* en Francia, obteniendo una separación geográfica clara entre ambos linajes, que únicamente parecen solaparse en la costa noroccidental de Francia. Por otra parte, en un estudio similar y casi simultáneo al de Recuero et al. (2012), García-Porta et al. (2012) analizan 304 ejemplares de 164 poblaciones dentro del rango de distribución del complejo *Bufo bufo*. Tanto la filogenia, basada en 1.988 pares de bases de ADN mitocondrial, como el estudio de alozimas, basado en 16 sistemas proteicos correspondientes a 21 loci, resultaron en la separación de cinco clados, uno de los cuales (clado Ibérico) incluiría todas las poblaciones ibéricas junto a las del sur de Francia, si bien este estudio no asigna rango taxonómico a dicho clado al considerarse, basándose en los datos de alozimas, la existencia de hibridación entre los linajes correspondientes a *B. bufo* y *B. spinosus*. Esta posibilidad ha sido posteriormente rebatida por Arntzen et al. (2013b) quienes, analizando también alozimas, concluyeron que no existía hibridación y que la interpretación de García-Porta et al. (2012) no consideraba posibles explicaciones alternativas a la hibridación, como por ejemplo la separación incompleta de los linajes, o que la mayor riqueza genética de las poblaciones consideradas intermedias por García-Porta et al. (2012) fuese en realidad debida a un proceso evolutivo más prolongado por localizarse dichas poblaciones siempre en refugios glaciales. La localidad tipo de *B. spinosus* sería “el entorno de Brives y de Burdeos (Francia)” (Frost, 2013). Aunque el grado de diferenciación genética en todos los marcadores analizados apoya la distinción de *B. spinosus* como especie, se ha reconocido la necesidad de evaluar la variabilidad ecológica y morfológica entre los diferentes clados del complejo *B. bufo*, así como dentro de cada uno de ellos (Recuero et al., 2012); no obstante, Arntzen et al. (2013a) aportan criterios morfológicos basados en 17 variables medidas en poblaciones francesas próximas a las zonas de contacto, para separar *B. spinosus* de *B. bufo*.

Basándose en el grado de conservación estructural de la albúmina, Maxson (1981) data la separación del linaje correspondiente al complejo *B. bufo* a finales del Eoceno, hace unos 35 millones de años, cuando éste se separa del linaje formado por *Bufo viridis* y *Bufo stomaticus*. Dentro de dicho linaje, el complejo *B. bufo* se diferencia de *Bufo gargarizans* durante el Mioceno medio, hace unos 12 millones de años (García-Porta et al., 2012). Los diferentes estudios muestran discrepancias en lo que se refiere a la datación de la separación entre *Bufo eichwaldi* y los clados orientales del complejo. Así, Recuero et al. (2012) datan dicha separación entre 9 y 13 millones de años atrás, motivada por movimientos de orogenia en el Cáucaso, mientras que García-Porta et al. (2012) hablan de una diferenciación por motivos climáticos en torno a los 7,4 millones de años atrás. Por último, Litvinchuk et al. (2008) datan la separación al final del Mioceno, hace 5,3 millones de años. Según Recuero et al. (2012), durante el Mioceno superior el linaje que incluye las especies de Europa occidental se habría extendido desde Asia hacia el oeste, alcanzando la Península Ibérica y ganando en diversidad genética y morfológica; dicha diversidad se origina antes de la sucesión de periodos glaciales del Pleistoceno (García-Porta et al., 2012) y se concentra sobre todo en las penínsulas mediterráneas (Ibérica, Itálica y Balcánica), las cuales constituyen refugios para la fauna europea durante dichos periodos. La separación de *B. spinosus*, o de los clados Ibérico y Africano *sensu* García-Porta et al. (2012), del resto del complejo estaría relacionada con la formación de los Pirineos y sucedería hacia el final del Mioceno, en torno a los 5 millones de

años atrás (García-Porta et al., 2012; Recuero et al., 2012). También en este periodo, en concreto al final de la crisis del Messiniense, las poblaciones ibéricas de la especie quedaron separadas de las norteafricanas como consecuencia de la reapertura del estrecho de Gibraltar, como señalan tanto los datos de Recuero et al. (2012) como el estudio de alozimas llevado a cabo por Busack (1986), quien identifica un grado de diferenciación génica entre las poblaciones de *B. spinosus* a ambos lados del estrecho compatible con este periodo de separación. Finalmente, durante el Pleistoceno parecen originarse la mayoría de los haplogrupos de la especie en Iberia y el Magreb (Recuero et al., 2012). Así, el hecho de que en ambas regiones exista una elevada diversidad genética sugiere que las glaciaciones durante este periodo no tuvieron un efecto importante en las poblaciones de *B. spinosus* (Martínez-Solano y González, 2008; García-Porta et al., 2012).

Descripción del adulto

Las descripciones generales de la morfología de la especie en la Península Ibérica se limitan, por lo general, a trabajos recopilatorios (García-París et al. 2004) o a 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). Sanchiz (1977) describe diversos aspectos osteológicos de la especie mientras que Fèlix y Montori (1986) la incluyen en su estudio comparativo del ilion.

Se trata de un sapo de aspecto robusto y tamaño grande. La cabeza es más larga que ancha, pequeña y con un hocico corto y bastante romo. El cráneo carece de crestas óseas. Los ojos son grandes y prominentes, con una pupila horizontal de morfología ovalada. El espacio interorbitario suele ser plano o cóncavo, más ancho que el párpado superior. El tímpano es redondeado y poco aparente, con un diámetro inferior a la mitad del diámetro del ojo. En la parte dorsolateral posterior de la cabeza, situadas por detrás de las cuencas oculares, aparecen dos glándulas parótidas muy prominentes, de forma alargada y elíptica y que divergen posteriormente, siendo éste uno de los principales caracteres morfológicos que permiten la diferenciación entre *B. spinosus* y *B. bufo* (cuyas glándulas parótidas se disponen en paralelo) (Arntzen et al., 2013a).

Las extremidades son cortas y robustas. En las extremidades anteriores, los dedos primero, segundo y cuarto son de similar longitud, o el primero un poco más largo, mientras que el tercero es claramente más largo que el resto. Presentan tubérculos subarticulares dobles bajo los dedos de los miembros delanteros y bajo el cuarto dedo de las extremidades traseras. En los miembros posteriores, además, aparecen dos tubérculos metatarsianos, siendo el interno de mayor tamaño y con una forma típicamente redondeada, a diferencia del tubérculo metatarsiano interno de *B. bufo* de forma estrecha y mayor tamaño relativo que el de *B. spinosus* (Arntzen et al., 2013a). Entre los dedos de los miembros posteriores se observan palmeaduras claramente desarrolladas que pueden llegar a cubrir los dos tercios del espacio interdigital. Al abatir los miembros posteriores hacia delante, la articulación tibiotarsal alcanza el tímpano o el ojo en el macho y el hombro o el tímpano en la hembra.

En la región dorsal la piel es gruesa y con verrugas más o menos prominentes, a veces muy puntiagudas, mientras que en la zona ventral la piel es granulosa y más fina. El tegumento epitelial presenta un espesor medio de 51,9 µm (Szarski, 1972).

La coloración de fondo dominante va desde pardusca hasta rojiza o anaranjada. El diseño dorsal puede ser uniformemente amarillento, pardusco, verdoso, castaño, rojizo o casi negro, o aparecer un intenso jaspeado de colores marrones oscuros intercalado con manchas irregulares blancas o amarillentas. El vientre suele ser amarillento, pudiendo adquirir también tonos grisáceos o blanquecinos. Al igual que en la zona dorsal, el diseño ventral puede ser uniforme o presentar un jaspeado oscuro, aunque más disperso que el del dorso. El iris muestra un tono cobrizo o anaranjado muy característico, con manchas finas oscuras que pueden formar un retículo. La mitad inferior de las glándulas parótidas es de color pardo o negro, y sus secreciones presentan un color blanquecino o amarillento. Los tubérculos metatarsianos suelen ser rojizos. Ocasionalmente, se han citado fuera de Iberia casos de albinismo (Rostand, 1955).

La existencia de anomalías morfológicas no parece muy frecuente. Rostand (1947, 1948) identifica en Francia un porcentaje muy bajo de machos adultos con polidactilia, ectrodactilia y otras anomalías en los dedos, incluyendo duplicación y disposición atípica.

Dimorfismo sexual

Como se señala a continuación, los machos son generalmente de menor tamaño que las hembras. Durante la época de celo, los machos desarrollan callosidades nupciales de color marrón oscuro en los tres dedos interiores de las manos y en el tubérculo carpiano, además de palmeaduras más extensas de lo habitual entre los dedos posteriores.

Tamaño

La talla promedio de los adultos varía geográficamente; generalmente alcanzan 119 mm los machos y 145 mm las hembras (Tabla 1). Hay un ejemplar de colección (MZB 82-8316) procedente de El Barco de Ávila que mide 132 mm (Escoriza, D., com. pers.). Como valor excepcional, se cita en Huelva una hembra de 180 mm (González de la Vega, 1988). Las referencias bibliográficas de 220 mm de talla no están documentadas (García-París, 1985; Salvador, 1985). La masa corporal alcanza 465 g en una hembra de 145 mm de Cádiz (Busack, S. D., com. pers.).

Tabla 1. Rangos y valores promedio de la longitud hocico-cloaca de individuos adultos de *Bufo spinosus* considerando diferentes ámbitos geográficos. *Valores entre paréntesis indican tallas máximas que se desvían de los rangos promedio.

Rango geográfico	Machos		Hembras		Referencias
	Rango*	Media	Rango*	Media	
Bretaña		67		78	Frétey y Le Garff (1996)
SE Francia		69		87	Hemelaar (1988)
País Vasco Francés		73		94	Vignes (2009)
Barcelona	74-119		70-113		Campeny y Montori (1985)
Gredos (Laguna Grande)	63-104	77	74-130	90	Lizana (1990)
Gredos (Laguna Grande)	61-84	75	65-114	79	Ortiz (2002)
Gredos (zonas bajas, vertiente norte)	77-96		89-130		Lizana (1990)
Gredos (zonas bajas, vertiente sur)	63-114		76-131		Lizana (1990)
Huelva	85-98 (112)		80-120 (180)		González de la Vega (1988)
Doñana	81,8-110	92,4	96,6-117,7	103,9	Díaz-Paniagua et al. (2005)
Cádiz	58,6-102	75,4	88-145	107,2	Busack, S. D.; com. pers.

Descripción de los huevos y de la larva

Los huevos se disponen en cordones dobles envueltos por abundante gelatina, de unos 10 mm de anchura y hasta varios metros de longitud. Los huevos son completamente negros, y únicamente durante las primeras horas de su desarrollo puede apreciarse un color blanquecino en la zona del polo vegetativo. Recientemente se ha citado la existencia de una puesta albina en la Comunidad de Madrid (Ayllón, 2013). Los huevos miden entre 1,5 y 2 mm de diámetro interno, y unos 3 mm de diámetro externo (González de la Vega, 1988).

El tamaño de las larvas al eclosionar está en torno a 4 mm de longitud total (Cambar y Gipouloux, 1956; González de la Vega, 1988), y pueden alcanzar un tamaño máximo de 42 mm (Richter-Boix et al., 2007a). Las larvas son de color negro, pudiendo aparecer durante las últimas fases del desarrollo un moteado dorado por todo el cuerpo. No se conocen variaciones importantes de diseño en las poblaciones ibéricas. En Francia, Rostand (1951) cita, como algo extremadamente excepcional, un caso de albinismo en una larva originada a partir de una fecundación *in vitro*.

La morfología general de la larva es deprimida (Díaz-Paniagua, 1987), con unas crestas caudales que apenas están desarrolladas, lo que se interpreta como una adaptación al uso del sustrato y a la escasa actividad natatoria. El extremo de la cola es redondeado y el ano ocupa una posición media. Los ojos ocupan una posición dorsal y la distancia entre ellos es

aproximadamente el doble de la distancia entre las narinas. La boca es ínfera. La estructura de la cavidad bucal y el aparato filtrador es similar a la de *B. bufo*, para la que existen diversas descripciones (Viertel, 1982, 1985). Las papilas del disco oral aparecen sobre pliegues cutáneos en los ángulos de la boca y en dos hileras sobre el labio superior, faltando en el centro de éste y en el labio inferior (Bonacci et al., 2008). Presentan dos filas superiores de denticulos, la segunda de las cuales muestra una pequeña interrupción en la zona central, y tres inferiores, todas ellas dispuestas en una única hilera (Viertel, 1982; Bonacci et al., 2008). El disco oral se completa con un pico córneo con mandíbulas aserradas. El espiráculo se sitúa en el lado izquierdo y se dirige recto hacia atrás.

Campeny (1989) cita algunos casos de larvas de *B. spinosus* en Cataluña mostrando anomalías morfológicas en sus extremidades.

Características citogenéticas y bioquímicas

No existen datos publicados relativos a *B. spinosus*. De acuerdo a comparaciones realizadas con otras especies del género *Bufo* (Schmid, 1978; Herrero et al., 1993), presentaría bandas C conspicuas en todas las regiones centroméricas y no poseería apenas bandas C teloméricas. Las regiones organizadoras del nucleolo (NORs) se situarían en los telómeros de los brazos largos del par 6.

Variación geográfica

Tradicionalmente reconocida como una única especie distribuida por todo el Paleártico occidental, se han reconocido numerosas formas geográficas dentro del complejo *B. bufo*, tres de las cuales aparecían en la Península Ibérica: *B. b. bufo* (Linnaeus, 1758) en la región Eurosiberiana, *B. b. spinosus* Daudin, 1803 en la Mediterránea y *B. b. gredosicola* Müller y Hellmich, 1935 en el macizo central de la Sierra de Gredos. No obstante, la mayoría de los estudios llevados a cabo para determinar el estatus de estos taxones coinciden en señalar la inexistencia de diferencias claras entre ellos (Hemmer, 1975; Hemmer y Böhme, 1976; Lizana, 1997)

Brede y Beebee (2006) estudiaron mediante microsatélites la variabilidad genética del complejo *B. bufo* s. l. en Europa, incluyendo dos poblaciones ibéricas y otras dos poblaciones francesas que corresponderían a *B. spinosus*, además de otras siete localidades en el rango de distribución de *B. bufo* s. s., observando una baja variabilidad que tendría que ver con la escasa disponibilidad de los medios de reproducción preferidos por estos animales (generalmente medios acuáticos estables), lo que reduciría el flujo genético entre poblaciones reproductoras. Por el contrario, a escala peninsular, el ADN mitocondrial muestra haplotipos muy relacionados entre sí y con escasa estructura genética, lo que sugeriría una diferenciación reciente y el mantenimiento frecuente de flujo genético entre poblaciones (Martínez-Solano y González, 2008), si bien las poblaciones del centro y sur peninsular presentan un grado considerable de diversidad genética (Recuero et al., 2012). El hecho de que se trate de una de las especies de anfibio con mayor capacidad de desplazamiento y su ubicuidad en términos de condiciones ecológicas favorecerían el mantenimiento de numerosas poblaciones y en consecuencia la probabilidad de contacto entre ellas.

A nivel morfológico, existen algunas diferencias que en su momento se asociaron a la determinación subespecífica mencionada más arriba. Así, en las poblaciones del norte ibérico (el antiguo *B. b. bufo*), los adultos son de tamaño comparativamente pequeño presentan una coloración uniforme, glándulas parótidas pequeñas y verrugas glandulares dorsales dispersas, redondeadas y poco protuberantes. En las poblaciones del centro y sur peninsular (*B. b. spinosus*) los adultos muestran un tamaño mayor y una coloración más contrastada, además de numerosos tubérculos dorsales más o menos puntiagudos rematados por una mancha negra en su extremo, y glándulas parótidas de gran tamaño. Por último, en las poblaciones de Gredos los individuos son de un tamaño intermedio y muestran un diseño muy contrastado con jaspeados oscuros y manchas claras en la región dorsal.

Hábitat

Ocupa todos los hábitats peninsulares, desde las áreas termomediterráneas a la alta montaña eurosiberiana o crioromediterránea. Se encuentran en turberas de montaña, lagunas glaciares, embalses, ríos y arroyos en áreas abiertas, bosques de coníferas y caducifolios, zonas de matorral mediterráneo, estepas, ramblas mediterráneas y zonas de cultivos. En el norte peninsular también se encuentra con frecuencia en núcleos urbanos, incluso en grandes ciudades como Oporto, donde el grado de perturbación antrópica es muy elevado (Ribeiro et al., 2010). Por el contrario, García-París y Martín Albaladejo (1987) no encuentran indicios de reproducción de la especie en el área urbana de Madrid. Se encuentra sobre cualquier substrato geológico (Salvador, 1985).

Es una especie de hábitos muy terrestres, que únicamente acude a los medios acuáticos durante el periodo reproductor (Pargana et al., 1996). Lo generalista de su hábitat se ve también reflejado en sus preferencias, muy variables a lo largo de su distribución. Tiene una marcada preferencia por los bosques caducifolios con ríos y torrentes en el País Vasco, con menor frecuencia en prados y huertas (Bea, 1981). En Galicia ocupa zonas degradadas de suelos pobres y zonas de cultivo; a menudo frecuenta patios, bodegas y zonas rurales (Curt y Galán, 1982). En Cataluña presenta las mayores densidades larvarias en zonas forestales (Richter-Boix et al. 2007b). Del mismo modo, en el Parque Nacional de Peneda-Gerês, en el norte de Portugal, su distribución se asocia a zonas con una elevada diversidad de vegetación arbórea (Soares y Brito, 2007). En el Parque Natural Litoral Norte (Portugal) ocupa tanto pinares como zonas de dunas (Matos, 2012).

En el sur de la Península, la especie es más propensa a aparecer en áreas donde existe una cierta estabilidad interanual tanto en las temperaturas como en el régimen de precipitaciones (Romero y Real, 1996). Sin embargo, estos resultados se obtienen al analizar la relación entre la presencia de *B. spinosus* y diferentes factores ambientales a pequeña escala, utilizando la cuadrícula UTM de 1 x 1 km como unidad de muestreo. Al ampliar la escala (10 x 10 km) en el mismo área de estudio, los resultados muestran a *B. spinosus* como una especie generalista y apenas dependiente de las variables ambientales dentro del rango estudiado (Real et al., 2001). Es muy tolerante a la deshidratación, gracias en parte a su elevada capacidad de rehidratación, que puede alcanzar el 21% (en peso) por minuto (Cei y Crespo, 1971). En este sentido, para una especie tan similar como *B. bufo* se ha descrito la capacidad de resistir pérdidas por deshidratación de hasta un 20% sin aparentes trastornos (Jørgensen, 1994).

Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 2.600 m en los Pirineos (Falcón, 1982; Vives-Balmaña, 1984; Falcón y Clavel, 1987) donde sus densidades en zonas por encima de los 1.500 m son, no obstante, bastante bajas (Balcells, 1975). Este efecto negativo de la altitud sobre la abundancia también se ha observado en el Parque Nacional de Peneda-Gerês (Soares y Brito, 2007) y en la vertiente meridional de la Sierra de Gredos (Lizana et al., 1988). Alcanza los 2.300 m de altitud en Gredos (Lizana et al., 1988, 1991) y en las Sierras Béticas (González-Miras y Nevado, 2008), 2.100 m en Guadarrama (García-París et al., 1989; Morales et al., 2002; Martínez-Solano 2006), 1.870 m en Portugal, donde su cota máxima aparece en la Serra da Estrela (Ferrand de Almeida et al., 2001; Fonseca, 2010) y 1.800 m en Galicia (Bas, 1983).

Para la reproducción prefiere masas de agua profundas (50-200 cm), estables, con un hidroperiodo prolongado y vegetación acuática (Campeny y Montori, 1985, 1988; Salvador, 1985; Augert y Guyétant, 1995; Morand y Joly, 1995; Lizana, 1997; Malkmus, 1999; Richter-Boix et al., 2007c). La presencia de estos medios estables define su distribución a nivel local, como sucede en los Parques Nacionales de Doñana y Peneda-Gerês (Díaz-Paniagua et al. 2006; Soares y Brito, 2007) o en la Cordillera Cantábrica, donde además se ha descrito su preferencia por medios acuáticos con bajas densidades de plancton (Orizaola y Braña, 2006). En zonas montañosas del Sistema Central puede utilizar charcas más pequeñas e incluso arroyos, siempre que se den las condiciones de estabilidad apropiadas (García-París y Martín, 1987; Bosch y Martínez-Solano, 2003; Martínez-Solano et al., 2003a), si bien incluso en estas áreas sigue prefiriendo los medios de una cierta entidad (Lizana, 1990). En zonas más áridas del sur peninsular, sin embargo, resulta frecuente encontrar a la especie reproduciéndose en medios temporales (González de la Vega, 1988; Reques y Tejedo, 1992), tal vez como mecanismo de adaptación a la escasez de medios permanentes.

Abundancia

Su amplia distribución y carácter generalista hacen que *B. spinosus* se perciba como una especie abundante. Sin embargo, apenas existen datos sobre densidades de población, en términos absolutos, que corroboren esta idea. La densidad de población en zonas de alta montaña de la Sierra de Gredos es ciertamente muy elevada, fluctuando entre los 20 y 368 individuos por ha, con una media de 86 ejemplares (Lizana, 1990, 1997). En un estudio realizado una década más tarde con la misma metodología, Ortiz (2002) encuentra densidades de población incluso más elevadas, con una media de 182 y una máxima de 534 individuos por ha. Sin embargo, en las Lagunas del Trampal, en la cercana Sierra de Béjar, la abundancia de *B. spinosus* resultó ser considerablemente más baja, con unos valores de densidad media y máxima de 3 y 71 individuos por ha, respectivamente.

Estado de conservación

Categoría global IUCN: No catalogada.

Categoría IUCN para España (2002): Preocupación Menor LC (Lizana, 2002).

Está considerada como especie con grado de “Preocupación menor LC” en Portugal (Cabral, 2006).

Está incluida en el Convenio de Berna como especie protegida (anexo III), pero es uno de los pocos anfibios autóctonos en España que no aparece en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas (Real Decreto 139/2011 de 4 de febrero).

En los últimos años se han extendido los indicios de que la especie podría estar sufriendo un declive más o menos generalizado en muchas zonas de la Península, especialmente en las más áridas, como consecuencia de la falta de hábitats apropiados. Lizana (2002) señala que gran parte de las poblaciones de los dos tercios meridionales de la Península parecen encontrarse en regresión lenta pero continua. En la región de Murcia, Hernández Gil (2005) habla de un declive lento pero inexorable de la especie. Comparando los datos de distribución previos y posteriores al año 2002 se ha registrado un descenso significativo en el número de cuadrículas UTM 10 x 10 km ocupadas por la especie en esta región (Egea-Serrano et al., 2007). Incluso ha desaparecido prácticamente de localidades de la huerta murciana donde antes era común (Hernández-Gil et al., 1993). Igualmente, Montori et al. (2009) no encuentran a la especie en zonas del Delta del Llobregat donde parecía ser abundante 40 años atrás. Galán (1997) menciona la desaparición de signos de reproducción de *B. spinosus*, ya sean larvas en el agua o juveniles en tierra, en dos embalses de la Coruña tras la introducción en la segunda mitad de los 80 del cangrejo americano (*Procambarus clarkii*), la gambusia (*Gambusia holbrooki*) y el carpín dorado (*Carassius auratus*). Martínez-Solano (2006) sugiere que la ausencia de citas de *B. spinosus* en el este y sudeste de la Comunidad de Madrid podría estar reflejando un declive de la especie en esta zona, aunque no existen datos suficientes como para confirmar esta tendencia. Por el contrario, Martínez-Solano et al. (2003a) comparan a lo largo del tiempo el número de lugares de reproducción de la especie en el Parque Natural de Peñalara, sin hallar ninguna tendencia clara, si bien el número de lugares apropiados para la especie en la zona es limitado, lo que reduciría las posibilidades de expansión (Bosch y Rincón, 2008). En Portugal, Ferreira y Crespo (2003) consideran a *B. spinosus* como una especie sin aparentes problemas de conservación.

Fuera de la península, se ha constatado una cierta vulnerabilidad de sus poblaciones en Argelia debida a su elevada fragmentación (Samraoui et al., 2012) habiéndose propuesto como especie vulnerable (Mateo et al., 2013), y en Marruecos como consecuencia de la deforestación y la contaminación y desecación de medios acuáticos (Reques et al., 2013). También se ha constatado un declive generalizado de la especie en la Isla de Jersey, en el canal de la Mancha (Loras et al., 2011) cuyas causas a fecha actual permanecen sin resolver. En cualquier caso, no existen datos para asignar estas poblaciones a *B. spinosus* (presente en el continente) o a *B. bufo* (presente en Gran Bretaña).

Amenazas

Como se ha señalado, la aparente regresión de *B. spinosus* en muchas áreas de la Península Ibérica estaría relacionada fundamentalmente con el empobrecimiento en la calidad del hábitat. La presencia de animales está muy influenciada por las características del paisaje, y en particular por la conectividad entre medios reproductores, la cual tiende a ser mayor en zonas menos afectadas por las actividades humanas. Así, en el sudeste de Francia, las poblaciones de la especie en zonas en las que predominan los usos agrícolas aparecen más fragmentadas que las que habitan en áreas forestales y praderas (Janin et al., 2009), lo que termina desembocando en una menor abundancia de animales. Los animales que habitan en áreas caracterizadas por una escasa disponibilidad de medios forestales y una elevada fragmentación de este tipo de hábitat en el entorno de los medios de reproducción sufren un empobrecimiento de la condición corporal y un incremento de los niveles basales de corticosterona, hormona relacionada con el estrés al que se ve sometido el organismo (Janin et al., 2011).

Uno de los principales factores relacionados con la fragmentación de los hábitats y el aislamiento de poblaciones es la presencia de infraestructuras lineales, especialmente carreteras. En determinadas zonas, la mortalidad de *B. spinosus* por atropello es tan elevada que las carreteras constituyen verdaderas barreras contribuyendo a aislar las poblaciones a ambos lados de la calzada. La magnitud del impacto de los atropellos sobre *B. spinosus* se ve reflejada por ejemplo en el trabajo de Carretero y Rosell (2000), quienes encuentran que el 43% de todos los vertebrados atropellados en un tramo de carretera recién construido entre Lérida y Gerona correspondieron a individuos adultos de esta especie. En la misma línea, Serrano Eizaguerri et al. (2001) sugieren una importante incidencia de los atropellos en las poblaciones de *B. spinosus* en Teruel, al constituir los individuos atropellados el 22% de las citas de la distribución de la especie en la provincia. Paños et al. (2009) cuantifican en miles de individuos la mortalidad por atropello en el sudeste de la Comunidad de Madrid, especialmente relevante para el conjunto de la población debido a la muerte de gran cantidad de hembras con huevos en la época de reproducción. También en la Comunidad de Madrid, Martínez-Solano (2003) habla de un envejecimiento de las poblaciones de la especie en los espacios protegidos de esta región como consecuencia de la presión que ejerce la mortalidad por atropello sobre dichas poblaciones. Espinosa et al. (2012) identifican a *B. spinosus* como el vertebrado más atropellado en el LIC “Cuenca del río Lozoya y Sierra Norte”, en el madrileño Valle del Poular, protagonizando el 35,8% de los atropellos de anfibios y el 8,1% de los atropellos de vertebrados. En el Parque Natural de las Hoces del Alto y Ebro y Rudrón (Burgos), *B. spinosus* fue el anfibio más atropellado, congregando un 88% de las observaciones de anfibios atropellados en la zona (Martínez-Freiría y Brito, 2012). Por último, Lizana (1990) señala una cierta mortalidad de *B. spinosus* en carreteras en zonas bajas de la Sierra de Gredos cruzadas por la línea de las migraciones de los sapos, si bien no parece éste un impacto de gran relevancia en aquella región. En Salamanca, de un total de 819 anfibios muertos por atropello, el 11,9% eran sapos comunes (Sillero, 2008).

La Tabla 2 recoge otros datos de mortalidad por atropello¹.

Santos et al. (2007) estudiaron la red viaria de Cataluña y señalaron que la ubicación de los puntos negros en los que se producía una elevada mortalidad de *B. spinosus* se debería a una combinación de factores como la abundancia de animales, la densidad de tráfico y la calidad de los medios acuáticos utilizados para la reproducción en las zonas adyacentes. Los sapos utilizan los arroyos en sus migraciones desde y hacia las charcas de reproducción, por lo que en aquellas zonas en las que dichos arroyos se cruzan con una carretera es donde se produce la mayor mortalidad de individuos por atropellos. A nivel nacional, en el proyecto desarrollado en colaboración entre la Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental (CODA) y la Asociación Herpetológica Española (AHE) a principios de los 90 se identificaron varios puntos negros de mortalidad de *B. spinosus* en las carreteras españolas, en concreto en el Embalse de La Granda (Asturias), dos puntos en las carreteras de la provincia de Orense, otro en Navarra, otro en Valencia y uno más en el embalse de Uldecona (Castellón), además de un punto negro adicional no contemplado en dicho informe en la vertiente sur de la Sierra de Gredos (Ávila) (Lizana 1993; PMVC-CODA, 1993).

Fuera de la Península, en la región de Vendée, en el oeste de Francia, *B. spinosus* fue la especie de anfibio más atropellada según las observaciones de Meek (2012), constituyendo un 38.7% de todos los anfibios atropellados. El mayor número de atropellos se concentraron durante los meses de octubre y noviembre, periodo en el que los sapos migran hacia sus zonas de reproducción. Considerando la abundancia y las distancias de desplazamiento de la especie, la frecuencia de atropellos de *B. spinosus* fue superior a la esperada tanto en carreteras que discurrían por medios forestales como en las que lo hacían por zonas urbanas, e inferior a la esperada en zonas agrícolas.

Tabla 2. Mortalidad por atropello en carreteras de España y Portugal¹.

Area	Periodo	Nº <i>B. spinosus</i>	Nº total anfibios	Referencia
Portalegre (Portugal)	1996, 2005	111	1136	Carvalho y Mira (2011)
España		5671	7612	López Redondo y López Redondo (1992)
España	1990-1992	7413	9971	PMVC (2003)
Ourense-Os Peares	1989	1221	10870	González-Prieto et al. (1993)
Pontevedra		37	67	Cifuentes Torres y García Oñate (1992)
Asturias		2019	2603	Barragán Fernández (1992)
Cantabria		3	7	Bahillo Martín y Orizaola Pereda (1992)
Álava		23	28	Fernández García (1992a)
Vizcaya y Guipúzcoa		6	6	Fernández García (1992b)
Cataluña	2002	364	1240	Montori et al. (2007)
Barcelona		17	53	Babiloni González (1992)
Salamanca		36	73	Lizana Avia (1992)
Sureste Madrid		90	90	Traverso Martínez (1992)
Madrid		211	299	López Redondo (1992)
Castellón		455	515	Palomo Ferrer (1992)
Valencia		169	183	Caletrío Garcerá (1992)
Cartagena		1	2	Pascasio López (1992)
Albacete		24	24	Reolid Collado y Zamora Salmerón (1992)
Toledo		8	8	De la Cruz Alemán (1992)
Badajoz		177	371	Gragera Díaz et al. (1992)
Sevilla		1	3	Marcos Portillo (1992)
Córdoba		17	246	Rodríguez Rojas (1992)
Cádiz		3	4	Galán Ortegón (1992)

Si la alteración del hábitat terrestre es una de las principales amenazas para la supervivencia de las poblaciones de *B. spinosus*, lo mismo sucede con la destrucción, alteración o contaminación de los medios acuáticos. Especialmente en zonas secas, donde con más frecuencia se habla de regresiones de *B. spinosus*, existen numerosos factores relacionados con la desaparición o alteración de los lugares de puesta, incluyendo el drenaje y contaminación de los medios acuáticos o la destrucción de la vegetación ribereña, que afectarían sensiblemente a las poblaciones de la especie (Lizana, 1997, 2002; Lizana y Barbadillo, 1997; Fonseca, 2010). De este modo, en la Región de Murcia, Egea-Serrano et al. (2007) atribuyen a la desaparición o degradación de los medios acuáticos, además de a la alteración de los hábitats terrestres, el descenso observado en el área geográfica ocupada por *B. spinosus*. Por el contrario, Galán (2011) cita a *B. spinosus* como una de las dos únicas especies de anfibios que sigue apareciendo en una zona del LIC Río Mandeo (Coruña) tres años después del drenaje de una charca como consecuencia de una actuación de mejora de un camino, actuación que motivó la desaparición de otras seis especies de anfibios en esa localidad.

La contaminación de los medios acuáticos puede originar problemas en diferentes fases del proceso de reproducción que en última instancia podrían afectar a la especie. Martínez-Solano (2003) menciona que muchos de los ríos y arroyos en los que se reproduce *B. spinosus* en los espacios protegidos de la Comunidad de Madrid están contaminados como consecuencia de vertidos incontrolados procedentes de zonas urbanas situadas aguas arriba. Montori et al. (2009) citan la contaminación de los medios acuáticos como consecuencia de la aplicación de fertilizantes y plaguicidas como una de las causas propuestas para explicar la desaparición de la especie del Delta del Llobregat. Diferentes trabajos experimentales han puesto de manifiesto que niveles ambientales de nitrato amónico, utilizado comúnmente como fertilizante, pueden afectar a la supervivencia, crecimiento y desarrollo de los embriones, larvas y metamórficos de *B. spinosus* (Ortiz et al., 2004; Ortiz Santaliestra, 2008; García-Muñoz et al., 2011a). El uso del sulfato de cobre como fungicida podría suponer igualmente un riesgo para la especie, ya que concentraciones equivalentes al doble de las detectadas en el campo en la zona del Alto Guadalquivir causaban un incremento de la mortalidad de las larvas en tan solo 48 horas (García-Muñoz et al., 2010). También la respuesta a los depredadores puede verse alterada por la contaminación del agua, tal y como demuestran Mandrillon y Saglio (2007) exponiendo larvas de poblaciones de la Bretaña francesa al herbicida amitrol. Las larvas expuestas a sulfato de cobre y nitrato amónico muestran una reducción y eficiencia de su capacidad de escape (García-Muñoz et al., 2011b).

Lizana y Pedraza (1998) demostraron que la radiación ultravioleta en zonas de alta montaña (Sierra de Gredos) tenía efectos negativos en el desarrollo de los embriones, cuya mortalidad se incrementaba significativamente cuando se exponían a la radiación solar directa a una profundidad máxima de 14 cm. Los mismos autores sugieren que este fenómeno podría ser una causa de declive poblacional (Pedraza y Lizana, 1997).

La cada vez más frecuente y variada presencia de especies invasoras es otro factor a sumar a la lista de posibles amenazas para *B. spinosus*. *Procambarus clarkii* es la especie invasora que más frecuentemente se ha relacionado con problemas en las poblaciones de *B. spinosus*. La introducción de *P. clarkii* en el Delta del Llobregat se ha propuesto como una de las causas de desaparición de *B. spinosus* de esta zona (Montori et al., 2009). Cruz et al. (2006) observan en la región portuguesa del Baixo Alentejo cómo la expansión del cangrejo produce una exclusión de *B. spinosus* de las charcas colonizadas por esta especie invasora, lo que en última instancia se refleja en un aislamiento de las poblaciones que quedan limitadas a zonas aún libres de cangrejos. También Bermejo-García (2007) menciona la ausencia de reproducción de la especie en una charca en la provincia de León colonizada por *P. clarkii*, si bien no aporta evidencia de que la especie se reprodujera en dicha charca antes de la entrada del cangrejo. En dos embalses de la Coruña, Galán (1997) habla de un efecto devastador sobre las poblaciones de *B. spinosus* tanto de *P. clarkii* como de dos especies de peces introducidas, *G. holbrooki* y *C. auratus*. Por el contrario y en relación a los peces alóctonos, es destacable la existencia de una asociación entre la presencia de ciprínidos y salmónidos introducidos en lagunas de alta montaña de la Sierra de Neila (Burgos) y el uso de dichas lagunas por parte de *B. spinosus* para su reproducción (Martínez-Solano et al., 2003b). Sin embargo, esta relación se debería a la inclinación de *B. spinosus* a reproducirse en medios estables, los únicos en los que los peces pueden sobrevivir, y lo que en realidad revelaría es, al menos, la indiferencia de los sapos a compartir su hábitat con la fauna piscícola introducida en aquella zona.

El impacto de diferentes tipos de enfermedades es otra de las amenazas potenciales para la supervivencia de *B. spinosus*. En Galicia, Ayres (2008a) relaciona un episodio de mortalidad masiva de embriones que afectó completamente a al menos un 20% de las puestas con el crecimiento de oomicetes similares a *Saprolegnia*; sin embargo, el trabajo no acomete una identificación precisa del supuesto agente infeccioso ni una comprobación de que el microorganismo sea la verdadera causa de la muerte de los embriones.

Existen casos documentados de quitridiomycosis con resultado de muerte de *B. spinosus* en el Parque Natural de Peñalara (Bosch y Martínez-Solano, 2006). No obstante, al no ser una especie particularmente sensible a esta enfermedad, devastadora para otros anfibios, se ha llegado a ver favorecida en esa zona, ocupando charcas de las que había desaparecido el sapo partero común (*Alytes obstetricans*) como consecuencia de la quitridiomycosis (Bosch y Rincón, 2008). Este fenómeno se apoyaría en el impacto negativo de la presencia de larvas de *A. obstetricans* sobre el crecimiento larvario en *B. spinosus* apuntado por Richter-Boix et al.

(2007a). En este sentido, Bosch y Rincón (2008) demostraron experimentalmente que *B. spinosus* evitaba realizar puestas en medios ocupados por *A. obstetricans*. Garner et al. (2009) observaron que la exposición a *Batrachochytrium dendrobatidis*, el hongo causante de la quitridiomycosis, durante la etapa larvaria de *B. spinosus*, pese a no resultar letal, afectaba al crecimiento y podía ocasionar la muerte en el momento de la metamorfosis incluso cuando los efectos de la infección no se manifestaban. Según este estudio, una buena condición corporal resultaba fundamental a la hora de sobrevivir a la infección, lo que pondría de manifiesto el riesgo asociado a otros factores estresantes que afectan negativamente a la condición de los individuos.

Precisamente en ambientes muy alterados la combinación de los efectos negativos de diversos estresantes puede resultar particularmente nociva; Macías et al. (2007) demostraron experimentalmente que la interacción entre la radiación ultravioleta de tipo B y la presencia de niveles elevados de nitrato en el agua resultaba hasta siete veces más letal para las larvas de *B. spinosus* de la Sierra de Gredos que lo observado para cada factor por separado. Fernández Benítez (2011) demostró una relación directa entre la intensidad de radiación ultravioleta recibida y la mortalidad embrionaria como consecuencia de oomicetos patógenos del género *Saprolegnia*. Sin embargo, más del 75% de las puestas aparecían a profundidades superiores a los 10 cm, de tal modo que la selección de lugares de puesta serviría para, indirectamente, proteger a los embriones del impacto de la radiación y de los efectos adversos asociados a la misma. Los cambios previsibles en la estructura e hidroperiodo de las lagunas relacionados con el cambio climático podrían poner en riesgo este equilibrio al verse forzados los sapos a utilizar biotopos de puesta más expuestos a la radiación solar. Por otra parte, Ortiz-Santaliestra et al. (2011) observaron, en el Parque Natural de Peñalara, una mayor prevalencia de infección por *B. dendrobatidis* en larvas protegidas del impacto de la radiación ultravioleta de tipo B que en larvas expuestas, lo que se podría atribuir al impacto negativo de la radiación sobre el hongo o al hecho de que la exposición desencadenara respuestas fisiológicas asociadas al estrés que indirectamente protegieran también del patógeno.

El cambio climático, además de causar una serie de efectos indirectos asociados con el mayor impacto de otros estresantes como los patógenos o la radiación ultravioleta, conlleva un incremento en la frecuencia de aparición de fenómenos extremos tales como cambios bruscos en las temperaturas. En este sentido, Montori et al. (2011) describen un episodio de mortalidad generalizada de adultos reproductores y puestas de *B. spinosus* en el Pirineo catalán como consecuencia de un descenso brusco de temperaturas. Si bien se trata de un evento puntual que de ningún modo puede asociarse con un cambio en las condiciones climáticas, la severidad de estos episodios sugiere que un incremento en la frecuencia de los mismos podría resultar devastador para las poblaciones.

Medidas de conservación

La práctica totalidad de las medidas de conservación llevadas a cabo para proteger a las poblaciones de *B. spinosus* están relacionadas con los intentos por minimizar el impacto de la mortalidad por atropellos. En Cataluña, Santos et al. (2007) describen una cierta concentración de los atropellos de *B. spinosus* en lugares donde las carreteras se cruzan con arroyos utilizados como corredores migratorios. Así, la ubicación de pasos en estas zonas parece una medida fundamental para reducir la mortalidad como consecuencia de este factor. Analizando medidas para facilitar el cruce de carreteras Lesbarrères et al. (2004) comprobaron que *B. spinosus* en Angers (oeste de Francia) mostraba una clara selección de los túneles habilitados a tal efecto, mostrando preferencia por aquellos túneles cuya base estaba cubierta por un sustrato de tierra respecto de los túneles de hormigón sin ningún tipo de recubrimiento.

En general, una de las medidas más efectivas para mejorar el estatus de las poblaciones de anfibios es la creación o adecuación de hábitats, especialmente de medios acuáticos. Al mostrar preferencia por medios permanentes, en el caso de *B. spinosus* la creación de pequeñas charcas, que tan buenos resultados da para otros anfibios (Alarcos et al., 2003), no parece una medida tan efectiva, siendo preferible buscar mecanismos para mantener la estabilidad de los medios acuáticos. En este sentido, en la localidad de Ainhoa, en el País Vasco Francés, se aumentó en un 150% la superficie de agua apropiada para la puesta de huevos y desarrollo larvario, asegurando la entrada de agua en la zona para mantener un nivel

adecuado, medida con la que se logró multiplicar por cinco el tamaño de la población de *B. spinosus* (Vignes 2009).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 30-10-2013

Distribución

Se extiende por el noroeste de África (Amor et al., 2013; Mateo et al., 2013; Reques et al., 2013), Península Ibérica y sur y oeste de Francia, estando el límite de su distribución marcado por una línea imaginaria que iría desde Caen, al noroeste de Francia, hasta Lyon en el sudeste (Arntzen et al., 2013a); al norte y este de dicha línea aparece *B. bufo*. Recuero et al. (2012) establecen la ubicación preliminar de las zonas de contacto con *B. bufo* con base a los patrones espaciales de los haplotipos basados en ADN mitocondrial. Estas zonas serían los Alpes Marítimos entre el sudeste de Francia y el noroeste de Italia, y el norte de Francia. De acuerdo a estas zonas, la mayoría de las poblaciones del centro de Francia corresponderían a *B. spinosus*.

En la Península Ibérica presenta una distribución muy amplia tal y como se recoge en Lizana (2002) para España, donde está citada en todas las provincias, y Fonseca (2010) para Portugal. Fuera del continente, está introducida en la isla de Ons (Galán, 1999), mientras que Lizana (2002) señala la existencia de ejemplares colectados en 1960 en Fuerteventura y recoge una cita procedente de su introducción en Baleares.

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual de la especie entre un 55% y un 59% en 2041-2070 (Araújo et al., 2011)¹.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 30-10-2014

Ecología trófica

No se han descrito con precisión los mecanismos de captura de presas por parte de los adultos de *B. spinosus*. Atendiendo a lo descrito para *B. bufo*, se trataría de un buscador activo que utiliza sus proyecciones linguales para la captura de presas (e.g. Manteifel, 1992). Conductas como la trepadora, observada por Gosá (2003a, 2003b) de individuos trepando a la parte baja de los árboles refrendarían el carácter activo de la especie, tal y como se ha comprobado para *B. bufo* en Inglaterra (Pincheira-Donoso, 2007).

La dieta de los adultos es muy variada y se compone fundamentalmente de artrópodos. Examinando el estómago de tres ejemplares en Galicia, Bas (1982) encuentra que más del 90% de las presas consumidas son coleópteros de pequeño tamaño, seguidos de hormigas, miriápodos y arañas. El 94,6% de las presas de dos ejemplares de Doñana eran hormigas (Díaz Paniagua et al., 2005). En zonas litorales de Gerona se han estudiado nueve estómagos que contenían fundamentalmente Himenópteros (46,8%) y Coleópteros (35,9%) (Bea et al., 1994). Para Lescure (1965) las presas habituales en Francia son las hormigas (62,9%) seguidas de coleópteros (14,3%) y dermápteros (4,7%).

Lizana et al. (1986) describen la dieta de una población en el suroeste de la provincia de Salamanca a partir de ocho individuos. Las hormigas constituyeron el 88,5% de las presas, seguidas de coleópteros (6,1%, sobre todo de las familias Curculionidae, Carabidae y Tenebrionidae) y ortópteros (1,1%). El análisis de la dieta de *B. spinosus* más exhaustivo y detallado hasta la fecha es el que proporciona Lizana (1990) para las poblaciones de la Sierra de Gredos. En términos numéricos, las hormigas constituyen el tipo de presa más capturado con mucha diferencia, aunque el grupo que aparece en un mayor número de estómagos son los coleópteros (Tabla 3). Por sexos, machos y hembras siguieron un patrón similar, con las hormigas como presa predominante y los coleópteros apareciendo también como un componente de la dieta en la mayor parte de los individuos (Tabla 1). En proporción, las hembras tienden a comer un mayor número de arañas, miriápodos y, en general, presas de gran tamaño como saltamontes o larvas de hexápodos. Los subadultos, por su parte, presentaron una dieta menos variada, aunque el número de estómagos correspondientes a esta clase de edad fue bajo y eso pudo motivar la aparición de un menor número de grupos en la dieta (Tabla 4). Entre los subadultos se acentúa el consumo de hormigas como presa

principal, llegando a encontrarse hasta 700 hormigas en un solo estómago. Los juveniles, por el contrario, mostraron la dieta más diversa y, aunque también en este caso las hormigas fueron la presa más frecuente, aparecieron con cierta frecuencia otras presas de pequeño tamaño como ácaros, colémbolos o dípteros (Tabla 4).

El consumo de presas de pequeño tamaño por parte de los juveniles también se señala por Guyétant (1967a), quien cita un predominio de colémbolos, pulgones y ácaros en la dieta de los recién metamorfoseados. Vignes (1998) analiza el contenido estomacal de 35 individuos capturados durante su emergencia, en el mes de agosto, en una charca en el departamento de Pyrénées Atlantiques (suroeste de Francia) a escasos km de la frontera franco-navarra, encontrando que los ácaros constituían las tres cuartas partes de las presas consumidas (Tabla 4). Lizana (1990) analizó la relación entre el tamaño del individuo y el tamaño de la presa para cada clase de edad, encontrando una correlación positiva entre el aumento del tamaño medio de las presas de cada grupo y el aumento del tamaño corporal y la abertura bucal.

Campany et al. (1995) analizaron la dieta de *B. spinosus* a partir de los contenidos estomacales de 15 individuos adultos capturados en Argentona (Barcelona) y observaron que araneidos y lepidópteros eran los grupos que con más frecuencia se hallaban en el contenido digestivo de los sapos (Tabla 5); sin embargo, al igual que lo observado por Lizana (1990) en Gredos, los Himenópteros constituían el recurso principal en términos tanto de número de presas capturadas, como de índice de uso, un parámetro que combina la frecuencia y la abundancia de aparición en que aparece cada grupo de presas en la dieta, así como la homogeneidad en el consumo de dicho grupo.

Además de artrópodos, aparecen ocasionalmente otros tipos de presas en la dieta. En el sur peninsular a veces capturan pequeños vertebrados como lacértidos, gecónidos y jóvenes roedores (González de la Vega, 1988). Lizana (1990) encuentra colas de juveniles de *Iberolacerta cyreni* y *Podarcis hispanica* en los estómagos de dos hembras en la Sierra de Gredos. Andino (1998) cita la captura de un petirrojo (*Erithacus rubecula*) en Cataluña. Lizana (1990) menciona la presencia de restos vegetales en la mitad de los estómagos analizados en Gredos, y de gastrolitos ingeridos accidentalmente en aproximadamente un 60% de los mismos.

En la Sierra de Gredos apenas existen variaciones interanuales en la composición de la dieta, al menos en lo que se refiere a las presas mayoritarias. Sí se aprecian, no obstante, diferencias en el número de presas consumidas en cada momento del año, lo cual tendría que ver con la disponibilidad de hormigas (Lizana et al., 1986; Lizana, 1990). Durante la época de reproducción no hay prácticamente captura de presas, y un alto porcentaje de los estómagos se hallan completamente vacíos (Lizana, 1990).

En cuanto a la electividad de presas, Lizana et al. (1986) encuentran en el suroeste salmantino una selección positiva hacia las hormigas y negativa hacia las arañas, aunque con un bajo número de estómagos analizados. Con un tamaño de muestra superior, Lizana (1990) obtiene en Gredos el mismo resultado relativo a estos dos grupos, además de una selección positiva hacia los coleópteros y negativa hacia los dípteros. Algunos grupos de gran tamaño como isópodos, miriápodos, ortópteros y lepidópteros solo están disponibles en las zonas de menor altitud de la Sierra, siendo seleccionados positivamente en estos casos.

Las larvas se alimentan de algas, fanerógamas, detritos, hongos, protozoos, bacterias, rotíferos, artrópodos y polen (Díaz Paniagua, 1989). Las larvas de *B. spinosus* pasan muy poco tiempo nadando y se alimentan fundamentalmente raspando el perifiton adherido a la vegetación acuática o tomando las partículas depositadas sobre los fondos de los medios acuáticos; solo ocasionalmente ingieren por aspiración el plancton y otras partículas suspendidas en la columna de agua (Díaz-Paniagua, 1987).

Tabla 3. Composición de la dieta de *Bufo spinosus* en la Laguna Grande de Gredos (Ávila) por clases de edad y sexo. %N: frecuencia numérica: porcentaje del total de presas correspondiente a cada grupo. %P: presencia en los estómagos: porcentaje de estómagos en los que se encontró cada tipo de presa. L: larvas. Según Lizana (1990).

	Totales		Machos		Hembras		Subadultos		Juveniles	
	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P
Anélidos	0,03	0,88			0,11	4,84				
Gasterópodos	0,12	2,92	0,06	3,65	0,32	8,06				
Escorpiones	0,01	0,29					0,2	9,09		
Pseudoescorpiones	0,03	1,46	0,02	1,46	0,02	1,61			0,1	1,54
Opiliones	0,36	5,85	0,46	6,57	0,4	16,1			0,06	0,77
Araneidos	1,36	36	1,26	40,2	1,54	56,5	0,98	45,5	1,37	20
Ácaros	3,52	26,3	0,11	5,84	0,13	9,68	0,49	9,09	19,2	57,7
Isópodos	0,67	4,09	1,07	3,65	0,59	14,5				
Miriápodos	0,91	14	0,79	14,6	1,58	40,3	0,88	9,09	0,06	1,54
Colémbolos	2,53	19	0,01	0,73					14,3	49,2
Odonatos	0,01	0,29			0,02	1,61				
Efemerópteros	0,03	0,58	0,06	1,46						
Plecópteros	0,07	2,05	0,15	5,11						
Ortópteros	0,55	9,94	0,35	9,49	1,22	30,7	0,29	18,2		
Blatoideos	0,02	0,88			0,06	4,84				
Dermápteros	0,83	7,89	0,33	8,76	2,21	24,2				
Isópteros	0,01	0,29			0,02	1,61				
Neurópteros (L)	0,02	0,88	0,02	1,46	0,02	1,61				
Homópteros	0,87	19,6								
Heterópteros	1,3	37,7	1,07	38	0,95	46,8	1,27	63,6	2,42	30,8
Heterópteros (L)	0,03	0,58	0,01	0,73					0,16	0,77
Tricópteros	0,38	4,97	0,63	5,11	0,3	14,5				
Tricópteros (L)	0,16	3,8	0,04	2,19	0,13	6,45			0,57	4,62
Lepidópteros	0,2	5,26	0,35	9,49	0,13	8,06				
Lepidópteros (L)	0,83	9,06	0,4	11	2,1	22,6	0,1	9,09	0,03	0,77
Dípteros	5,33	55	5,23	55,5	1,67	45,2	1,76	54,6	12,9	58,5
Dípteros (L)	0,44	7,6	0,56	4,38	0,2	8,06	0,1	9,09	0,67	10,8
Formícidos	59,6	68,1	64,8	76,6	62,6	80,7	86,5	90,9	32,8	58,5
Otros himenópteros	1,19	26,6	1,36	23,4	0,61	29	0,2	18,2	2,04	29,2
Coleópteros	16,9	70,8	7,97	81	21,9	87,1	5,66	90,9	8,99	50
Coleópteros (L)	1,21	22,2	1,46	24,8	0,48	17,7	0,2	18,2	2,14	22,3
Tisanópteros	0,07	1,75							0,38	4,62
Otros hexápodos	0,13	6,73	0,14	8,03	0,06	4,84	0,1	9,09	0,26	6,15
(L)	0,23	7,31	0,12	7,3	0,33	11,3			0,35	5,38
Otros artrópodos	0,02	1,17	0,02	1,46	0,02	1,61	0,1	9,09	0,03	0,77

Tabla 4. Composición de la dieta de *Bufo spinosus* en Ainhoa (Pyrenées Atlantiques, Francia). N: número total de presas de cada tipo halladas en los estómagos. %N: frecuencia numérica: porcentaje del total de presas correspondiente a cada grupo. %P: presencia en los estómagos: porcentaje de estómagos en los que se encontró cada tipo de presa. L: larvas. Según Vignes (1998).

	N	%N	%P
Arañas	4	1	12
Ácaros	315	75,7	96
Isópodos	22	5,2	28
Homópteros	3	0,7	8
Lepidópteros (L)	1	0,3	4
Dípteros	12	2,8	20
Dípteros (L)	3	0,7	8
Himenópteros ápteros	1	0,3	4
Otros himenópteros	21	5,2	40
Coleópteros	28	6,7	48
Coleópteros (L)	6	1,4	16

Tabla 5. Composición de la dieta de una población de *Bufo spinosus* en Argenton (Barcelona). %N: frecuencia numérica: porcentaje del total de presas correspondiente a cada grupo. %P: presencia en los estómagos: porcentaje de estómagos en los que se encontró cada tipo de presa. IU: índice de uso (ver detalles en el texto). L: larvas. Según Campeny *et al.* (1995).

	%N	%P	IU
Arañas	15,94	40,00	23,23
Opiliones	1,89	13,33	1,20
Ácaros	0,94	6,67	0,00
Coleópteros	12,26	33,33	14,43
Coleópteros (L)	2,83	20,00	2,86
Lepidópteros	1,89	13,33	1,20
Lepidópteros (L)	12,26	40,00	17,77
Heterópteros	3,77	20,00	3,40
Himenópteros	34,91	26,67	27,40
Dípteros	0,94	6,67	0,00
Dermápteros	0,94	6,67	0,00
Otros insectos	2,83	13,33	1,53
Otros insectos (L)	0,94	6,67	0,00
Júlidos	0,94	6,67	0,00
Diplópodos	1,89	6,67	0,00
Geofilomorfos	4,72	33,33	6,98
Isópodos	0,94	6,67	0,00

Biología de la reproducción

El periodo reproductor en cada localidad depende en gran medida de las condiciones climáticas. La temporada reproductora en Doñana comienza en enero o febrero (Díaz-Paniagua 1992; Díaz-Paniagua *et al.* 2005); en Huelva, las primeras puestas tienen lugar en

diciembre, con las mayores concentraciones en febrero y marzo (González de la Vega, 1988), mientras que en Córdoba las puestas comienzan a aparecer durante febrero (Reques y Tejedo, 1992). En Murcia, las puestas aparecen en marzo y el periodo larvario se prolonga hasta mayo (Egea-Serrano et al., 2005). En Cataluña, el comienzo del periodo reproductor se sitúa entre enero y marzo (Campeny y Montori, 1988), apareciendo concentrado hacia finales de febrero en zonas del litoral (Richter-Boix et al., 2007c). En zonas bajas de Castilla y León la reproducción puede comenzar a principios de la primavera (Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). En Galicia, la reproducción acontece en torno al mes de marzo (Galán y Fernández-Arias, 1993), aunque Ayres (2008b) observa puestas ya en diciembre en el humedal de Gandaras de Budiño e Riberas do Louro. En el País Vasco Francés el periodo de reproducción comienza entre finales de enero y mediados de febrero, y finaliza en abril o en ocasiones a primeros de mayo, si bien aproximadamente el 75 % de las puestas se realizan en marzo (Vignes, 2009). En la Sierra de Gredos, el comienzo de la reproducción coincide con el deshielo, a mediados de junio (San Segundo y Ferreiro, 1987), al igual que en la Sierra de Guadarrama (Martínez-Solano et al., 2006). Lizana (1990) encuentra, en Laguna Grande de Gredos, machos dirigiéndose a las charcas en la última semana de abril o primera de mayo, y puestas desde la segunda semana de mayo hasta la primera o segunda de junio. El comienzo de la actividad reproductora parece corresponderse con el aumento de la temperatura ambiental nocturna por encima de 0°C.

Richter-Boix et al. (2006a) estudian la fenología reproductora en diferentes charcas en el entorno de la ciudad de Barcelona durante varios años. A diferencia de otros anfibios, *B. spinosus* presenta un único periodo de reproducción anual, el cual sucede muy temprano, a finales del invierno, en cuanto las temperaturas comienzan a subir. Esto le confiere una ventaja competitiva ya que sus renacuajos ya muestran un cierto grado de desarrollo cuando los embriones del resto de las especies aparecen en el agua. Apenas existen variaciones interanuales en el periodo reproductor, lo cual parece típico de una especie que usa para reproducirse medios más o menos permanentes, y en consecuencia no sometidos a lo impredecible de los medios temporales de los ambientes mediterráneos.

El ciclo espermatogénico de *B. spinosus* en la Sierra de Gredos ha sido descrito en detalle por Lizana y Fraile (1987) y Lizana (1990). Se trata de un ciclo discontinuo típico de las poblaciones que experimentan una parada invernal en su actividad. En el mes de Abril, cuando comienza la actividad reproductora, los túbulos seminíferos se hallan repletos de espermátidas redondas y espermatozoides en haces y libres que proceden del ciclo anterior y permanecen desde el invierno. En este mes aparece también el máximo en el número de espermatogonias primarias que ya comenzaron a formarse a comienzos del otoño anterior y que durante los meses de mayo y junio dan lugar a espermatogonias secundarias y ya a algunos espermatoцитos. Los haces de espermatozoides y las espermátidas redondas que aun persistían desde el ciclo anterior desaparecen. En Julio, mientras desaparecen las espermatogonias primarias y se reduce el número de secundarias, se produce la maduración, alcanzándose el número máximo de espermatoцитos. Las espermátidas redondas proliferan rápidamente hasta alcanzar el máximo en septiembre, al tiempo que disminuyen los tipos celulares anteriores. El proceso de espermiogénesis comienza en septiembre, cuando ya aparecen haces de espermatozoides embebidos en las células de Sertoli. En octubre, antes de la detención invernal del proceso, desciende el número de espermátidas redondas y los túbulos seminíferos aparecen repletos de espermatozoides, al tiempo que ya se observan algunas espermatogonias primarias que reiniciarán el nuevo ciclo. El patrón temporal de la espermatogénesis sufre ligeras variaciones en diferentes localidades de la Sierra motivadas fundamentalmente por la duración de la parada invernal en la actividad.

El número de células intersticiales que rodean los túbulos seminíferos no varía a lo largo del ciclo espermatogénico, pero sí la proporción de cada tipo de células de acuerdo a su contenido en testosterona (Lizana, 1990). Así, las células con un mayor contenido en testosterona son más numerosas durante abril y mayo, están ausentes desde junio a septiembre y reaparecen en octubre.

Lizana (1990) describe el proceso de ovogénesis en las poblaciones de *B. spinosus* de la Sierra de Gredos. Los ovocitos comienzan su desarrollo en primavera, inmediatamente después de la puesta. De acuerdo con lo descrito para *B. bufo*, el inicio del nuevo ciclo dependería de la secreción de elevados niveles de gonadotropina en la pituitaria (Jørgensen et al., 1979). La

producción de ovocitos se produciría en oleadas, suponiendo cada oleada un incremento aproximado del 50% en el número de ovocitos (Jørgensen, 1984), que se vería compensado por la reabsorción o maduración de los mismos, de tal modo que el número de ovocitos permanece muy similar a lo largo de toda la vida de la hembra (Billeter y Jørgensen, 1976). El desarrollo vitelogénico de los ovocitos continúa durante el verano hasta hallarse ya casi transformados en óvulos en septiembre. El proceso de ovulación propiamente dicho, con la transformación de los ovocitos en óvulos, su liberación a la cavidad peritoneal y paso al oviducto, se produce inmediatamente tras el comienzo de la actividad primaveral, y vendría condicionado por factores endógenos, en especial la liberación de progesterona, que a su vez dependerían de condiciones ambientales como el aumento de temperaturas, las precipitaciones primaverales y el fotoperíodo, además de por factores nutricionales (Jørgensen et al., 1979; Jørgensen 1982, 1984, 1986). En zonas altas de la Sierra, los óvulos listos para la puesta, dentro del oviducto, aparecen en mayo y junio. Algunas hembras con óvulos totalmente formados no llegan a realizar la puesta dentro del periodo de reproducción. Esta incapacidad podría deberse a factores nutricionales que impedirían que el ciclo se completase a tiempo, de modo que no todas las hembras se reproducen anualmente, como sucede en otras especies emparentadas (Heusser, 1968; Jørgensen, 1982, 1986). También los cambios climáticos, al alterar la duración del periodo reproductor, podrían ejercer alguna influencia sobre este fenómeno. El ciclo de desarrollo del oviducto es similar al del ovario, estando completamente diferenciado durante el periodo reproductor. Tras la puesta se retrae y permanece así durante el verano, para aumentar su diferenciación de nuevo en el otoño.

Los individuos reproductores muestran una alta filopatría, retornando a los mismos lugares de puesta año tras año (Heusser, 1968). Por lo general, los machos acuden primero a las charcas (Lizana, 1990), aunque Campeny y Montori (1988) no observan este patrón en una población de la especie en Argenton (Barcelona). A diferencia de lo descrito para *B. bufo* en Gran Bretaña (Gittins et al., 1980; Gittins, 1983a; Loman y Madsen, 1986), no existen diferencias en el comienzo de la actividad reproductora en función del tamaño corporal en los *B. spinosus* de Gredos (Lizana, 1990).

Se ha especulado mucho acerca de los factores que desencadenan el final de la hibernación y comienzo de los desplazamientos hacia las zonas de reproducción. Sin apenas datos para *B. spinosus*, en el caso de una especie similar como *B. bufo* se han citado en diferentes zonas de Europa factores endógenos e influencia de las fases lunares como desencadenantes del proceso, incluso con mayor importancia que las condiciones climáticas (Gittins, 1983a; Sinsch, 1988; Reading, 1998; Grant et al., 2009).

La llamada reproductora es débil, limitada a sonidos cortos y poco llamativos, similar al ladrido lejano de un perro pequeño (Boulenger, 1898; Rostand, 1970; González de la Vega, 1988). Los machos cantan con temperaturas comprendidas entre 6 y 12°C (Reques y Tejado, 1992).

En su camino a las charcas, algunas hembras son interceptadas por machos y llegan apareadas. La frecuencia de uso de esta estrategia está condicionada por las características del entorno del medio reproductor. En Laguna Grande de Gredos, la distancia entre las laderas donde hibernan los individuos y los biotopos de reproducción no supera los 200 m, lo que reduce las posibilidades de interceptación por machos (Lizana, 1990). Por el contrario Davies y Halliday (1978) describen para una población de *B. bufo* en Inglaterra que el 84,4% de las hembras ya estaban emparejadas cuando entraron en la charca. En las poblaciones del norte ibérico y de Francia los machos generalmente esperan a las hembras dentro del agua (Guyétant, 1986; Campeny y Montori, 1988).

El número de machos supera en tres a seis veces el de las hembras (Lizana, 1990; Vignes, 2009), habiéndose llegado a calcular sex ratios de 1:25 en Cataluña (Campeny y Montori, 1988) ó 1:14 en el País Vasco Francés (Vignes, 2009). Los machos pueden permanecer en las charcas varias semanas, en la mayoría de los casos sin abandonarlas en ningún momento (Salvador, 1985; Lizana, 1990), mientras que las hembras permanecen de tres a seis noches. Se ha comprobado que desde la adición de testosterona a los ovocitos se necesita un periodo de 15 a 20 horas para la ovulación, lo que podría relacionarse con el tiempo que permanecen las hembras en las charcas hasta efectuar la puesta (Lizana, 1990).

El amplexus es axilar. Debido al sesgo en la razón de sexos, la competencia entre machos por abrazarse a una hembra es muy fuerte, lo que origina peleas entre machos solitarios y apareados (Salvador, 1985; Lizana, 1990). Los atacantes intentan el desplazamiento

sujetándose a la parte anterior o posterior de la hembra, empujando con sus patas o con su cabeza, respectivamente, al macho abrazado (Lizana, 1990). Los machos de mayor tamaño tienen más posibilidades de éxito en sus intentos de desplazamiento, y de ahí que en aquellas poblaciones en las que el apareamiento en tierra es una estrategia viable tiendan a existir variaciones en función del tamaño en la estrategia reproductora de los machos. Así, mientras que los machos más grandes acuden a las charcas y esperan, confiando en su capacidad para desplazar a los machos rivales, los individuos más pequeños tienden a esperar a las hembras fuera del agua para emparejarse lo antes posible. Las probabilidades de éxito de los intentos de desplazamiento dependen en gran medida de la diferencia en tamaño entre los contendientes (descrito para *B. bufo* por Davies y Halliday, 1977, 1978; Reading y Clarke, 1983; Loman y Madsen, 1986; Höglund, 1989). A la hora de seleccionar la pareja a la que acoplarse, los machos no parecen discriminar en función del tamaño de la hembra (Marco y Lizana, 2002).

Los machos no apareados tratan constantemente de abrazar a otros sapos solitarios cercanos, en su mayoría machos. Los machos abrazados emiten inmediatamente una llamada de liberación (Lizana, 1990; Marco y Lizana, 2002). Este tipo de llamadas también se emiten durante los intentos de desplazamiento, lo que podría interpretarse como una manera del macho de informar de su tamaño corporal tanto al rival como a la pareja (Davies y Halliday, 1978). A menudo se observan igualmente intentos de amplexus simultáneo de varios machos con una sola hembra, muchos de los cuales terminan con la muerte de la hembra, que no puede resistir el peso de los machos y termina por ahogarse. En estos amplexos múltiples, las llamadas de suelta emitidas por los otros machos en amplexus no parecen disuadir a aquellos que intentan sumarse al amplexus (Lizana, 1990). En general, los machos responden a cualquier movimiento que se produzca dentro del agua, llegando a observarse machos agarrados a objetos inertes como palos o botas, o incluso a hembras muertas (Curt y Galán, 1982; Lizana, 1990; Ayres 2008c, 2010). Del mismo modo, se han citado amplexos interespecíficos con individuos de salamandra común (*Salamandra salamandra*) rana verde común (*Pelophylax perezi*) o rana bermeja (*Rana temporaria*) (Reading, 1984; Lizana, 1990). De hecho, trabajando con machos de *B. spinosus* de Sanabria (Zamora) Marco y Lizana (2002) describieron la incapacidad de discriminar, en ausencia de diferencias de tamaño, entre machos y hembras de la propia especie o entre congéneres e individuos de *P. perezi* a la hora de acoplarse.

Pese a que el apareamiento con hembras de mayor tamaño es más efectivo debido a la mayor fecundidad de éstas, la inversión energética de los machos en el proceso de apareamiento es directamente proporcional al tamaño de la hembra, lo que reduce las probabilidades de éxito en los siguientes intentos de apareamiento por parte de los machos (Lengagne et al., 2007), compensándose así de algún modo las ventajas que ofrecen las hembras de mayor tamaño.

Las parejas en amplexus suelen mantenerse en las zonas de mayor insolación (Campeny y Montori, 1988), completamente sumergidas, en orillas y zonas quietas de las lagunas (San Segundo y Ferreiro, 1987). Se han observado amplexus de 15 y 23 días de duración (Curt y Galán, 1982; González de la Vega, 1988).

La puesta se efectúa en cordones de 10 mm de anchura y varios metros de longitud (González de la Vega, 1988). Los cordones gelatinosos son extendidos en los lugares de mayor insolación y con una profundidad media, preferentemente sobre las hierbas aunque también en zonas sin vegetación, y a menudo aparecen concentrados en las áreas favorables de las charcas (Campeny y Montori, 1988; Lizana, 1990). En Gredos, la distancia media de la puesta a las orillas de las charcas es de 2,5 metros, aunque su ubicación es muy variable, pudiendo encontrarse tanto a 10 cm de la orilla como a 10 metros de ésta. La profundidad media a la que se encontraban era de 23 cm (Lizana, 1990), con una amplia variación que hace que aparezcan puestas incluso a 1 m de profundidad (Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). En el sur de la Península, la puesta se efectúa en zonas de más de 50 cm de profundidad (González de la Vega, 1988). Lizana (1990) describe una conducta activa de selección del lugar de puesta por parte de las hembras, las cuales se desplazaban entre las charcas hasta hacer la puesta en los lugares más idóneos.

Por lo general, el tamaño de puesta varía entre 2.000 y más de 11.000 huevos, habiéndose cuantificado hasta 16.191 óvulos en un ovario (Lizana, 1990). El tamaño de puesta está relacionado de manera directa con el tamaño de la hembra (Lizana, 1990; Vignes, 2009), lo que explica la variación en este parámetro a nivel inter- e intrapoblacional. Así, en el suroeste

de la Península Ibérica el número de huevos varía entre 2.540 y 11.332 (González de la Vega, 1988), en la Laguna Grande de Gredos entre 1.410 y 8.561, en Cataluña entre 2.000 y 10.000 (Campeny y Montori, 1988) y en el País Vasco Francés entre 1.215 y 5.660 (Vignes, 2009).

La tasa de desarrollo depende en gran medida de diversos factores ambientales, especialmente de la temperatura. Por término medio, la duración del desarrollo embrionario está comprendida entre cuatro y seis días en Francia (Cambar y Gipouloux, 1956), y entre cinco y 14 en el sur de la Península (González de la Vega, 1988). En Gredos se han observado puestas depositadas a mucha profundidad, en zonas donde la temperatura del agua se mantiene muy fría, que pueden tardar más de dos semanas en eclosionar (Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009). El tamaño de las larvas en el momento de la eclosión está entre 3 y 4 mm de longitud total (González de la Vega, 1988).

La duración del periodo larvario es igualmente muy variable. En el sur de la Península, González de la Vega (1988) habla de un periodo entre 65 y 108 días, mientras que Díaz-Paniagua (1992) describe una duración media de 55,5 días en Doñana. En los alrededores de Barcelona, el periodo larvario dura una media de 96,79 días con un rango entre 57 y 125 días (Richter-Boix et al., 2006a). En la Sierra de Gredos, Lizana (1990) estima la duración del desarrollo larvario entre 8 y 10 semanas. En Francia Guyétant (1986) señala la existencia de metamorfosis en masa tras dos meses de desarrollo.

Los renacuajos suelen formar agregaciones en las orillas y llegan a alcanzar un tamaño de 32-33 mm (García-París et al. 2004). La tasa de crecimiento observada experimentalmente por Richter-Boix et al. (2007a) varía entre 1,5 y 2,5 mg/día, dependiendo de las condiciones de densidad y competencia interespecifica, alcanzando la metamorfosis entre los 0,11 y los 0,18 g de masa corporal. Los renacuajos muestran un cierto grado de plasticidad fenotípica pudiendo adaptar su desarrollo a las condiciones ambientales. Richter-Boix et al. (2006b) observan que la desecación de la charca no estimula una aceleración del desarrollo, si bien los renacuajos completan su metamorfosis con un menor tamaño. Tejedo y Reques (*in* Richter-Boix et al., 2006b) por el contrario, sí observan adaptaciones de la tasa de desarrollo según el ritmo de desecación de la charca en determinadas condiciones de competencia.

El momento de la emergencia de los juveniles es muy variable como consecuencia de las diferencias entre localidades en la época de puesta y en la duración del periodo larvario. Así, la metamorfosis sucede a partir de mayo en Córdoba (Reques y Tejedo, 1992) entre mayo y junio en Barcelona (Richter-Boix et al., 2006a), en torno al mes de junio en zonas bajas de Castilla y León (Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009) y a partir de finales de junio y con un máximo de metamórficos en agosto en las zonas altas de Gredos (San Segundo y Ferreiro, 1987; Lizana, 1990). Al abandonar el agua miden de 9 a 13 mm en el sur de la Península (González de la Vega, 1988) y entre 8 y 10 mm en Gredos (Lizana, 1990). Tras su primer año de vida terrestre, el tamaño medio de los juveniles en la Laguna Grande de Gredos es de 14,55 mm, variando entre 7,7 y 27,7 mm (Lizana, 1990).

Por norma general, el macho alcanza la madurez sexual en su tercer año y la hembra al cuarto (Frétey y Le Garff, 1996). En cualquier caso, parece existir siempre un retraso de la hembra en cuanto a la edad de adquisición de la madurez sexual, como consecuencia de lo cual el tamaño al alcanzar la madurez es mayor en hembras que en machos, tal y como observa Lizana (1990) en Gredos, quien cita una talla mínima de los individuos sexualmente maduros de 63 mm en machos y 74 mm en hembras. A partir del momento en el que alcanzan la madurez sexual deja de existir una relación clara entre talla y edad (Guyétant, 1967b).

Demografía

Salvador (1985) menciona que las poblaciones se renuevan cada 4-5 años, si bien no existe información específica para las poblaciones de *B. spinosus*. La información disponible para *B. bufo* es contradictoria, ya que mientras Schmidt y Anholt (1999) estimaron una tasa de supervivencia interanual del 74% en hembras, Kuhn (1994) calcula este valor entre un 5 y un 25%. Gittins (1983b) estima que la población reproductora de *B. bufo* en Gales se renueva cada año en un 47 % de los machos y un 61% de las hembras. En cualquier caso, la supervivencia parece ser mayor en hembras que ya se han reproducido varias veces que en aquellas que solo lo han hecho una vez.

Frétey y Le Garff (1996) datan la longevidad máxima en 12 años para machos y 9 para hembras en la Bretaña francesa, mientras que Hemelaar (1988) encuentra edades máximas de 9 y 10 años en machos y hembras, respectivamente, en el sudeste francés.

La razón de sexos es siempre favorable a los machos. En Gredos, la razón de sexos es de 4,3:1 favorable a los machos en el periodo no reproductor y de 3,07:1 durante el periodo reproductor (Lizana, 1990). Campeny y Montori (1985) señalan fuertes variaciones en la razón de sexos entre dos periodos reproductores contiguos (25:1 y 4:1, siempre a favor de los machos). Muths et al. (2013) constataron que, en poblaciones de montaña en la Sierra de Guadarrama, existía una probabilidad de hasta el 70% de que las hembras que se reproducían un año no lo hicieran al año siguiente, mientras los machos acudían todos los años a la zona de reproducción. Este hecho, que explicaría en parte el sesgo en la razón de sexos, incrementa las probabilidades de supervivencia de los individuos que no acuden siempre a reproducirse, y refleja la plasticidad en la respuesta de los individuos ante las limitaciones en sus opciones de hallar recursos genéticos a las que se ven periódicamente sometidas las poblaciones de alta montaña.

Interacciones entre especies

Se han descrito relaciones de *B. spinosus* con otras especies en relación con su distribución geográfica y de hábitat. Guerrero et al. (1999) describen un elevado grado de asociación de *B. spinosus* con *P. perezii*, y en menor medida con el sapo corredor (*Bufo calamita*), en relación con las variables ambientales que determinan la presencia de estas especies en el área correspondiente a las cuencas mediterráneas andaluzas, entre Punta de Tarifa (Cádiz) y Cabo de Gata (Almería). Estas asociaciones parecen fundamentadas en el carácter generalista que en esta área presentan las tres especies mencionadas. Así, Montori et al. (2007) identifican un cierto grado de solapamiento geográfico con la especie invasora *Discoglossus pictus* analizando la distribución de ambas especies en Cataluña, aunque el análisis se realiza a un nivel global y no es necesariamente indicativo de un solapamiento real. De hecho, apenas existe solapamiento al analizar la tipología de las charcas utilizadas para la reproducción o la composición de la dieta, lo que indicaría la inexistencia de competencia interespecífica.

Más frecuentes son los casos en los que se analiza la competencia interespecífica entre larvas de *B. spinosus* y otras especies de anuros. Reques y Tejedo (1992) describen un elevado grado de solapamiento, en lo referido a la explotación de los recursos espaciales, de *B. spinosus* con el sapillo pintojo ibérico (*Discoglossus galganoi*) y con *P. perezii* en Córdoba, y en menor medida con *B. calamita*. A nivel de individuo, las larvas de *B. spinosus* muestran una desventaja competitiva cuando aparecen en simpatria con las del sapillo moteado (*Pelodytes punctatus*), exhibiendo retrasos en la tasa de desarrollo, menor tamaño de metamorfosis y menor probabilidad de supervivencia. Sin embargo, a nivel de población es *B. spinosus* quien obtiene la ventaja al consumir más energía acumulada como consecuencia de una densidad habitualmente mayor y una tasa metabólica más elevada que *P. punctatus* (Richter-Boix et al., 2004). De hecho, esta especie acelera su desarrollo en presencia de *B. spinosus*, al que según Richter-Boix et al. (2004) reconocería como un indicador de empobrecimiento del hábitat. Gómez-Mestre y Tejedo (2002) describen una ventaja competitiva de las larvas de *B. spinosus* sobre las de *B. calamita* del sur de España, si bien la relación entre ambas especies resulta más equilibrada en el caso de poblaciones simpátricas.

Richter-Boix et al. (2007a) muestran que *B. spinosus* es la única especie entre seis anuros estudiados en el entorno de Barcelona que no presenta una respuesta diferencial ante la presencia de larvas de otras especies, lo que se atribuye al hecho de que, por ser más frecuente en charcas más permanentes, no se ven sometidos a la presión de tener que ajustar su tasa de desarrollo a las cambiantes condiciones del medio acuático en el que viven.

Uno de los mecanismos más estudiados en relación con la competencia entre larvas de anuros es la inhibición del crecimiento como consecuencia de la ingestión de algas unicelulares de la especie *Anurofeca* (= *Prototheca*) *richardsi*, excretada en las heces de las larvas competidoras (Beebee, 1991). En Inglaterra, se ha demostrado que el crecimiento de las larvas de *B. bufo* se ve inhibido cuando éstas crecen en compañía de las de otros anuros, fundamentalmente *R. temporaria* (Wong y Beebee, 1994; Baker y Beebee, 1997, 2000), como consecuencia de la competencia por los nutrientes que el alga ejerce en el intestino de la larva (Beebee, 1991). Del mismo modo, *B. bufo* parece ejercer el mismo efecto sobre *B. calamita*, según estudios

llevados a cabo en el sur de Inglaterra (Bardsley y Beebee, 2001). Si bien no existen datos concretos sobre la acción de *A. richardsi* sobre *B. spinosus*, la similitud en términos ecológicos y de dieta con *B. bufo* hace suponer que este efecto podría suceder también en aquellas áreas de Iberia donde las larvas de *B. spinosus* aparecen en simpatria con las de *R. temporaria*. No obstante, parece ser que este mecanismo particular de competencia interespecífica tiene muy poca relevancia en el medio natural y apenas afecta a la estructura de las comunidades larvarias en comparación, por ejemplo, con el efecto que causa la depredación (Baker y Beebee, 1997).

Estrategias antidepredatorias

Si bien se han descrito diversos mecanismos tanto de defensa activa como pasiva de los adultos de *B. spinosus* en tierra, apenas existen datos acerca de los mecanismos de detección y/o identificación de los depredadores en este medio. El principal órgano de detección del peligro es probablemente la vista; sin embargo, también pueden emplear el oído, tal y como demostraron Llusia et al. (2010) trabajando con ejemplares procedentes de Somiedo (Asturias). Estos autores observaron que los sapos respondían de manera inespecífica a diferentes sonidos, algunos de ellos procedentes de depredadores como la nutria, incrementando el tiempo destinado a desplazarse y a desarrollar conductas de escape. Dicha inespecificidad en la respuesta constituiría una señal muy útil para detectar peligro en forma de objetos que se aproximan.

Ante la presencia de un depredador, la mayoría de los sapos permanecen inmóviles hasta que el depredador muestra un claro comportamiento de captura. Ante el ataque del depredador, los sapos pueden huir o, más comúnmente, llenar de aire sus sacos linfáticos para aumentar su tamaño corporal, al tiempo que se levantan sobre sus patas posteriores y enseñan la parte dorsal de su cabeza. Esta estrategia ha sido observada, por ejemplo, en ejemplares de Doñana (Díaz-Paniagua et al., 2007).

Como mecanismo pasivo de defensa, los sapos pueden segregar sustancias tóxicas por sus glándulas parótidas, sustancias que terminan extendiéndose por toda la superficie corporal. Las secreciones son de color blanco y apariencia cremosa, y su liberación puede ser muy rápida gracias al movimiento de los pequeños paquetes musculares que rodean las glándulas parótidas. Los venenos afectan fundamentalmente al sistema muscular, con el consiguiente efecto sobre el ritmo cardíaco y la función respiratoria, aunque también presentan efectos neurotóxicos. Los agentes activos de las secreciones pueden agruparse en dos grandes tipos; por un lado, derivados esteroides que causan taquicardias e inducen la fibrilación muscular con el consiguiente fallo cardíaco. Dentro de este grupo se distinguen dos tipos de sustancias, las bufogeninas y las bufotoxinas, siendo estas últimas las responsables de los efectos farmacológicos del veneno. El otro gran grupo de sustancias son los alcaloides, que a su vez se diferencian en dos tipos: las catecolaminas y los derivados de la tryptamina. Las primeras incluyen adrenalina, noradrenalina y sus precursores, mientras que los segundos incluyen serotonina y bufotonina, una sustancia con efectos alucinógenos (descrito por Bedford, 1974 para *B. bufo* en el Reino Unido).

Con relación a la conducta antipredatoria de las larvas de *B. spinosus*, la mayoría de los datos disponibles indican una estrategia basada en la escasa palatabilidad más que en evitar la captura. Así, Álvarez y Nicieza (2009) describen una rápida captura, por parte de larvas del género *Aeshna* (Odonata), de las larvas de *B. spinosus*. Si bien la mitad de las larvas capturadas no eran consumidas como consecuencia de la escasa palatabilidad, el manejo del que eran objeto por parte del depredador les producía lesiones que, una vez liberadas, incrementaban de forma significativa el riesgo de ser atacadas y consumidas por larvas de la propia especie. Álvarez y Nicieza (2006) describen la ausencia de adaptaciones morfológicas destinadas a reducir la depredación por parte de larvas de invertebrados. Según estos autores, las larvas de *B. spinosus* dependerían esencialmente de defensas químicas, más eficaces para evitar la depredación por vertebrados, sacrificando de alguna manera la eficiencia de sus defensas frente a depredadores invertebrados. La posesión de sustancias tóxicas que reducen la palatabilidad para determinados depredadores, fundamentalmente vertebrados, ha sido descrita para *B. bufo* en diferentes regiones de Europa (Henrikson, 1990; Reading, 1990; Manteifel y Reshetnikov, 2002).

Marquis et al. (2004) y Almeida et al. (2011) observaron que las larvas de *B. spinosus* respondían a la presencia de depredadores tanto autóctonos (larvas de *S. salamandra* y de odonatos) como exóticos (*P. clarkii*) reduciendo significativamente su actividad natatoria, lo que también parece apuntar una mayor dependencia de sus defensas químicas. Cruz y Rebelo (2005), por el contrario, no hallaron ningún efecto de la presencia de depredadores sobre la actividad.

La respuesta de las larvas de *B. spinosus* ante las señales químicas indicadores de riesgo de depredación parece ser bastante generalizada, e independiente del tipo de depredador, tal y como observaron Almeida et al. (2011) al exponer larvas tanto a un depredador autóctono (larvas de odonatos) como a uno alóctono (*P. clarkii*), encontrando una respuesta similar en ambos casos. Probablemente, la señal para desarrollar la respuesta antipredatoria procedería de congéneres atacados por los depredadores, lo que explicaría esta inespecificidad. También Mandrillon y Saglio (2007) encontraron una respuesta antipredatoria ante la presencia de señales derivadas de la actividad predatoria de los cangrejos, lo que supondría que las señales de alarma producida por conoespecíficos que se ven atacados, o en los residuos de los depredadores que han consumido dichos conoespecíficos, juegan un papel fundamental en la detección y reconocimiento de los depredadores. Sin embargo, Marquis et al. (2004) observaron que las respuestas conductuales que las larvas de *B. spinosus* de los alrededores de Rennes (Francia) mostraban ante el olor de depredadores nativos no se producían cuando éstas se veían expuestas a señales químicas de un depredador introducido como es el cangrejo *Astacus leptodactylus*. Según Mandrillon y Saglio (2005) los renacuajos podrían guardar memoria de la asociación entre señales de alarma y señales de la especie depredadora para así reconocer a los depredadores en futuros encuentros, si bien Álvarez y Nicieza (2006) no detectaron la existencia de fenómenos de aprendizaje tras encuentros previos con depredadores.

Una estrategia muy común entre los anuros para reducir la presión de depredación sobre sus larvas consiste en adaptar la tasa de desarrollo al riesgo de ser depredado. Almeida et al. (2011) trabajando con larvas de *B. spinosus* cercanas a la metamorfosis procedentes de las zonas de Grandôla y valle del Sado (Portugal), encontraron que, en presencia de señales de depredadores, las larvas acortaban su tiempo de metamorfosis, alcanzando la fase juvenil con una masa corporal inferior a lo observado en ausencia de señales de depredadores.

Por último, otra estrategia común entre las larvas de anuros como es el desarrollo de adaptaciones morfológicas destinadas a reducir la depredación por parte de larvas de invertebrados no parece una respuesta habitual entre las larvas de *B. spinosus* (Álvarez y Nicieza, 2006; Richter-Boix et al., 2007d; Almeida et al., 2011).

Depredadores

Entre los depredadores de los sapos adultos aparecen tanto mamíferos como aves y ofidios. Entre los primeros, se han observado mutilaciones en masa y numerosos cadáveres semidevorados por nutria (*Lutra lutra*) en el Circo de Gredos (San Segundo y Ferreiro, 1987; Lizana, 1990; Lizana y Pérez-Mellado, 1990; Lizana, 1997) y en Galicia (Ayes y García, 2007). Lizana y Pérez-Mellado, (1990) describen la conducta de manejo de los *B. spinosus* adultos por parte de la nutria, similar a la ya descrita por Henry (1984) en sus observaciones de *B. spinosus* atacados por tejones (*Meles meles*) en el centro de Francia. El depredador practica una incisión ventral con sus uñas que deja al descubierto la parte interna de las zonas abdominal y torácica de su presa. El mustélido sujeta entonces la piel abierta del sapo contra el suelo utilizando sus patas, empleando los dientes para agarrar la parte interna que ha quedado al descubierto, de modo que, tirando hacia arriba del sapo con la boca logra finalmente darle la vuelta como si se tratara de un guante que estuviese volviendo del revés. Así queda al descubierto la zona interna del sapo que es consumida sin necesidad de entrar en contacto con la piel de la presa impregnada de sustancias venenosas. Bartralot y Bonet-Arbolí (2000) encuentran individuos manipulados de la misma manera en Cataluña, aunque no identifican a la especie de mustélido que los había consumido.

Según Lizana (1990), estas depredaciones masivas por parte de las nutrias serían consecuencia de un aprovechamiento oportunista del fácil recurso trófico ofrecido por los sapos durante el periodo reproductor. García-Díaz y Ayes (2010) demuestran la importancia de *B. spinosus* en la

dieta invernal de la nutria en el humedal de Gandaras de Budiño e Ribeiras do Louro (Galicia), llegando a constituir hasta el 88,5% de la biomasa consumida durante el invierno. En esta misma localidad, Ayres y García (2011) describen una depredación selectiva de la nutria hacia individuos de mayor tamaño, lo que supone un mayor consumo de hembras al ser éstas habitualmente más grandes que los machos. Estos datos apoyarían la teoría del sapo común como presa ocasional de la nutria.

Otros mustélidos que ocasionalmente pueden capturar *B. spinosus* son la marta (*Martes martes*; Garzón et al., 1984), la garduña (*Martes foina*; Lizana, 1990) o el turón (*Mustela putorius*; Lodé, 1996). En el caso de este último se ha descrito una depredación selectiva hacia los machos durante el periodo reproductor en el oeste de Francia (Lodé, 1996), con el consiguiente efecto potencial sobre la razón de sexos.

Respecto de otros mamíferos, también se ha citado al zorro como consumidor ocasional de *B. spinosus* (Lizana, 1990), y se ha sugerido que los juveniles podrían ser un recurso trófico para roedores como el lirón careto (*Elyomys quercinus*) o los ratones de campo (*Apodemus* sp.) (Lizana, 1990).

En Sierra Morena el sapo común representa el 0,61% de las presas del aguililla calzada (*Hieraetus pennatus*), el 2,33% de las presas del busardo ratonero (*Buteo buteo*), el 1,7% de las presas del milano negro (*Milvus migrans*), el 2,48% de las presas de la culebrera europea (*Circaetus gallicus*) y el 0,60% de las presas del búho real (*Bubo bubo*). Todas estas especies dejan intacta la piel del dorso, cabeza y patas (Amores et al., 1979). Díaz-Paniagua et al. (2007) reportan casos de *B. spinosus* depredados por milano real (*Milvus milvus*), milano negro (*Milvus migrans*) y busardo ratonero (*Buteo buteo*) en Doñana, mientras que en Granada se ha citado a *B. spinosus* como presa secundaria del águila culebrera (*Circaetus gallicus*) (Gil y Pleguezuelos, 2001). Se ha encontrado en la dieta del azor (*Accipiter gentilis*) en Castellón (Verdejo, 1994).

Los reptiles que con mayor frecuencia aparecen en la lista de depredadores de *B. spinosus* son las culebras del género *Natrix* (Garzón, 1975; Salvador, 1985; García-París et al., 2004). Estas culebras, especialmente la culebra viperina (*Natrix maura*), pueden consumir también grandes cantidades de larvas de la especie (Lizana, 1990).

Además de las culebras de agua, las larvas cuentan con una amplia variedad de potenciales depredadores, desde larvas de coleópteros acuáticos de las familias Dytiscidae o Hydrophilidae (Lizana, 1990) hasta cangrejos de río, en especial *P. clarkii*, dada su abundancia y amplia distribución por los ríos, charcas y lagunas de la Península Ibérica (Cruz y Rebelo, 2005), pasando por larvas de urodelos como *S. salamandra* (Lizana, 1990). La presencia de peces, sin embargo, no parece resultar un problema para la reproducción de la especie, que a menudo comparte hábitat con la fauna piscícola o, al menos, se muestra indiferente ante la presencia de ésta (Cruz et al., 2006; Martínez-Solano et al., 2003b; Orizaola y Braña, 2006).

De Vries y Marco (2008) mencionan el consumo de una puesta de *B. spinosus* por galápagos leprosos (*Mauremys leprosa*) en la Sierra Norte de Sevilla. Cruz y Rebelo (2005) demuestran experimentalmente que los embriones de la especie parecen relativamente resistentes, en comparación con otros anfibios ibéricos, a la depredación por *P. clarkii*.

Parásitos y enfermedades

Gosá et al. (2009) y Díez de Salazar et al. (2012) observan adultos de *B. spinosus* en diferentes localidades de Navarra, Guipúzcoa y Vizcaya portando larvas del díptero *BufoLucilia bufonivora* en sus cavidades nasales, así como con huevos del parásito en las glándulas parótidas. Este caso de parasitismo, que presenta una gran especificidad parásito-hospedador (Brumpt, 1934; Strijbosch, 1980), ha sido descrito en gran parte de Europa para las diferentes especies del complejo *B. bufo*. Los adultos depositan sus huevos en el dorso del sapo. Al nacer las larvas se desplazan a las cavidades nasales alimentándose de sus tejidos blandos; pudiendo causar la muerte del sapo en tan solo dos o tres días (Rostand, 1955; Janzen, 1994).

La fauna helmintológica asociada a *B. spinosus* en la Península Ibérica se compone principalmente de trematodos y nematodos. Entre los primeros, se han citado *Pleurogenoides medians*, *Opisthophlebotomus ranae*, *Opisthophlebotomus nigrivasis*, *Haematoloechus carbonelli*, *Gorgoder*

euzeti, *G. microovata*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Haplomera cylindracea* y *Crepidostomum metoecus* (López-Neyra, 1947; Fernández et al., 1987a; Lluch et al., 1991; Votjkova y Roca, 1994; Soriano et al., 1996). Galeano et al. (1996) encuentran un 100% de prevalencia de *Leptophallus nigrovenosus* en ejemplares del sudeste de la provincia de Teruel.

Entre los nematodos, se han citado como parásitos de *B. spinosus* a *Oswaldocruzia filiformis*, *Oxysomatium brevicaudatum*, *Apelctana brumpti*, *Dorylaimidae* sp. y a *Dorylaimus parasiticus* tanto en el tracto intestinal como en la cavidad corporal de los sapos (López-Neyra, 1947; Fernández et al., 1987b; Navarro et al., 1995; Soriano et al., 1996).

Soriano et al. (1996) también hallaron al cestodo *Nematotaenia dispar* en ejemplares de *B. spinosus* de la Sierra de Gredos.

García-París et al. (2004) señalan la ausencia de estudios acerca de los protozoos parásitos de *B. spinosus* en la Península Ibérica.

En la Sierra de Espuña (Murcia) se encontró un renacuajo parasitado por una sanguijuela de la especie *Hirudo medicinalis* (Moreno-Valcárcel et al., 2009). Los casos de parasitismo por sanguijuelas en sapos comunes de toda Europa son bien conocidos tanto en adultos (Hoffmann, 1960; Eibl-Eibesfeldt, 1969; Fontaneto et al., 1999; Merilä y Sterner, 2002) como en huevos (Kwet, 1996; Fontaneto et al., 1999) aunque, por el momento, no parecen existir más datos que el mencionado en Murcia al respecto de este tipo de parásitos en *B. spinosus*.

También se ha descrito un caso puntual de criptococosis pulmonar producida por la levadura *Cryptococcus neoformans* en el norte de Portugal (Seixas et al. 2008).

En el capítulo de enfermedades emergentes, y como se ha señalado en el apartado de amenazas, aunque se han documentado casos de mortalidad como consecuencia de la infección por el hongo quitridio *B. dendrobatidis* (Bosch y Martínez-Solano, 2006), no parece *B. spinosus* una especie particularmente sensible al impacto de esta enfermedad (Bosch y Rincón, 2008). También se han documentado infecciones por Oomycetes del género *Saprolegnia* afectando masivamente a las puestas de la especie en lagunas de montaña de la Sierra de Gredos (Fernández Benítez, 2011).

Actividad

Pasan el invierno enterrados, utilizando galerías de roedores o huecos bajo las raíces de los árboles. Durante el periodo reproductor, la mayor parte de los adultos se concentra en las charcas, por lo que el número de individuos que puede localizarse en tierra es muy bajo. Finalizada la reproducción, dicho número aumenta progresivamente hasta alcanzar un máximo de actividad hacia finales del verano (Lizana, 1990). En otoño los animales se desplazan hacia sus lugares de invernada (Guyétant, 1986).

La actividad es generalmente nocturna, aunque durante la época de reproducción los adultos pueden mantenerse activos también durante el día, si bien los desplazamientos desde y hacia los puntos de reproducción se realizan mayoritariamente durante la noche (Salvador, 1985; González de la Vega, 1988; Lizana, 1990). Se han observado, sin embargo, algunas hembras que también pueden acudir a las charcas durante las horas de luz (Lizana, 1990). La máxima actividad se produce en las primeras horas de oscuridad y hasta la medianoche, momento a partir del cual parece existir un descenso en la actividad (Lizana, 1990).

En zonas de montaña se ha observado que la temperatura puede ser tan importante como la hora del día como determinante de la actividad de los sapos durante la primavera (Guyétant, 1986). En general, la temperatura es uno de los factores ambientales con mayor influencia en la actividad de *B. spinosus*. Las mayores actividades se producen con temperaturas entre 15 y 18°C, aunque se pueden observar sapos activos con temperaturas desde 5-6°C, o desde 3°C durante el periodo reproductor (González de la Vega, 1988; Lizana, 1990). En la región del Vendée (Francia), las temperaturas corporales durante el periodo nocturno de actividad variaban entre los 11,7 y 18,9°C, ascendiendo hasta 27,8-34,2°C durante el día, cuando los animales estaban refugiados (Meek y Jolley, 2006). Las temperaturas nocturnas estaban claramente relacionadas con las temperaturas del aire y del sustrato; sin embargo, durante el día, las temperaturas corporales eran claramente inferiores a las ambientales en áreas abiertas, lo que muestra la importancia del refugio para evitar las horas de mayor calor.

Otras variables ambientales que se han revelado como determinantes a la hora de definir la actividad de los sapos son la humedad relativa, las condiciones de lluvia y el viento. Lizana (1990) encontró mayores actividades durante los muestreos sin lluvia o después de ésta, y nunca mientras se producía una lluvia fuerte. Del mismo modo, el número de sapos activos fue siempre menor con viento fuerte (Lizana, 1990; Ortiz, 2002), aunque durante el periodo reproductor los sapos podían estar activos también con vientos fuertes.

A diferencia de los adultos, los metamórficos tienen actividad predominantemente diurna (Salvador, 1985).

Dominio vital

Las áreas de campeo varían notablemente entre individuos. El tamaño medio del área de campeo durante la época reproductora en Laguna Grande de Gredos fue de 799,37 m² variando desde los 5,96 hasta los más de 20.000 m² mientras que en la época no reproductora este valor ascendía hasta los 2629,91 m² (rango 187,92-10284,5 m²) (Lizana, 1990). Los dominios vitales de los diferentes individuos se solapan ampliamente entre sí, no existiendo indicio alguno de territorialismo. En el Parque Natural de Peñalara se registraron dominios vitales desde 245 m² hasta 2,5 ha (Daversa et al., 2012).

El análisis de microsátélites en individuos de Peñalara mostró que el número de individuos migrantes que se intercambian entre las poblaciones de esta zona es muy pequeño. Las migraciones entre charcas seguirían una dinámica típica de las metapoblaciones, con algunas charcas actuando de fuente de individuos al tiempo que otras actúan como sumidero (Martínez-Solano y González, 2008).

A diferencia de lo que sucede con relación a los sitios de reproducción, la fidelidad hacia las zonas de refugio varía individualmente y según las condiciones climáticas (Pinston y Guyétant, 1987).

Movimientos

Los individuos reproductores llegan a recorrer varios km anualmente desde las áreas de actividad habitual hasta las charcas (Salvador, 1985). Sin embargo, los únicos datos concretos acerca de las distancias recorridas por los *B. spinosus* adultos hacia y desde las charcas de reproducción son los de Daversa et al. (2012), quienes hablan de una distancia máxima neta de 470 m en el Parque Natural de Peñalara. En contraste, para *B. bufo* se han citado desplazamientos entre 1,6 y 1,8 km en Alemania y la República Checa durante el periodo reproductor (Sinsch, 1988; Kovar et al., 2009). Los adultos presentan movimientos directos hacia las charcas de reproducción, cosa que no ocurre tras el apareamiento, cuando los individuos dirigen sus migraciones en dirección opuesta a las charcas (Sinsch, 1988).

En el entorno de Laguna Grande de Gredos, las zonas más utilizadas por los sapos fuera de su periodo reproductor son las praderas cercanas a las laderas rocosas. En estas laderas rocosas es donde los sapos permanecen durante el día, en las oquedades formadas por las grandes rocas (Lizana, 1990). El uso de piedras, así como de enebros (*Juniperus communis nana*), como zonas de refugio durante el día se ha descrito también en Peñalara (Daversa et al., 2012). Al comenzar la actividad nocturna la mayor parte de los individuos en los alrededores de la Laguna Grande de Gredos baja a las zonas de praderas pedregosas. En las laderas los sapos se desplazan normalmente a través de la hierba, aunque no parecen tener grandes problemas para escalar las rocas. En cuanto a los juveniles, al abandonar las charcas tras la metamorfosis se dispersan por las laderas rocosas que rodean las charcas (Lizana, 1990).

Comportamiento

Además de los comportamientos de apareamiento, defensa y captura de alimento que ya se han detallado en sus apartados correspondientes, se han descrito otros patrones de conducta para la especie. Lizana (1990) sugiere la existencia de un comportamiento activo de regulación de la humedad corporal por el que los sapos ocuparían los medios acuáticos cuando la humedad ambiental fuera muy baja.

La conducta de orientación hacia el lugar de reproducción no se ha estudiado para *B. spinosus*, pero sí para *B. bufo*, especie emparentada con *B. spinosus*. Sinsch (1987) describió experimentalmente la importancia del campo magnético y del sentido del olfato en la orientación de los sapos hacia sus lugares de reproducción cuando éstos fueron desplazados artificialmente. A modo de curiosidad, se ha descrito un comportamiento llamativo en individuos de *B. bufo* en Italia. Varios días antes del terremoto que asoló la región de L'Aquila en abril de 2009, en una charca situada a 75 km del epicentro del seísmo se produjo la desaparición total y repentina de los sapos que estaban allí reproduciéndose, los cuales no volvieron hasta que cesaron las réplicas (Grant y Halliday, 2010; Grant et al., 2011). Una de las razones para explicar esta conducta radicaría en pequeños cambios previos al terremoto en las características químicas de las aguas subterráneas, cambios que terminarían por ser detectados por los animales.

Bibliografía

- 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.
- Almeida, E., Nunes, A., Andrade, P., Alves, S., Guerreiro, C., Rebelo, R. (2011). Antipredator responses of two anurans towards native and exotic predators. *Amphibia-Reptilia*, 32: 341-350.
- Álvarez, D., Nicieza, A. G. (2006). Factors determining tadpole vulnerability to predators: can prior experience compensate for a suboptimal shape? *Evolutionary Ecology*, 20: 523-534.
- Álvarez, D., Nicieza, A. G. (2009). Differential success of prey escaping predators: tadpole vulnerability or predator selection? *Copeia*, 2009: 453-457.
- Amor, N., Kalboussi, M., Said, K. (2013). Conservation status of amphibians in Tunisia. *Basic and Applied Herpetology*, 27: 85-100.
- Amores, F., Franco, A., Mellado, J. (1979). Presencia de *Bufo bufo spinosus* Daudin en la dieta de Falconiformes y Strigiformes en Sierra Morena occidental. *Doñana, Acta Vertebrata*, 6 (2): 238-239.
- Andino, H. (1998). Un pit-roig *Erithacus rubecula* depredat per un gripau comú *Bufo bufo*. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 15: 55-56.
- Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.
- Arntzen, J. W., McAtear, J., Recuero, E., Ziermann, J. M., Ohler, A., van Alphen, J., Martínez-Solano, I. (2013a). Morphological and genetic differentiation of *Bufo* toads: two cryptic species in Western Europe (Anura, Bufonidae). *Contributions to Zoology*, 82: 147-169.
- Arntzen, J. W., Recuero, E., Canestrelli, D., Martínez-Solano, I. (2013b). How complex is the *Bufo bufo* species group? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69: 1203-1208.
- Augert, D., Guyétant, R. (1995). Space occupation for egg deposition in amphibians living in plain woodland and pasture land (east of France). Pp.165-169. En: Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X., Carretero, M. A. (Eds.) *Scientia Herpetologica*. Asociación Herpetológica Española, Barcelona.
- Ayllón, E. (2013). Primera observación de una puesta albina de *Bufo bufo* en la Península Ibérica. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 24: 69-70.
- Ayres, C. (2008a). *Bufo bufo* (Common toad): Fungal outbreak. *Herpetological Bulletin*, 106: 34-36.

- Ayres, C. (2008b). *Bufo bufo* (Common toad): Breeding phenology. *Herpetological Bulletin*, 104: 43.
- Ayres, C. (2008c). Post-mortem amplexus with a marauded *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758). *Podarcis*, 9: 11-12.
- Ayres, C. (2010). *Bufo bufo* (Common toad). Davian behavior. *Herpetological Review*, 41: 192-193.
- Ayres, C., García, P. (2007). Depredación de nutria *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) sobre sapo común *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) en el LIC Gándaras de Budiño (Galicia). *Galemys*, 19: 45-50.
- Ayres, C., García, P. (2011). Features of the predation of the Eurasian otter upon toads in north-western Spain. *Mammalian Biology*, 76: 90-92.
- Babiloni González, G. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Barcelona. Pp. 127-135. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Bahillo Martín, M., Orizaola Pereda, G. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Sevilla. Septiembre 1.991. Pp. 110-114. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Baker, G. C., Beebee, T. J. C. (1997). Microenvironmental effects on competition between *Rana* and *Bufo* larvae, and on the abundance of *Prototheca richardsi*, in small fish-ponds. *Herpetological Journal*, 7: 149-154.
- Baker, G. C., Beebee, T. J. C. (2000). Evidence for the induction of interference competition between anuran larvae in plastic pond cages. *Amphibia-Reptilia*, 21: 25-37.
- Balcells, E. (1975). Observaciones sobre el ciclo biológico de anfibios de alta montaña y su interés en la detección del inicio de la estación vegetativa. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 7: 55-153.
- 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.
- Bardsley, L., Beebee, T. J. C. (2001). Non-behavioural interference competition between anuran larvae under semi-natural conditions. *Oecologia*, 128: 360-367.
- Barragán Fernández, B. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Asturias. Septiembre 1.991. Pp. 101-109. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Bartralot, E., Bonnet-Arbolí, V. (2000). Depredación de mustélidos sobre sapo común (*Bufo bufo*). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 11: 32-33.
- Bas, S. (1982). La comunidad herpetológica de Caurel: biogeografía y ecología. *Amphibia-Reptilia*, 3: 1-26.
- Bas, S. (1983). *Atlas provisional de los vertebrados terrestres de Galicia. Años 1970-1979. Parte I. Anfibios y reptiles*. Monografías de la Universidad de Santiago de Compostela, 73. Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela.
- Bea, A. (1981). Herpetofauna de Guipúzcoa: estudio faunístico y relaciones con la climatología. *Munibe. Ciencias Naturales*, 33: 115-124.

- Bea, A., Montori, A., Pascual, X. (1994). Herpetofauna dels Aiguamolls de l'Empordà. *Treballs de la Institució Catalana d'Història Natural*, 13: 359-407.
- Bedford, P. G. C. (1974). Toad venom toxicity and its clinical occurrence in small animals in the United Kingdom. *Veterinary Record*, 94: 613-614.
- Beebee, T. J. C. (1991). Purification of an agent causing growth inhibition in anuran larvae and its identification as a unicellular unpigmented alga. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 2146-2153.
- Bermejo-García, A. (2007). Efectos de la introducción de especies exóticas sobre los anfibios de Castilla y León. *Munibe (Suplemento / Gehigarria)*, 25: 28-33.
- Billeter, R., Jørgensen, C. B. (1976). Ovarian development in young toads, *Bufo bufo bufo* (L.): effects of unilateral ovariectomy, hypophysectomy, treatment with gonadotropin (hCG), growth hormone, and prolactin, and importance of body growth. *General and Comparative Endocrinology*, 29: 531-544.
- Bonacci, A., Brunelli, E., Sperone, E., Tripepi, S. (2008). The oral apparatus of tadpoles of *Rana dalmatina*, *Bombina variegata*, *Bufo bufo*, and *Bufo viridis* (Anura). *Zoologischer Anzeiger*, 247: 47-54.
- Boscá, E. (1880). Catalogue des reptiles et amphibiens de la Peninsule Ibérique et des Iles Baléares. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 5: 240-287.
- Boscá, E. (1919). Una adición al género Pelobates Wagler. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 19: 89-93.
- Bosch, J., Martínez-Solano, I. (2003). Factors influencing occupancy of breeding ponds in a montane amphibian assemblage. *Journal of Herpetology*, 37: 410-413.
- Bosch, J., Martínez-Solano, I. (2006). Chytrid fungus infection related to unusual mortalities of *Salamandra salamandra* and *Bufo bufo* in the Peñalara Natural Park, Spain. *Oryx*, 40: 84-89.
- Bosch, J., Rincón, P. (2008). Chytridiomycosis-mediated expansion of *Bufo bufo* in a montane area of Central Spain: an indirect effect of the disease. *Diversity and Distributions*, 14: 637-643.
- Boulenger, G. A. (1898). *The tailless batrachians of Europe. Part II*. Ray Society, London.
- Brede, E. G., Beebee, T. J. C. (2006). Consistently different levels of genetic variation across the European ranges of two anurans, *Bufo bufo* and *Rana temporaria*. *Herpetological Journal*, 16: 265-271.
- Brumpt, E. (1934). Recherches expérimentales sur la biologie de la *Lucilia bufonivora*. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee* 12: 81-97.
- Busack, S. D. (1986). Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. *National Geographic Research*, 2: 17-36.
- Cabral, M. J. (coord.) (2006). *Livro vermelho dos vertebrados de Portugal - Revisão*. Instituto da Conservação da Natureza e das Florestas, Lisboa. Accesible at <http://www.icnf.pt/portal/naturaclas/patrinatur/lvv>.
- Caletrío Garcerá, J (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Valencia. Septiembre 1991. Pp. 222-230. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Cambar, R., Gipouloux, J.-D. (1956). Table chronologique du development embryonnaire et larvaire du crapaud commun: *Bufo bufo* L. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, 90: 198-217.
- Campeny, R. (1989). Alteraciones morfológicas de las extremidades en las larvas de *Bufo bufo spinosus*. *Treballs de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia*, 2: 181-185.

- Campeny, R., Montori, A. (1985). Estructura de una población reproductora de *Bufo bufo spinosus* Daudin, 1803, en el NE Ibérico. *Publicaciones del Departamento de Zoología - Universidad de Barcelona*, 11: 66-77.
- Campeny, R., Montori, A. (1988). Periode de reproduction, ponte et distribution spatiale d'une population de *Bufo bufo spinosus* dans le Nord-Est Ibérique. *Vie et Milieu*, 38: 101-110.
- Campeny, R., Montori, A. (1995). Feeding of an Iberian population of *Bufo bufo* during the reproductive period. Pp. 172-175. En: Llorente, G.A., Montori, A., Santos, X., Carretero, M. A. (Eds.). *Scientia Herpetologica: papers submitted from the 7th Ordinary General Meeting of Societas Europaea Herpetologica, Barcelona, September 15-19, 1993*. Asociación Herpetológica Española, Barcelona.
- Carretero, M. A., Rosell, C. (2000). Incidencia del atropello de anfibios, reptiles y otros vertebrados en un tramo de carretera de construcción reciente. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 11: 39-43.
- Carvalho, F., Mira, A. (2011). Comparing annual vertebrate road kills over two time periods, 9 years apart: a case study in mediterranean farmland. *European Journal of Wildlife Research*, 57: 157-174.
- Cei, J. M., Crespo, E. G. (1971). Remarks on some adaptive ecological trends of *Pelobates cultripes* from Portugal: thermal requirement, rate of development and water regulation. *Arquivos do Museu Bocage, 2a Série*, 3: 9-36.
- Cifuentes Torres, A., García Oñate, B. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Sevilla. Septiembre 1.991. Pp. 231-238. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Cruz, M. J., Rebelo, R. (2005). Vulnerability of Southwest Iberian amphibians to an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*. *Amphibia-Reptilia*, 26: 293-303.
- Cruz, M. J., Rebelo, R., Crespo, E. G. (2006). Effects of an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, on the distribution of south-western Iberian amphibians in their breeding habitats. *Ecography*, 29: 329-338.
- Curt, J., Galán, P. (1982). *Esos anfibios y reptiles gallegos*. J. Curt, Pontevedra.
- Daudin, F.-M. (1803). *Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Reptiles; Ouvrage Faisant suite à l'Histoire Naturelle Générale et Particulière, Composée par Leclerc de Buffon; et Rédigée par C.S. Sonnini, Membre de Plusieurs Sociétés Savantes*. Volume 8. F. Dufart, Paris.
- Daversa, D. R., Muths, E., Bosch, J. (2012). Terrestrial movement patterns of the Common Toad (*Bufo bufo*) in Central Spain reveal habitat of conservation importance. *Journal of Herpetology*, 46: 658-664.
- Davies, N. B., Halliday, T. R. (1977). Optimal mate selection in toad *Bufo bufo*. *Nature*, 269: 56-58.
- Davies, N. B., Halliday, T. R. (1978). Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature*, 274: 683-685.
- De la Cruz Alemán, M. A. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Toledo. Septiembre 1.991. Pp. 123-126. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- De Vries, W., Marco, A. (2008). Depredación de huevos de sapo común (*Bufo bufo spinosus*) por galápagos leprosos (*Mauremys leprosa*). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 19: 33-36.

- Díaz-Paniagua, C. (1987). Estudio en cautividad de la actividad alimenticia de las larvas de siete especies de anuros. *Revista Española de Herpetología*, 2: 189-197.
- Díaz-Paniagua, C. (1989). Larval diets of two anuran species, *Pelodytes punctatus* and *Bufo bufo*, in SW Spain. *Amphibia-Reptilia*, 10 (81): 71-75.
- Díaz-Paniagua, C. (1992). Variability in timing of larval season in an amphibian community in SW Spain. *Ecography*, 15: 267-272.
- Díaz-Paniagua, C., Gómez Rodríguez, C., Portheault, A., De Vries, W. (2006). Distribución de los anfibios del Parque Nacional de Doñana en función de la densidad y abundancia de los hábitats de reproducción. *Revista Española de Herpetología*, 20: 17-30.
- Díaz-Paniagua, C., Gómez Rodríguez, C., Portheault, A., De Vries, W. (2005). *Los anfibios de Doñana*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- Díaz-Paniagua, C., Portheault, A., Gómez-Rodríguez, C. (2007). Depredadores de los anfibios adultos de Doñana: análisis cualitativo. *Munibe (Suplemento / Gehigarria)*, 25: 148-157.
- Diego-Rasilla, F. J., Ortiz-Santaliestra, M. E. (2009). *Naturaleza en Castilla y León. Los anfibios*. Caja de Burgos, Burgos.
- Díez de Salazar, A., Gosá, A., Rubio, X., Díaz, B. (2012). *Lucilia bufonivora*, díptero parásito de anuros, en la Selva de Irati (Navarra). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 23: 27-29.
- Egea-Serrano, A., Oliva-Paterna, F. J., Torralva, M. (2005). Fenología reproductiva de la comunidad de anfibios del noroeste de la región de Murcia (SE Península Ibérica). *Zoologica Baetica*, 16: 59-72.
- Egea-Serrano, A., Oliva-Paterna, F. J., Torralva, M. (2007). Aplicación de los criterios UICN a la batracofauna de la Región de Murcia (S.E. Península Ibérica). *Munibe (Suplemento / Gehigarria)*, 25: 50-57.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1969). *Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung*. 2. Auflage. R. Piper, München.
- Espinosa, A., Serrano, J. A., Montori, A. (2012). Incidencia de los atropellos sobre la fauna vertebrada en el Valle de El Paular. LIC "Cuenca del río Lozoya y Sierra Norte". *Munibe*, 60: 209-236.
- Falcón, J. M. (1982). *Los anfibios y reptiles de Aragón*. Librería General, Zaragoza.
- Falcón, J. M., Clavel, F. (1987). Nuevas citas de anfibios y reptiles de Aragón. *Revista Española de Herpetología*, 2: 83-130.
- Fèlix, J., Montori, A. (1986). Determinación de las especies de anfibios anuros del nordeste ibérico mediante el hueso ilion. *Miscel-lània Zoològica*, 10: 239-246.
- Fernández, J. P., Raga, J. A., Carbonell, E., Rodríguez-Babio, C. (1987a). Sobre algunos platelmintos hallados en anfibios del género *Bufo* (L.). *Miscel-lània Zoològica*, 10: 61-64.
- Fernández, J. P., Raga, J. A., Carbonell, E., Rodríguez-Babio, C. (1987b). Sobre algunos nematodos parásitos encontrados en anfibios del género *Bufo* (L.). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Biológica*, 83: 93-100.
- Fernández Benítez, M. J. (2011). *Infecciones por Oomycetes en poblaciones de anfibios de la Sierra de Gredos (Ávila). Efecto de la radiación UV-B*. Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Fernández García, J. M. (1992a). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Alava. Septiembre 1.991. Pp. 145-152. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

- Fernández García, J. M. (1992b). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Vizcaya y Guipúzcoa. Pp. 153-154. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- 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.
- Ferreira, M., Crespo, E. G. (2003). Sobre a conservação dos anfíbios em Portugal. *Munibe (Suplemento / Gehigarria)*, 16: 74-89.
- Fonseca, C. (2010). *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758). Sapo-comum. Pp.112-113. 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.
- Fontaneto, D., Guidali, F., Scali, S. (1999). Parasitism and necrophagy of two leeches species on *Bufo bufo*. Pp.121-124. En: Miaud, C., Guyétant, R. (Eds.) *Current studies in herpetology: Proceedings of the 9th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, 25-29 August 1998*. Societas Europaea Herpetologica, Le Bourget du Lac, France.
- Frétey, T., Le Garff, B. (1996). Skeletochronological study in *Bufo bufo* in Brittany. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences III - Sciences de la Vie*, 319: 295-299.
- Frost, D. R. (2013). *Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6 (9 January 2013)*. American Museum of Natural History, New York, USA. Accesible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Retrieved on 11/01/2013.
- 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). Contribución al conocimiento de la herpetofauna de las islas de Galicia: inventario faunístico y notas sobre la ecología y morfología de algunas poblaciones. *Chioglossa*, 1: 147-163.
- Galán, P. (2011). El impacto sobre los anfibios de pequeñas obras públicas en espacios naturales protegidos. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 22: 138-143.
- Galán, P., Fernández-Arias, G. (1993). *Anfibios e réptiles de Galicia*. Ediciones Xerais, Vigo.
- Galán Ortégón, T. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Córdoba. Septiembre 1991. Pp. 72-78. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Galeano, M., Navarro, P., Lluch, J. (1996). Helminth-fauna from some amphibians and reptiles of Spanish "Sistema Iberico". *Anales de Biología*, 21: 23-29.
- García-Díaz, P., Ayres, C. (2010). The role of common toads in the winter diet of recolonising eurasian otters (*Lutra lutra*). *Hystrix*, 21: 199-202.
- García-Muñoz, E., Guerrero, F., Bicho, R. C., Parra, G. (2011). Effects of ammonium nitrate on larval survival and growth of four Iberian amphibians. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 87: 16-20.
- García-Muñoz, E., Guerrero, F., Parra, G. (2010). Intraspecific and interspecific tolerance to copper sulphate in five Iberian amphibian species at two developmental stages. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 59: 312-321.
- García-Muñoz, E., Guerrero, F., Parra, G. (2011). Larval escape behavior in anuran amphibians as a wetland rapid pollution biomarker. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 44 (2): 109-123.

- García-París, M. (1985). *Los anfibios de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- García-París, M., Martín Albaladejo, C. (1987). Herpetofauna del área urbana de Madrid. *Revista Española de Herpetología*, 2: 131-144.
- García-París, M., Martín, C. (1987). Amphibians of Sierra del Guadarrama. En: van Gelder, J. J., Srijbosch, H., Bergers, P. J. M. (Eds.) *Proceedings of the fourth ordinary general meeting of the Societas Europaea Herpetologica, 1987*. Societas Europaea Herpetologica, Faculty of Sciences, Nijmegen.
- 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.
- García-Porta, J., Litvinchuk, S. N., Crochet, P. A., Romano, A., Geniez, P. H., Lo-Valvo, M., Lymberakis, P., Carranza, S. (2012). Molecular phylogenetics and historical biogeography of the west-palearctic common toads (*Bufo bufo* species complex). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63: 113-30.
- Garner, T. W. J., Walker, S., Bosch, J., Leech, S., Rowcliffe, J. M., Cunningham, A. A., Fisher, M. C. (2009). Life history tradeoffs influence mortality associated with the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Oikos*, 118: 783-791.
- Garzón, J. (1975). *Natrix natrix* capturando *Leuciscus*, *Rana* y *Bufo bufo*. *Doñana, Acta Vertebrata*, 1 (1): 58.
- Garzón, J., de la Cuesta, L., Ballaín, I., Palacios, F. (1984). Datos preliminares sobre la alimentación de la marta (*Martes martes martes* Linne, 1758) en España. Pp.378-384. En: Castroviejo, J. (Eds.) *Actas II reunión Iberoamericana de conservación y zoología de vertebrados, Cáceres, España, 1980*. Cáceres.
- Gil, M. J., Pleguezuelos, J. M. (2001). Prey and prey-size selection by the short-toed eagle (*Circaetus gallicus*) during the breeding season in Granada (south-eastern Spain). *Journal of Zoology*, 255: 131-137.
- Gittins, S. P. (1983a). The breeding migration of the common toad (*Bufo bufo*) to a pond in mid-Wales. *Journal of Zoology*, 199: 555-562.
- Gittins, S. P. (1983b). Population dynamics of the common toad (*Bufo bufo*) at a lake in mid-Wales. *Journal of Animal Ecology*, 52: 981-988.
- Gittins, S. P., Parker, A. G., Slater, F. M. (1980). Population characteristics of the common toad (*Bufo bufo*) visiting a breeding site in mid-Wales. *Journal of Animal Ecology*, 49: 161-173.
- Gómez-Mestre, I., Tejedo, M. (2002). Geographic variation in asymmetric competition: a case study with two larval anuran species. *Ecology*, 83: 2102-2111.
- González de la Vega, J. P. (1988). *Anfibios y reptiles de la provincia de Huelva*. ERTISA, Huelva.
- González de la Vega, J. P. (1988). *Anfibios y reptiles de la provincia de Huelva*. ERTISA, Huelva.
- González-Miras, E., Nevado, J. C. (2008). Atlas de distribución de los anfibios de la provincia de Almería (sudeste ibérico, España). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 19: 85-90.
- 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.

Gosá, A. (2003a). Comportamiento trepador en anuros no arborícolas del bosque Atlántico. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 14: 34-38.

Gosá, A. (2003b). *Bufo bufo* (common toad), *Alytes obstetricans* (midwife toad), and *Rana temporaria* (common frog). Tree climbing. *Herpetological Review*, 34 (4): 355.

Gosá, A., Rubio, X., Etxaniz, M., Luengo, A., García-Cardenete, L., Océn, M. (2009). Probables casos de parasitismo de *Lucilia bufonivora* (Diptera: Calliphoridae) en anuros del norte ibérico. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 20: 112-117.

Gragera Díaz, F., Corbacho, M. A., de Avalos Schlegel, J. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Badajoz. Septiembre 1991. Pp. 136-144. Tomo I. *Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Grant, R. A., Chadwick, E. A., Halliday, T. (2009). The lunar cycle: a cue for amphibian reproductive phenology? *Animal Behaviour*, 78: 349-357.

Grant, R. A., Halliday, T. (2010). Predicting the unpredictable; evidence of pre-seismic anticipatory behaviour in the common toad. *Journal of Zoology*, 281: 263-271.

Grant, R. A., Halliday, T., Balderer, W. P., Leuenberger, F., Newcomer, M., Cyr, G., Freund, F. T. (2011). Ground water chemistry changes before major earthquakes and possible effects on animals. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 8: 1936-1956.

Guerrero, J. C., Real, R., Antúnez, A., Vargas, J. M. (1999). Asociaciones interespecíficas de los anfibios en los gradientes ambientales del sur de España. *Revista Española de Herpetología*, 13: 49-59.

Guyétant, R. (1967a). Étude de l'alimentation de jeunes batraciens anoures durant la saison estivale. *Annales Scientifiques de la Université de Besançon, Zoologie et Physiologie Animale*, 3: 69-78.

Guyétant, R. (1967b). Les groupements de reproduction chez quelques amphibiens anoures et leurs conséquences sur la vie larvaire. *Vie et Milieu*, 26: 91-114.

Guyétant, R. (1986). Les amphibiens de France. *Revue Française d'Aquariologie*, 13: 1-60.

Hemelaar, A. (1988). Age, growth and other population characteristics of *Bufo bufo* from different latitudes and altitudes. *Journal of Herpetology*, 22: 369-388.

Hemmer, H. (1975). Serumeiweißunterschied zwischen *Bufo b. bufo* und *Bufo bufo spinosus* (Salientia, Bufonidae). *Salamandra*, 11: 61-63.

Hemmer, H., Böhme, W. (1976). Zwischenbericht über die innerartliche Variabilität der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) (Amphibia: Salientia: Bufonidae). *Salamandra*, 12: 194-201.

Henrikson, B. I. (1990). Predation on amphibian eggs and tadpoles by common predators in acidified lakes. *Holarctic Ecology*, 13: 201-206.

Henry, C. (1984). Behavioral adaptation of the European badger (*Meles meles*) to the capture of a poisonous prey, the common toad (*Bufo bufo*). *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 39: 291-296.

Hernández Gil, V. (2005). Los anfibios de la Región de Murcia: un enigma, su catálogo y distribución, y un reto, su conservación. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 15: 90-94.

Hernández-Gil, V., Dicenta López-Higuera, F., Robledano Aymerich, F., García Martínez, M. L., Esteve Selma, M. A., Ramírez Díaz, L. (1993). *Anfibios y reptiles de la Región de Murcia*. Universidad de Murcia, Murcia.

- Herrero, P., López-Jurado, L. F., Arano, B., García-París, M. (1993). Karyotype analysis and nuclear DNA content of *Bufo brongersmai*. *Journal of Herpetology*, 27: 463-465.
- Heusser, H. (1968). Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.): Wanderungen und Sommerquartiere. *Revue Suisse de Zoologie*, 68: 1-39.
- Hoffmann, J. (1960). Notules Hirundinologiques. *Archives de la Section des Sciences Naturelles, Physiques et Mathématiques de l'Institut Grand-Ducla de Luxembourg (New Series)*, 27: 285-291.
- Höglund, J. (1989). Pairing and spawning patterns in the common toad, *Bufo bufo*: the effects of sex ratios and the time available for male-male competition. *Animal Behaviour*, 38: 423-429.
- Janin, A., Léna, J.-P., Joly, P. (2011). Beyond occurrence: Body condition and stress hormone as integrative indicators of habitat availability and fragmentation in the common toad. *Biological Conservation*, 144: 1008-1016.
- Janin, A., Léna, J.-P., Ray, N., Delacourt, C., Allemand, P., Joly, P. (2009). Assessing landscape connectivity with calibrated cost-distance modelling: predicting common toad distribution in a context of spreading agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 46: 833-841.
- Janzen, P. (1994). Heilungserfolg bei Erkröten (*Bufo bufo*) mit *Lucilia*-Befall (Diptera: Calliphoridae). *Salamandra*, 30: 265-267.
- Jørgensen, C. B. (1982). Factors controlling the ovarian cycle in a temperate zone anuran, the toad *Bufo bufo* - Food uptake, nutritional state, and gonadotropin. *Journal of Experimental Zoology*, 224: 437-443.
- Jørgensen, C. B. (1984). Dynamics of oogenesis in a lower vertebrate, the toad *Bufo bufo*. *Acta Zoologica*, 65: 179-185.
- Jørgensen, C. B. (1986). External and internal control of feeding, growth, and gonadal function in a temperate zone anuran, the toad *Bufo bufo*. *Journal of Zoology A*, 210: 211-241.
- Jørgensen, C. B. (1994). Water economy in a terrestrial toad (*Bufo bufo*), with special reference to cutaneous drinking and urinary bladder function. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 109: 311-324.
- Jørgensen, C. B., Larsen, L. O., Lofts, B. (1979). Annual cycles of fat bodies and gonads in the toad *Bufo bufo bufo* (L.), compared with cycles in other temperate zone anurans. *Biologiske Skrifter - Kongelige Danske Videnskaberne Selskab*, 22: 1-37.
- Kovar, R., Brabec, M., Vita, R., Bocek, R. (2009). Spring migration distances of some Central European amphibian species. *Amphibia-Reptilia*, 30: 367-378.
- Kuhn, J. (1994). Lebensgeschichte und Demographie von Erdkrötenweibchen *Bufo bufo bufo* (L.). *Zeitschrift für Feldherpetologie* 1: 3-87.
- Kwet, A. (1996). Zu den natürlichen Feinden des Laichs von Froschlurchen. *Salamandra*, 32: 31-44.
- Lengagne, T., Arthaud, F., Cormier, M., Joly, P. (2007). Cost of sexually embracing a large female offset by the number of eggs fertilized for small male *Bufo bufo* L. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92: 755-762.
- Lesbarrères, D., Lodé, T., Merilä, J. (2004). What type of amphibian tunnel could reduce road kills? *Oryx*, 38: 220-223.
- Lescure, J. (1965). *L'alimentation et le comportement de prédation chez Bufo bufo* (Linnaeus, 1758). Thèse de Doctorat, Université de Paris, Paris.
- Litvinchuk, S., Borkin, L., Skorinov, D. V., Rosanov, J. M. (2008). A new species of common toads from the Talysh mountains, south-eastern Caucasus: genome size, allozyme, and morphological evidences. *Russian Journal of Herpetology*, 15: 19-43.

- Lizana Avia, M. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Salamanca, con datos aislados de la Sierra de Gredos y provincia de Zamora. Septiembre 1991. Pp. 115-117. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Lizana, M. (1990). *Ecología de Bufo bufo en la Sierra de Gredos*. Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Lizana, M. (1993). Mortalidad de anfibios y reptiles en carreteras: informe sobre el estudio AHE-CODA. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 4: 37-41.
- Lizana, M. (1997). *Bufo bufo*. Pp.152-154. En: Pleguezuelos, J. M. (Eds.) *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal*. Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Granada.
- Lizana, M., Barbadillo, L. J. (1997). Legislación, protección y estado de conservación de los anfibios y reptiles españoles. Pp.477-516. En: Pleguezuelos, J. M. (Eds.) *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal*. Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Granada.
- Lizana, M., Ciudad, M. J., Gil, M., Guerrero, F., Pérez-Mellado, V., Martín-Sánchez, R. (1991). Nuevos datos sobre la distribución de los anfibios y reptiles en el Macizo Central de la Sierra de Gredos. *Revista Española de Herpetología*, 6: 61-80.
- 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. (1988). Distribución altitudinal de la herpetofauna del Macizo Central de la Sierra de Gredos. *Revista Española de Herpetología*, 3: 55-67.
- Lizana, M., Fraile, B. (1987). Testicular activity of *Bufo bufo* in the Sierra de Gredos (Spain). Pp. 249-252. En: van Gelder, J. J., Strijbosch, H., Bergers, P. J. M. (Eds.). *Proceedings of the 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Nijmegen.
- Lizana, M., Pedraza, E. M. (1998). The effects of UV-B radiation on toad mortality in mountainous areas of central Spain. *Conservation Biology*, 12: 703-707.
- Lizana, M., Pérez-Mellado, V. (1990). Depredación por la nutria (*Lutra lutra*) del sapo de la Sierra de Gredos (*Bufo bufo gredosicola*). *Doñana Acta Vertebrata*, 17: 109-112.
- Lluch, J., Navarro, P., Pérez-Soler, P. (1991). *Haematoloechus carbonelli* sp. N. (Haematoloechidae: Plagiorchiata) un nouveau trématode parasite d'amphibiens de la Péninsule Ibérique. *Revue Suisse de Zoologie*, 98: 255-260.
- Llusia, D., Márquez, R., Beltrán, J. F. (2010). Non-selective and time-dependent behavioural responses of common toads (*Bufo bufo*) to predator acoustic cues. *Ethology*, 116: 1146-1154.
- Lodé, T. (1996). Polecat predation on frogs and toads at breeding sites in western France. *Ethology, Ecology and Evolution*, 8: 115-124.
- Loman, J., Madsen, T. (1986). Reproductive tactics of large and small male toads *Bufo bufo*. *Oikos*, 46: 57-61.
- López-Neyra, C. R. (1947). *Helminthos de los vertebrados ibéricos*. Patronato Santiago Ramón y Cajal. Instituto de Parasitología de Granada, CSIC, Granada.
- López Redondo, J. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Madrid. Septiembre 1991. Pp. 168-179. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- López Redondo, J., López Redondo, G. (1992). Aproximación a los primeros resultados globales provisionales del PMVC. Pp. 22-34. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención*

de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Loras, A. F., Hidalgo-Vila, J., Hermosilla, C., García, G., López, J., Duffus, A. L. J., Cunningham, A. A., Roca, V. (2011). Preliminary health screening and possible pathogen determination in a *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) (Amphibia: Bufonidae) population. *Journal of Natural History*, 45: 1-14.

Macías, G., Marco, A., Blaustein, A. R. (2007). Combined exposure to ambient UVB radiation and nitrite negatively affects survival of amphibian early life stages. *Science of the Total Environment*, 385: 55-65.

Malkmus, R. (1999). Zur Laichplatzwahl der Erdkröte (*Bufo bufo bufo* Linnaeus, 1758 / *Bufo bufo spinosus* Daudin, 1803) in Portugal. *Sauria*, 21: 7-11.

Mandrillon, A. L., Saglio, P. (2005). Prior exposure to conspecific chemical cues affects predator recognition in larval common toad (*Bufo bufo*). *Archiv für Hydrobiologie*, 164: 1-12.

Mandrillon, A. L., Saglio, P. (2007). Herbicide exposure affects the chemical recognition of a non native predator in common toad tadpoles (*Bufo bufo*). *Chemoecology*, 17: 31-36.

Manteifel, Y. (1992). Decreased cannibalism following tongue-flicking of prey in *Rana temporaria* and *Bufo bufo*. *Journal of Herpetology*, 26: 98-100.

Manteifel, Y. B., Reshetnikov, A. N. (2002). Avoidance of noxious tadpole prey by fish and invertebrate predators: adaptivity of a chemical defence may depend on predator feeding habits. *Archiv für Hydrobiologie*, 153: 657-668.

Marco, A., Lizana, M. (2002). The absence of species and sex recognition during mate search by male common toads, *Bufo bufo*. *Ethology, Ecology and Evolution*, 14: 1-8.

Marcos Portillo, M. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Sevilla. Septiembre 1.991. Pp. 97-100. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Marquis, O., Saglio, P., Neveu, A. (2004). Effects of predators and conspecific chemical cues on the swimming activity of *Rana temporaria* and *Bufo bufo* tadpoles. *Archiv für Hydrobiologie*, 160: 153-170.

Martínez-Freiría, F., Brito, J. C. (2012). Quantification of road mortality for amphibians and reptiles in Hoces del Alto Ebro y Rudrón Natural Park in 2005. *Basic and Applied Herpetology*, 26: 33-42.

Martínez-Solano, I. (2003). La red de espacios protegidos de Madrid como factor de conservación regional de anfibios. *Munibe (Suplemento / Gehigarria)*, 16: 100-113.

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

Martínez-Solano, I., Barbadillo, L. J., Lapeña, M. (2003b). 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., García-París, M., Bosch, J. (2006). *Anfibios de Peñalara. Identificación y conservación*. Dirección General de Promoción y Disciplina Ambiental. Comunidad de Madrid, Madrid.

Martínez-Solano, I., González, E. G. (2008). Patterns of gene flow and source-sink dynamics in high altitude populations of the common toad *Bufo bufo* (Anura: Bufonidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 95: 824-839.

- Mateo, J., Geniez, P., Pethe, J. (2013). Diversity and conservation of Algerian amphibian assemblages. *Basic and Applied Herpetology*, 27: 51-83.
- Matos, C. (2012). Herpetofauna distribution and species richness in the Litoral Norte Natural Park, Portugal. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 23: 54-62.
- Maxson, L. R. (1981). Albumin evolution and its phylogenetic implications in toads of the genus *Bufo*. 2 Relationships among Eurasian *Bufo*. *Copeia*, 1981: 579-583.
- Meek, R. (2012). Patterns of amphibian road-kills in the Vendée region of Western France. *Herpetological Journal*, 22: 51-58.
- Meek, R., Jolley, E. (2006). Body temperatures of the common toad, *Bufo bufo*, in the Vendée, France. *Herpetological Bulletin*, 95: 21-24.
- Merilä, J., Sterner, M. (2002). Medicinal leeches (*Hirudo medicinalis*) attacking and killing adult amphibians. *Annales Zoologici Fennici*, 39: 343-346.
- Montori, A., Franch, M., Llorente, G. A., Richter, A., Sansebastian, O., Garriga, N., Pascual, G. (2009). Declivi de les poblacions d'amfibis al Delta del Llobregat. *Materials del Baix Llobregat*, 15: 65-70.
- Montori, A., Giner, G., Béjar, X., Álvarez, D. (2011). Descenso brusco de temperaturas y nevadas tardías como causas de mortalidad de anfibios durante el período reproductor. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 22: 72-74.
- Montori, A., Llorente, G. A., Carretero, M. A., Santos, X., Richter-Boix, A., Franch, M., Garriga, N. (2007). Bases para la gestión forestal en relación con la herpetofauna. Pp. 275-335. En: Camprodon i Subirach, J., Plana Bach, E. (Eds.). *Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal*. 2ª edición revisada y ampliada. Universitat de Barcelona.
- Montori, A., Llorente, G. A., Richter-Boix, A., Villero, D., Franch, M., Garriga, N. (2007). Colonización y efectos potenciales de la especie invasora *Discoglossus pictus* sobre las especies nativas. *Munibe (Suplemento / Gehigarria)*, 25: 14-27.
- Morales, J. J., Lizana, M., Del Arco, C. (2002). Análisis de la distribución altitudinal de la herpetofauna en las sierras de Segovia. *Revista Española de Herpetología*, 16: 29-42.
- Morand, A., Joly, P. (1995). Habitat variability and space utilization by the amphibian communities of the French Upper-Rhone floodplain. *Hydrobiologia*, 300/301: 249-257.
- Moreno-Valcárcel, R., Egea-Serrano, A., Torralva, M. (2009). *Bufo bufo* (Common toad). Parasitism. *Herpetological Review*, 40: 69-70.
- Müller, L., Hellmich, W. (1935). Mitteilungen über die Herpetofauna der Iberischen Halbinsel. Über *Salamandra salamandra almanzoris*, n. ssp. und *Bufo bufo gredosicola*, n. ssp., zwei neue Amphibienrassen aus der Sierra de Gredos. *Zoologischer Anzeiger*, 112: 40-57.
- Muths, E., Scherer, R. D., Bosch, J. (2013). Evidence for plasticity in the frequency of skipped breeding opportunities in common toads. *Population Ecology*, 55: 535-544.
- Navarro, P., Guerrero, F., Pérez-Mellado, V., Lluch, J. (1995). Description of a new species, *Dorylaimus parasiticus*, a parasite of amphibians in the Iberian Peninsula (Nematoda, Dorylaimida). *Journal of Zoology*, 237: 169-177.
- Orizaola, G., Braña, F. (2006). Effect of salmonid introduction and other environmental characteristics on amphibian distribution and abundance in mountain lakes of northern Spain. *Animal Conservation*, 9: 171-178.
- Ortiz, M. E. (2002). *Estado de conservación de las poblaciones de anfibios en lagunas de alta montaña del Sistema Central*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Salamanca, Salamanca.

- 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: 234-239.
- Ortiz-Castillo, C. (1990). Estrategias antipredadoras de anfibios ante técnicas depredadoras de tres especies de Accipitriformes. Pp.51-59. En: (Eds.) *3er Congreso Nacional de Etología*. Universidad de León, León.
- Ortiz Santaliestra, M. E. (2008). *Efectos de la contaminación por nitrógeno sobre la reproducción y el desarrollo de anfibios*. Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Ortiz-Santaliestra, M. E., Fisher, M. C., Fernández-Beaskoetxea, S., Fernández-Benítez, M. J., Bosch, J. (2011). Ambient ultraviolet B radiation and prevalence of infection by *Batrachochytrium dendrobatidis* in two amphibian species. *Conservation Biology*, 25: 975-982.
- Palomo Ferrer, J. J. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Castellón. Septiembre 1.991. Pp. 195-211. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Paños, B., Rubio, R., Barrios, F. (2009). Atropellos masivos de sapos en un carril bici. *Quercus*, 278: 4.
- 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, Parque Natural da Serra de São Mamede, Portalegre.
- Pascasio López, J. M. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Cartagena. Septiembre 1.991. Pp. 180-187. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Pedraza, E. M., Lizana, M. (1997). Primeros datos sobre el efecto de la radiación ultravioleta en el declive de los anfibios españoles. *Quercus*, 137: 15-17.
- Pincheira-Donoso, D. (2007). *Bufo bufo* (Common toad). Foraging behavior. *Herpetological Review*, 38: 179.
- Pinston, H., Guyétant, R. (1987). Home fidelity in the common toad *Bufo bufo* L., Amphibia, Anura. Pp.317-320. En: Van Gelder, J. J., Strijbosch, H., Bergers, P. J. M. (Eds.) *Proceedings of the fourth Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Societas Europaea Herpetologica, Nijmegen.
- PMVC-CODA (1993). Millones de animales mueren atropellados cada año en las carreteras españolas. *Quercus*, 83: 12-19.
- PMVC (2003). Mortalidad de vertebrados en carreteras. Documento técnico de conservación nº 4. Sociedad para la Conservación de los Vertebrados (SCV). Madrid. 350 pp.
- Reading, C. J. (1984). Interspecific spawning between common frogs (*Rana temporaria*) and common toads (*Bufo bufo*). *Journal of Zoology*, 203: 95-101.
- Reading, C. J. (1990). Palmate newt predation on common frog, *Rana temporaria*, and common toad, *Bufo bufo*, tadpoles. *Herpetological Journal*, 1: 462-465.
- Reading, C. J. (1998). The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo*. *Oecologia*, 117: 469-475.
- Reading, C. J., Clarke, R. T. (1983). Male breeding behavior and mate acquisition in the common toad, *Bufo bufo*. *Journal of Zoology*, 201: 237-246.
- Real, R., Guerrero, J. C., Antúnez, A., Olivero, J., Vargas, J. M. (2001). Respuestas corológicas de las especies de anfibios frente a los gradientes ambientales en el Sur de España. I.

Patrones individualistas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Biológica*, 96: 243-249.

Recuero, E., Canestrelli, D., Vörös, J., Szabo, K., Poyarkov, N. A., Arntzen, J. W., Crnobrnja-Isailovic, J., Kidov, A. A., Cogalniceanu, D., Caputo, F. P., Nascetti, G., Martínez-Solano, I. (2012). Multilocus species tree analyses resolve the radiation of the widespread *Bufo bufo* species group (Anura, Bufonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 71-86.

Reolid Colado, J. M., Zamora Salmerón, J. F. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Albacete. Pp. 118-122. Tomo I. *Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Reques, R., Pleguezuelos, J. M., Busack, S. D., de Pous, P. (2013). Amphibians of Morocco, including Western Sahara: a status report. *Basic and Applied Herpetology*, DOI: <http://dx.doi.org/10.11160/bah.13003>.

Reques, R., Tejedo, M. (1992). Fenología y hábitats reproductivos de una comunidad de anfibios en la Sierra de Cabra (Córdoba). *Revista Española de Herpetología*, 6: 49-54.

Ribeiro, R., Torres, J., Gomes, V., Carretero, M. A., Sillero, N., Llorente, G. A. (2010). Unsuspected richness near home: new herpetological records in Porto Metropolitan Area (NW Portugal). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 21: 27-30.

Richter-Boix, A., Llorente, G. A., Montori, A. (2004). Responses to competition effects of two anuran tadpoles according to life-history traits. *Oikos*, 106: 39-50.

Richter-Boix, A., Llorente, G. A., Montori, A. (2006a). Breeding phenology of an amphibian community in a Mediterranean area. *Amphibia-Reptilia*, 27: 549-559.

Richter-Boix, A., Llorente, G. A., Montori, A. (2006b). A comparative analysis of the adaptive developmental plasticity hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient. *Evolutionary Ecology Research*, 8: 1139-1154.

Richter-Boix, A., Llorente, G. A., Montori, A. (2007a). Hierarchical competition in pond-breeding anuran larvae in a Mediterranean area. *Amphibia-Reptilia*, 28: 247-261.

Richter-Boix, A., Llorente, G. A., Montori, A. (2007b). Structure and dynamics of an amphibian metacommunity in two regions. *Journal of Animal Ecology*, 76: 607-618.

Richter-Boix, A., Llorente, G. A., Montori, A. (2007c). Segregación espacial y temporal de una comunidad de anfibios en una región mediterránea. *Munibe (Suplemento / Gehigarria)*, 25: 120-129.

Richter-Boix, A., Llorente, G. A., Montori, A. (2007d). A comparative study of predator-induced phenotype in tadpoles across a pond permanency gradient. *Hydrobiologia*, 583: 43-56.

Rodríguez Rojas, A. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Cádiz. Pp. 66-71. Tomo I. *Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Romero, J., Real, R. (1996). Macroenvironmental factors as ultimate determinants of distribution of common toad and natterjack toad in the south of Spain. *Ecography*, 19: 305-312.

Rostand, J. (1947). Gynogenèse et polydactylie (crapaud). *Comptes Rendus Hebdomadaires de la Société de Biologie*, 141: 629.

Rostand, J. (1948). Ectrodactylie naturelle chez le crapaud ordinaire (*Bufo bufo*). *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, 226: 1398-1399.

Rostand, J. (1951). Albinisme partiel, d'origine genetique, chez le crapaud ordinaire (*Bufo bufo*). *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, 233: 761-762.

- Rostand, J. (1955). *Les crapauds, les grenouilles et quelques grands problèmes biologiques*. Gallimard, Paris.
- Rostand, J. (1970). *La vie des crapauds; La vie des libellules*. Stock, Paris.
- Salvador, A. (1974). *Guía de los anfibios y reptiles españoles*. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza (ICONA), Madrid.
- Salvador, A. (1985). *Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Alfredo Salvador, León.
- Salvador, A., García-París, M. (2001). *Anfibios españoles*. Canseco-Esfagnos, Talavera de la Reina.
- Samraoui, B., Samraoui, F., Benslimane, N., Alfarhan, A., Al-Rasheid, K. A. S. (2012). A precipitous decline of the Algerian newt *Pleurodeles poireti* Gervais, 1835 and other changes in the status of amphibians of Numidia, North-Eastern Algeria. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 67: 71-81.
- San Segundo, C., Ferreira, E. (1987). Estudio y catalogación de los anfibios en la Sierra de Gredos. *Cuadernos de Estudios Abulenses*, 7: 67-92.
- Sanchiz, B. (1977). *Nuevos anfibios del Neógeno y Cuaternario de Europa. Origen, desarrollo y relaciones de la batracofauna española*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- Santos, X., Llorente, G. A., Montori, A., Carretero, M. A., Franch, M., Garriga, N., Richter-Boix, A. (2007). Evaluating factors affecting amphibian mortality on roads: the case of the Common Toad *Bufo bufo*, near a breeding place. *Animal Biodiversity and Conservation*, 30: 97-104.
- Schmid, M. (1978). Chromosome banding in Amphibia. *Chromosoma*, 66: 361-388.
- Schmidt, B. R., Anholt, B. R. (1999). Analysis of survival probabilities of female common toads, *Bufo bufo*. *Amphibia-Reptilia*, 20: 97-108.
- Seixas, F., Martins, M. D., Pinto, M. D., Travassos, P. J., Miranda, M., Pires, M. D. (2008). A case of pulmonary cryptococcosis in a free-living toad (*Bufo bufo*). *Journal of Wildlife Diseases*, 44: 460-463.
- 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 (3): 337-347.
- Sinsch, U. (1987). Orientation behavior of toads (*Bufo bufo*) displaced from the breeding site. *Journal of Comparative Physiology A*, 161: 715-727.
- Sinsch, U. (1988). Seasonal changes in the migratory behaviour of the toad *Bufo bufo*: direction and magnitude of movements. *Oecologia*, 76: 390-398.
- Soares, C., Brito, J. C. (2007). Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity and Conservation*, 16: 1087-1102.
- Soriano, F., Navarro, P., Lluch, J. (1996). Contribution to the knowledge of the helminths parasitizing Iberian Amphibia and Reptilia IX. Helminths of *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) (Amphibia, Bufonidae). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Biológica*, 92: 89-93.
- Strijbosch, H. (1980). Mortality in a population of *Bufo bufo* resulting from the fly *Lucilia bufonivora*. *Oecologia*, 45: 285-286.

Szarski, H. (1972). Integument and soft parts. Pp.71-81. En: Blair, W. F. (Eds.) *Evolution in the genus Bufo*. University of Texas Press, Austin, Texas.

Traverso Martínez, J. M. (1992). Atropellos de naimales en carreteras del sureste de la Comunidad de Madrid. Pp. 160-167. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Verdejo, J. (1994). Datos sobre la reproducción y alimentación del azor (*Accipiter gentilis*) en un área Mediterránea. *Ardeola*, 41 (1): 37-43.

Viertel, B. (1982). The oral cavities of Central European anuran larvae (Amphibia). Morphology, ontogenesis and generic diagnosis. *Amphibia-Reptilia*, 4: 327-360.

Viertel, B. (1985). The filter apparatus of *Rana temporaria* and *Bufo bufo* larvae (Amphibia, Anura). *Zoomorphology*, 105: 345-355.

Vignes, J. C. (1998). Primeras observaciones sobre la alimentación de sapos (*Bufo bufo*) juveniles durante la emergencia en el País Vasco. *Munibe. Ciencias Naturales*, 50: 73-75.

Vignes, J. C. (2009). Algunas características biológicas de la reproducción del sapo común (*Bufo bufo* L.) en el País Vasco. *Munibe. Ciencias Naturales*, 57: 147-162.

Vives-Balmaña, M. V. (1984). *Els anfibis i els rèptils de Catalunya*. Ketres, Barcelona.

Vojtkova, L., Roca, V. (1994). Parasites of the frogs and toads in Europe. Part II: Trematoda. *Revista Española de Herpetología*, 8: 7-18.

Wong, A., Beebee, T. J. C. (1994). Identification of a unicellular, nonpigmented alga that mediates growth-inhibition in anuran tadpoles. A new species of the genus *Prototheca* (Chlorophyceae, Chlorococcales). *Hydrobiologia*, 277: 85-96.