

Tritón pirenaico – *Calotriton asper* (Dugès, 1852)

Albert Montori y Gustavo A. Llorente
Departament de Biologia Animal (Vertebrats), Universitat de Barcelona

Versión 2-10-2014

Versiones anteriores: 17-03-2008; 12-03-2009; 21-07-2014



© Albert Montori.

Sinónimos

Hemitriton cinereus Dugès, 1852; *Hemitriton rugosus* Dugès, 1852; *Hemitriton punctulatus* Dugès, 1852; *Hemitriton bibronii* Dugès, 1852; *Triton pyrenaicus* Duméril, Bibron y Duméril, 1854; *Molge bolivari* Boscá, 1918.

Origen

El género *Calotriton* se separó del género *Triturus* hace unos 8 millones de años, quizás debido a un cambio de hábitat de aguas lentas a aguas rápidas y oxigenadas, lo que podría haber sido promovido por la formación de los Neopirineos, hace unos 10 millones de años. Se estima que la separación entre *Calotriton asper* y *Calotriton arnoldi* tuvo lugar durante el Pleistoceno, hace unos 1,1 - 2 millones de años (Carranza y Amat, 2005).

Aunque se han originado recientemente y están muy próximos geográficamente (menos de 25 km), no hay señales de hibridación entre *C. asper* y *C. arnoldi* (Valbuena-Urena et al., 2013)².

Identificación

Hasta hace poco tiempo los datos existentes sobre las poblaciones del Montseny indicaban que los tritones de este macizo presentaban algunas características diferenciales (Montori y Pascual, 1981; Montori y Campeny, 1991), que estudios genéticos posteriores han demostrado que la diferenciación es suficiente para considerarlas especies distintas (Carranza y Amat, 2005). De esta forma, se reconocen dos especies del género *Calotriton* en España, *C. arnoldi* exclusivamente localizado en el macizo del Montseny y *C. asper* que ocupa el resto del área. Según Carranza y Amat (2005) *C. arnoldi* presenta una longitud corporal menor, aunque Montori y Pascual (1981) y Montori y Campeny (1991) obtienen valores superiores. En consecuencia, *C. arnoldi* puede considerarse un *Calotriton* de pequeña talla pero incluido en el rango de tallas de *C. asper*, por lo que este carácter no puede ser considerado como diagnóstico. Más claros parecen ser los otros caracteres morfológicos diagnósticos. En general en *C. arnoldi* los tubérculos espinosos del dorso son más pequeños y se presentan en menor número que en *C. asper* y no se localizan nunca en el vientre ni en la parte inferior de la cola. Por otra parte, según (Carranza y Amat, 2005) carecen de la banda dorsal amarilla o clara presente en muchas poblaciones de *C. asper*, aunque no en todas. El vientre es translúcido en el tritón del Montseny mientras que es opaco en el pirenaico. Este último carácter es el más diagnóstico entre las dos especies, aunque la variabilidad morfológica que presenta *C. asper* es muy grande (Martínez-Rica, 1980; Serra-Cobo et al., 2000; Montori y Herrero, 2004; Montori et al., en prensa).

Descripción del adulto

La piel es muy rugosa y vascularizada (Despax, 1914, 1923a), y se encuentra recubierta de pequeños tubérculos mucho más numerosos y desarrollados en la zona dorsal y base de la cola (Steiner y Stall, 1953). Montori y Llorente (1989) han descrito tres tipos de tubérculos: glandulares, espinosos y basilares. Los primeros son tubérculos cónicos que presentan un orificio secretor en el ápice de los mismos, y están poco cornificados. Son mayores en los machos y en este sexo presentan una serie de protuberancias espinosas alrededor del orificio secretor. Los segundos presentan un aspecto muy similar a los glandulares pero difieren de ellos por presentar el orificio secretor en la parte lateral. El ápice de estos tubérculos está cornificado. El tercer tipo son pequeñas protuberancias semiesféricas que no se observan a simple vista y que se sitúan alrededor de los otros dos. Los tres tipos de tubérculos son mucho más abundantes en los machos.

La cabeza es más larga que ancha y fuertemente deprimida. Sin embargo, los machos tienen la cabeza más ancha que las hembras. En la parte posterior de la cabeza sobresalen las inserciones del hiomandibular especialmente en los machos. El morro es redondeado y en general está truncado. La región comprendida entre los ojos y las narinas forma una especie de plataforma rectangular ligeramente más levantada hacia el morro que le da un aspecto muy característico a la cabeza y que lo diferencia de *Pleurodeles waltl*, especie con la que

frecuentemente se confunde. El labio superior sobresale por encima de la mandíbula inferior, formando dos lóbulos labiales que se desarrollan mucho durante la época de celo. Los ojos son pequeños y están hundidos. Las parótidas están ausentes. Presentan pliegue gular.

El cuerpo es subcilíndrico y se encuentra aplanado dorsoventralmente. No presentan ni surcos costales ni cresta dorsal. El mamelón cloacal es semiesférico en los machos y presenta una abertura longitudinal. En las hembras en cambio es cónico, dirigido hacia atrás y la abertura es circular. Esta morfología facilita la colocación de los huevos entre las grietas de las piedras. Durante la época de celo el orificio cloacal de las hembras está bordeado de una serie de estrías muy aparentes y en muchos casos de color negro. La cola es comprimida y de sección subcilíndrica en la zona proximal y oval en la zona distal. La cola es más corta que la longitud cabeza cuerpo. En los machos es mucho más corta y robusta debido a que las vértebras caudales de este sexo en la región proximal presentan unas apófisis espinosas y transversas mucho más desarrolladas que en las hembras.

Las extremidades son robustas y presentan los dedos libres y aplanados y están terminados en una especie de estuche córneo negro a modo de uña. Los miembros anteriores más cortos que los posteriores aunque son más robustos en los machos.

La coloración dorso-lateral en general es marrón pardusca, presentando una gran variabilidad intra e interpoblacional desde colores marrón claro casi beige hasta marrón oscuro casi negro. A menudo una franja dorsal axial más o menos continua de color amarillo intenso y de borde irregular que se va haciendo menos aparente con la edad. Ventralmente el diseño es muy variable presentando por lo general una zona central de coloración aposemática amarillo-naranja o roja más o menos manchada de oscuro aunque hay poblaciones con ejemplares que no presentan franja amarilla. Esta coloración es mucho más intensa en los ejemplares subadultos y adultos jóvenes. La cola presenta una coloración similar a la del cuerpo tanto dorsal como lateralmente. Su reborde inferior está muy marcado especialmente en los machos presentando frecuentemente un color naranja intenso. Se han descrito casos de melanismo en algunas poblaciones del Pirineo de Huesca: valle de Tena (García-París, 1985) y en Ordesa (Serra-Cobo, 1989).

Los individuos inmaduros (subadultos y juveniles) poseen una talla comprendida entre 50 y 90-95 mm, aunque estos límites son muy variables entre poblaciones. En líneas generales morfología muy similar a la del adulto. En los subadultos el dimorfismo sexual está ausente, aunque cuando se acercan a la madurez sexual algunos ejemplares aún inmaduros presentan ya morfología de adulto. La coloración de los subadultos es mucho más oscura que en los adultos pudiendo presentar tonalidades casi negras. La línea dorsal es de color amarillo muy vivo, generalmente continua y muy contrastada. La coloración ventral es roja y a menudo muy intensa. Muy frecuentemente presentan manchas amarillas en los costados del cuerpo y cola (Thorn, 1968; García-París, 1985; Nicol, 1990; Clergue-Gazeau, 1999; Salvador y García-París, 2001; Montori y Herrero, 2004).

Dimorfismo sexual

Aunque normalmente las hembras alcanzan tallas mayores, existe una gran variabilidad interpoblacional. Los caracteres sexuales distintivos se mantienen durante todo el ciclo anual. Por una parte los machos presentan un mamelón cloacal semiesférico prominente que se diferencia muy bien del de las hembras por que tiene una abertura longitudinal. Por otra, las hembras presentan un mamelón cónico, dirigido hacia atrás y frecuentemente estriado en el extremo. La longitud de la cola es claramente menor a la del cuerpo en los machos (CC/LCola $X= 1,36$), mientras que en las hembras la longitud de la cola es igual o ligeramente inferior a la del cuerpo (CC/LCola $X= 1,16$). Los individuos subadultos siguen un patrón de proporciones similar al de las hembras, excepto cuando se aproximan a su madurez, momento en el que ya se puede apreciar un crecimiento alométrico negativo en la cola de los futuros machos. En este sexo, la cola es además más musculosa, gruesa y alta en principalmente en el segmento proximal de la misma. Esto se debe en gran parte a que las vértebras caudales de este sexo en la región proximal presentan unas apófisis espinosas y transversas mucho más desarrolladas que en las hembras. Habitualmente la cabeza de los machos es más ancha y redondeada que la de las hembras, con las inserciones hiomandibulares más pronunciadas. Las extremidades son más robustas en los machos. No existen excesivas diferencias en la coloración de ambos

sexos, aunque en general la coloración críptica dorsal y aposemática ventral se mantiene durante mayor tiempo en los machos (Guerrero-Campo, 1995; Serra-Cobo et al., 2000; Montori y Herrero, 2004).

Tamaño

Aunque excepcionalmente puede alcanzar los 167 mm de longitud, los adultos suelen tener una longitud comprendida entre los 90 y los 160 mm. Existe una gran variabilidad de tallas entre poblaciones, incluso entre localidades vecinas. La longitud total de las hembras es algo mayor que la de los machos aunque existe gran variabilidad. En las Tabla 1 y 2 se muestra la variación interpoblacional en la longitud total para esta especie.

Tabla 1. Longitud total en machos de varias poblaciones de *Calotriton asper*. Media, desviación estándar, mínimo y máximo. n= número de individuos.

| | | Media | D. E. | Min. | Max. | n |
|----------------------------|--------------------------|--------|-------|--------|--------|-----|
| Cerler (Huesca) | Datos propios | 101,47 | 8,99 | 79,7 | 118,65 | 41 |
| Fanlo (Huesca) | Datos propios | 86,11 | 3,98 | 81,3 | 90,9 | 4 |
| Ingla (Lleida) | Datos propios | 121,65 | 7,69 | 97,9 | 136,7 | 56 |
| Salardu (Lleida) | Datos propios | 117,94 | 5,55 | 106,45 | 125,2 | 20 |
| Susqueda (Girona) | Datos propios | 121,21 | 9,88 | 108,6 | 134,9 | 9 |
| Vall de Pi (Lleida) | Datos propios | 115,08 | 6,01 | 90,15 | 130,65 | 282 |
| Población hipogea (Ariège) | Miaud y Guillaume (2005) | 120 | 6,7 | 110 | 135 | 21 |
| Bugarrach (Aude) | Miaud y Guillaume (2005) | 120 | 6,9 | 110 | 130 | 22 |

Tabla 2. Longitud total en hembras de varias poblaciones de *Calotriton asper*. Media, desviación estándar, mínimo y máximo. n= número de individuos.

| | | Media | D. E. | Min | Max | n |
|----------------------------|--------------------------|--------|-------|--------|--------|-----|
| Cerler (Huesca) | Datos propios | 105,49 | 7,27 | 90,2 | 122,7 | 74 |
| Fanlo (Huesca) | Datos propios | 93,32 | 6,42 | 84,7 | 102,05 | 5 |
| Ingla (Lleida) | Datos propios | 136,55 | 14,35 | 112,4 | 169,95 | 47 |
| Salardu (Lleida) | Datos propios | 128,64 | 9,05 | 107,1 | 139,9 | 20 |
| Susqueda (Girona) | Datos propios | 131,48 | 14,52 | 115,45 | 153,05 | 6 |
| Vall de Pi (Lleida) | Datos propios | 122,58 | 8,9 | 95,1 | 153,1 | 291 |
| Población hipogea (Ariège) | Miaud y Guillaume (2005) | 120 | 6,8 | 105 | 130 | 26 |
| Bugarrach (Aude) | Miaud y Guillaume (2005) | 130 | 19,5 | 70 | 150 | 18 |

Descripción de la larva

Ver detalles sobre los estadios iniciales del desarrollo embrionario en Gasser (1964). Las larvas eclosionan con una talla que varía entre 11,8 y 13,5 mm. La metamorfosis en condiciones normales puede producirse al alcanzar los 45 mm aunque Clergue-Gazeau (1969b, 1971) indica tallas de 50- 60 mm. En las poblaciones hipogreas pueden alcanzar los 95 mm en forma larvaria. La cabeza es típicamente deprimida, mucho más larga que ancha, carácter éste que es diagnóstico con las larvas de *Salamandra salamandra* que suelen tener la cabeza de anchura y longitud similar. El morro es poco redondeado y casi truncado. La longitud de la cola es menor que la del cuerpo. La cresta caudal apenas se prolonga dorsalmente terminando en la mitad posterior del cuerpo. El extremo caudal es redondeado o romo y nunca acaba en punta como en *Salamandra salamandra*. Las extremidades son cortas con los dedos terminados en una uña córnea. Presentan tres ramas branquiales a cada lado, cortas y con pocas ramificaciones que aumentan en número con la edad. Sin embargo tanto su tamaño como

número de digitaciones es siempre inferior al de los otros tritones europeos. Carecen de los balancines característicos de las primeras fases de desarrollo de las larvas de urodelos. La coloración general parda o gris, oscureciéndose a medida que los ejemplares se acercan a la metamorfosis. El cuerpo suele ser de color uniforme con pocas punteaduras al igual que la cresta caudal (Figura 1). Cuando se inicia la metamorfosis se van reduciendo las branquias, aparece la coloración de adulto y se van formando las granulaciones corporales típicas de la especie (Despax, 1923a; García-París, 1985; Nicol, 1990; Salvador y García-París, 2001; Montori y Herrero, 2004).



Figura 1. Larva de *Calotriton asper*. (C). A. Montori.

Características citogenéticas y bioquímicas

El complemento cromosómico de esta especie como en el resto de salamánderos está formado por 24 cromosomas metacéntricos y submetacéntricos de tamaño decreciente gradualmente desde el par 1 hasta el 12 (Jaylet, 1966; Montori y Herrero, 2004). Estos estudios, junto con observaciones personales, indican que existe una gran homogeneidad genética en las características cromosómicas tales como: posición de las regiones organizadoras del nucleolo (NORs) y patrón de distribución de la heterocromatina constitutiva (Bandas C). En este sentido, presenta los NORs en el par cromosómico más heterobranquial del complemento, en una posición subterminal. La heterocromatina constitutiva se distribuye en todos los centrómeros y regiones pericentroméricas del complemento. También aparecen pequeñas bandas C en los brazos largos de los pares cromosómicos 2 y 9. El análisis bioquímico llevado a cabo en *Calotriton asper* se ha realizado en proteínas séricas (Gasser, 1973; Gasser y Clergue-Gazeau, 1981) y en 29 loci enzimáticos (Sbordoni *et al.*, 1982), aunque en este último estudio no se detallan las enzimas ni las poblaciones utilizadas.

Esqueleto

Ver detalles en Clergue-Gazeau y Bonnet (1979) y Krausen y Greven (1994).

Métodos

El uso de marcadores electrónicos (PIT) es una técnica útil para el estudio de *C. asper*. Esta técnica permite una localización mayor (88,2%) que la captura a mano (51,1%) y más rápida, aunque la eficiencia de estos marcadores se correlaciona negativamente con la proporción de grandes rocas en el torrente (Cucherousset *et al.*, 2008).¹

Variación geográfica

La divergencia genética entre poblaciones es muy escasa, no observándose correlación entre distancias genéticas y geográficas. La diversificación morfológica entre poblaciones parece deberse a cambios morfológicos rápidos bajo presiones de selección locales en respuesta a condiciones ecológicas específicas de cada población (Montori *et al.*, 2008).¹

Se han descrito los siguientes taxones infraespecíficos: *Euproctus asper* fma. *castelmouliensis* Wolterstorff, 1925, *Euproctus asper* fma. *donceti* Wolterstorff, 1925 y *Euproctus asper* fma.

peyreladensis Wolterstorff, 1925. Gasser (1973), Gasser y Clergue-Gazeau (1981) y Montori y Herrero (2004) consideran que no hay resultados suficientemente robustos para mantener ninguna de las formas o subespecies descritas en el pasado. En base a los estudios realizados por Martínez-Rica (1980) a nivel morfológico y bioquímico, las únicas poblaciones que podrían presentar alguna diferenciación genética consistente serían las poblaciones prepirenaicas aragonesas. Este autor indica un mayor desarrollo del esqueleto epibranchial y de las glándulas cutáneas, así como un menor ensanchamiento del cuello. Estas diferencias junto a las de las proteínas descritas en el análisis bioquímico (Gasser y Clergue-Gazeau, 1981), dan una cierta consistencia a la existencia de un aislamiento genético entre ellas. Sin embargo, estos autores opinan que estas diferencias son poco marcadas y que deben tomarse con reserva. Campeny et al. (1984, 1986) describen la existencia de una población en el Val d'Aran que se caracteriza por presentar neotenia parcial en algunos ejemplares maduros sexualmente. En esta población el 65% de los adultos presentaron branquias en distintos grados de reducción y algunos de ellos mantenían aún la hendidura branquial. Los ejemplares de esta población manifiestan también un gran desarrollo de las prominencias epibranchiales. Sin embargo, el futuro de esta población parece incierto por la introducción de peces (*Salvelinus* sp.) en el lago donde se localizaron.

En una población lacustre (Ibón de Acherito) situada a 1886 m de altitud, la piel es lisa. El dimorfismo sexual está menos desarrollado. El 53% de los adultos muestran branquias aunque menos desarrolladas que en las larvas y sin hendiduras branquiales. La talla de los adultos es menor que en poblaciones de arroyos próximos situados a menor altitud (Oromi et al., 2014)³.

Serra-Cobo et al. (2000), intentan con poco éxito asociar la variabilidad morfológica y sexual, a los poco robustos datos sobre variabilidad genética, ecológica y variabilidad geográfica latitudinal. La extrema plasticidad fenotípica de esta especie, tanto latitudinal como longitudinal y la escasa variabilidad genética detectada en el tritón pirenaico, invalidan estos resultados al ser el muestreo insuficiente y sesgado en cuanto a número y tipo de poblaciones estudiadas.

Aunque *C. asper* es una especie polimórfica, presenta un bajo nivel de variabilidad genética en dos genes analizados (*cyt b* y RAG-1) (Valbuena-Urena et al., 2013)².

C. asper presenta un patrón de aislamiento por distancia con flujo de genes restringido, tanto a escala de grandes cuencas hidrográficas, entre sitios dentro de cada cuenca y entre poblaciones separadas por menos de 4 km. *C. asper* parece tener un marcado aislamiento geográfico entre poblaciones, poblaciones reducidas y dispersión muy limitada (Milá et al., 2010)².

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 16-03-2009; 2. Alfredo Salvador. 21-07-2014; 3. Alfredo Salvador. 2-10-2014

Hábitat

El tritón pirenaico es una especie típicamente acuática que habita preferentemente los torrentes de aguas frías y que presenta estereotactismo positivo, una acusada reofilia y unos hábitos bentónicos (Despax, 1923a, 1923b). Posee muchas adaptaciones para la vida en los medios acuáticos con fuerte o moderada corriente y bajas temperaturas. Aunque próximo al género *Triturus*, la vida en torrentes de montaña media-alta, ha hecho que *Calotriton asper* presente un sinnúmero de modificaciones etológicas, anatómicas y fisiológicas que lo diferencian claramente de los tritones típicos *sensu lato*.

Aunque la especie ocupa distintos ambientes, su hábitat característico, son los torrentes de montaña media-alta con fuerte desnivel cuya temperatura del agua no supere los 15°C en la vertiente norte y 16- 17°C en la vertiente sur (Clergue-Gazeau y Martínez-Rica, 1978, Montori y Herrero, 2004). Éstos se caracterizan por presentar riberas con escasa vegetación en los márgenes, con fondos formados por piedras y grava y con escasa vegetación ni limo en el lecho. Otros hábitats secundarios son los lagos e ibones de alta montaña, los torrentes y riachuelos de montaña media-baja y los cursos subterráneos. Martínez-Rica (1983) indica también su presencia en turberas pirenaicas aunque éstas deben considerarse como un hábitat inusual. En los lagos *Calotriton asper* se localiza preferentemente en la cercanía de la desembocadura de pequeños torrentes o en las zonas de desagüe donde se encuentran las aguas más oxigenadas. En las zonas de altitud (entre 750 y 1.500 m) los torrentes y riachuelos

utilizados por esta especie se caracterizan por presentar una vegetación de ribera abundante, que contribuye a evitar el calentamiento del agua por encima de los límites térmicos de la especie. Clergue-Gazeau y Martínez-Rica (1978) distinguen un tercer grupo de hábitats formado por los cursos subterráneos, surgencias y fuentes. Los biotopos cavernícolas son muy variables aunque en cierta forma recuerdan al biotopo habitual. Existen también poblaciones lacustres subterráneas (Serra-Cobo, comunicación personal). La especie se puede encontrar también en hábitats marginales, situados preferentemente en los límites de distribución y caracterizados por una fuerte mediterraneidad. Habitualmente éstos hábitats son pequeños cursos cuya temperatura del agua supera el límite de la especie en algunos meses y obligan a pasar periodos de estivación e incluso a invertir el ciclo reproductor.

La colonización de las cuevas por *C. asper* tuvo lugar hace menos de 10.000 años. Un experimento realizado sobre ayuno durante 42 días seguido de 10 días de alimentación en una población subterránea y en otra epigea sugiere que la colonización de las cuevas induce una disminución del metabolismo junto con una mayor capacidad de acumular reservas energéticas y por lo tanto poder hacer frente a periodos de ayuno impredecibles (Issartel et al., 2010)².

En el extremo occidental de su área vive en la cuenca del Lordiz, a altitudes de 475 - 775 m, pendiente de 28,3%, en tramos de laderas de fuerte pendiente y baja insolación en plantaciones de coníferas (Olano et al., 2007).¹

Las fuentes y surgencias mantienen temperaturas del agua relativamente moderadas o bajas aún en zonas muy hostiles para la presencia del tritón pirenaico, son estaciones puntuales y son testimonio en muchos casos de una distribución anterior mucho más amplia. Sin embargo, algunos de estos biótopos puntuales provienen de poblaciones subterráneas que colonizan los alrededores de la surgencia, lo que explicaría la localidad de Banyoles (Gerona) (Maluquer, 1917) que ha sido confirmada recientemente. De forma puntual se ha citado también a *Calotriton asper* en pozos, minas e incluso balsas de riego alimentadas por una fuente.

En los torrentes los ejemplares adultos se localizan preferentemente bajo piedras o entre los restos vegetales que quedan acumulados en los pequeños saltos de agua. Clergue-Gazeau y Martínez-Rica (1978) indican que *Calotriton asper* suele preferir las zonas del torrente donde la corriente es menor, aunque Montori (1988) indica que existen diferencias en los biótopos utilizados por los machos y las hembras. Los primeros, más estenooxibiontes ocupan durante los meses más cálidos las zonas del torrente con mayor corriente y los saltos de agua, mientras que las hembras se localizan de una forma mucho más homogénea por todo el cauce. Durante los meses en los que tiene lugar la puesta es habitual encontrar a las hembras en las zonas más remansadas, donde los machos se localizan raramente. En la zona de simpatria con *Rana pyrenaica*, el hábitat es coincidente entre las dos especies (Serra-Cobo et al., 2000). Se ha constatado que durante las crecidas los tritones se dirigen primero hacia las orillas, salen del agua si la avenida es importante e incluso llegan a refugiarse en los márgenes del curso a varios metros de distancia del agua (Montori, datos inéditos). Montori et al. (2008) indican que en las poblaciones torrentícolas los machos son más abundantes en las zonas más umbrías y con escasa vegetación acuática. Las hembras en cambio presentan mayores densidades en las zonas con poco limo o arena y con abundante cobertura arbórea. Esto significa que ambos sexos evitan las zonas más abiertas y soleadas. Sin embargo, estos mismos autores observan que la abundancia de adultos depende principalmente del número de refugios disponibles, asociándose a un menor riesgo de deriva.

Los ejemplares larvarios ocupan las zonas más remansadas de los torrentes e incluso aguas muy someras al abrigo de las piedras, y sólo esporádicamente pueden verse al descubierto (Montori et al., 2008). Prefieren zonas con poca corriente, sombreadas y con el lecho formado por arenas y gravas. Cuando alcanzan tallas mayores frecuentan las zonas de mayor corriente (Montori, 1988). Una vez finalizada la metamorfosis permanecen durante un cierto tiempo en las cercanías del curso, llevando una vida mixta entre el agua y la tierra, internándose en el medio terrestre definitivamente poco después. Los subadultos (Despax, 1923; Thorn, 1968) teóricamente llevan una vida terrestre hasta la madurez sexual, momento en el que regresan al agua. Despax (1923a, 1923b) y Montori (1988) comentan la dificultad de hallar a estos ejemplares en tierra, existiendo únicamente datos puntuales que confirman que pueden alejarse mucho del curso. Se desconoce sin embargo qué biotopos son utilizados durante la fase terrestre. Montori (1988) sólo hace referencia a que periódicamente pueden visitar el curso del torrente.

En los límites de su distribución (lagos a gran altitud o zonas demasiado mediterráneas), existen muchas poblaciones en las que los subadultos llevan una vida prácticamente acuática (Montori, datos inéditos). Esto se debe a que se trata de localidades muy extremas en las que las condiciones ecológicas del medio terrestre no son las más favorables para la presencia de los subadultos fuera del agua (temperaturas excesivamente altas o bajas o por falta de cobertura vegetal). Estas observaciones estarían de acuerdo con las realizadas por Montori (1988), quien indica que el mayor número de subadultos encontrados en el agua en los ambientes óptimos se produce en los meses más cálidos. Este mismo autor indica que algunos subadultos pueden estar debido a que se han encontrado dobles líneas de crecimiento (invernación-estivación). Guillaume y Cavagnara (1998) indican que esta especie presenta una gran plasticidad en relación al hábitat, pudiendo incluso modificar el ciclo biológico o la fisiología según las características del medio.

La biodiversidad de anfibios pirenaicos no difiere entre zonas de pastos tradicionales y paisajes naturales. En áreas de pastos tradicionales las especies dominantes de anfibios son *Bufo spinosus* y *C. asper* (Manenti et al., 2013)².

Altitudinalmente en la vertiente sur, el tritón pirenaico se localiza desde los 175 m hasta los 2.500 m siendo mucho más abundante entre los 1.000 y 2.000 m. En la vertiente norte sigue una distribución altitudinal similar, alcanzando cotas mucho más altas que incluso llegan a superar los 3.000 m.

Abundancia

Los datos existentes sobre tamaños de población son escasos y únicamente hay estimas para una población prepirenaica (Montori, 1988). Este autor indica tamaños de población de entre 3.500 y 5.500 individuos en 1,5 km de torrente, según el estimador utilizado. Da idea de la abundancia de tritones el hecho de que en un año este autor marcó 1.474 ejemplares, alcanzándose como máximo un 36,13% de recapturas. Otros datos reflejados en la literatura son totalmente subjetivos (Despax, 1923a, 1923b; Clergue-Gazeau, 1971, 1972; Clergue-Gazeau y Martínez-Rica, 1978) y por tanto son de difícil comparación. En general, debe considerarse que las poblaciones del área central de distribución están formadas por numerosos efectivos, al menos en la vertiente sur (Montori, datos inéditos), mientras que las poblaciones periféricas de biotopos marginales acostumbran a estar formadas por pocos ejemplares. Así, para las poblaciones limítrofes del País Vasco, Gosá y Bergerandi (1994) obtienen densidades de 72 individuos/km mientras que Arrayago et al. (2005) estiman densidades máximas de 17,71 ind./km.

Según Gasc (1997) se ha incrementado el número de cuadrículas en las que se ha localizado la especie, aunque sin duda este dato no es más que un reflejo de una mayor intensidad de muestreo.

Estatus de conservación

Categoría global IUCN (2008): Especie incluida en la categoría Casi Amenazada NT, debido a que ocupa una superficie no mucho mayor a 20.000 km² y a que su hábitat se encuentra en declive. Podría casi categorizarse como Vulnerable (Bosch et al., 2006, 2008a, 2008b¹).

Categoría España IUCN (2002): Casi Amenazada NT (Montori et al., 2002).

El Tritón pirenaico se encuentra protegido por el Real Decreto de 1980 y 1986, estando incluida en el anejo II del convenio de Berna y en el II y IV de la Directiva Hábitats. En el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas está incluida en la categoría de amenaza de Interés Especial. A nivel regional en Euskadi la especie está catalogada como de interés especial (Lozano y Cadiñanos, 2007), al igual que en Navarra, mientras que en Aragón no se incluye en el catálogo y en Cataluña está catalogada como protegida. En Francia está incluida como Rara o casi amenazada en el libro rojo de los vertebrados de Francia (Maurin, 1995).

Factores de amenaza

La mayor parte de las poblaciones del área central de distribución no parecen hacer frente a grandes problemas ya que las poblaciones están formadas por numerosos efectivos. Sin embargo en algunas localidades periféricas, las poblaciones poseen pocos efectivos e incluso algunas han desaparecido.

Las amenazas más importantes son la pérdida y alteración de hábitats acuáticos, el desarrollo de infraestructuras y el turismo, incluyendo las instalaciones de esquí, que han provocado la sobreexplotación de recursos hídricos, el uso de plaguicidas y la introducción de salmónidos, especialmente en lagos, que ha llevado a la extinción de poblaciones (Montori et al., 2002; Bosch et al., 2006, 2008a, 2008b).

Destrucción y alteración de hábitats. Aparece como el principal problema para esta especie. También la construcción de diques y pequeños embalses que favorecen la presencia de peces en arroyos de montaña, la apertura de nuevos caminos, la contaminación y eutrofización del medio por causas antrópicas y el uso de productos fitosanitarios en las masas forestales o en los pastos parecen estar afectando negativamente a las poblaciones. Por otra parte, la sobreexplotación de acuíferos por el aumento de segundas residencias y por la necesidad de agua para la fabricación de nieve artificial, así como la ampliación de algunas estaciones de esquí ha provocado la desaparición de algunas poblaciones de pequeños torrentes.

Uso de plaguicidas. Aunque el uso de plaguicidas en las zonas de montaña es bajo, algunas poblaciones de tritón pirenaico muestran contaminación por estas sustancias. Montori et al. (1982, 2007) detectaron la presencia de insecticidas organoclorados (DDT, DDE, lindano dieldrín y aldrín) en una población de la vertiente sur, aunque en concentraciones muy bajas. Además, el carácter acumulativo que poseen estos contaminantes pueden afectar a la larga a sus poblaciones. En este sentido, dicho estudio demostraba que después de un tratamiento con plaguicidas en las masas forestales colindantes, éstos eran incorporados por los tritones inmediatamente. Estos mismos autores sugieren que las hembras pueden descontaminarse mediante la movilización lipídica que supone la puesta.

Introducción de depredadores. No obstante, el principal problema para la conservación de las poblaciones de esta especie se focaliza en la introducción de peces. Se tiene constancia de la desaparición de varias poblaciones lacustres debido a la introducción de truchas de lago (*Salvelinus fontinalis*), como es el caso del “Estany Mort” en el Val d’Aran (Carranza, S., com pers.) donde se localizaba una población con retención de caracteres larvarios en estado adulto (Campeny et al., 1984, 1986). En las poblaciones torrentícolas la disminución de los efectivos de muchas poblaciones son debidos a la introducción para la pesca de la trucha de río, *Salmo trutta fario*, que depreda y segrega al tritón pirenaico (Montori, 1988, 1991, 1997). Esto último no tendría excesiva importancia si no fuera por las sucesivas repoblaciones de refuerzo poblacional que se realizan, pues en la mayor parte de los casos los hábitats en que se encuentra el tritón pirenaico son poco favorables para la trucha y sus poblaciones se mantienen artificialmente. Arrayago et al. (2005) coinciden con Montori (1988) y con Gosá y Bergerandi (1994) al observar que existe una distribución casi alopátrica entre ambas especies.

Cambio climático. La limitación térmica que esta especie presenta en su distribución podría reducir la extensión de su distribución actual.

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 16-03-2009; 2: Alfredo Salvador. 21-07-2014

Distribución geográfica

El tritón pirenaico es un endemismo pirenaico que se distribuye por España, Francia y Andorra, con una distribución típicamente montana y altimontana. Su presencia no se centra exclusivamente en Pirineo axial sino que se extiende hacia el norte y el sur superando en algunos casos el Prepirineo. En su zona central de distribución puede considerarse como una especie frecuente y sólo en los extremos altitudinales de su distribución presenta poblaciones fragmentadas. Actualmente se conocen con mucha precisión los límites corológicos del tritón pirenaico en toda su área (Martínez-Rica, 1997; Montori et al., 1997; Montori et al., 2002, Montori y Herrero, 2004). Presenta una distribución mucho más amplia por la vertiente sur debido a que sus límites de tolerancia térmica en el medio acuático son mayores (16° C en la vertiente sur frente a los 15° C en la vertiente norte de los Pirineos).

Actualmente se conocen con bastante precisión los límites de distribución de la especie (Martínez-Rica y Clergue-Gazeau, 1977; Falcón, 1982; Martínez-Rica, 1983; Gosá y Berguerandi, 1994; Montori et al., 2002; Montori y Herrero, 2004). *Calotriton asper* alcanza hacia el este las primeras estribaciones pirenaicas, marcando el paso de La Jonquera el límite oriental de distribución. En Cataluña, el límite sur parece estar marcado por la Sierra del Montsec en su parte occidental y por el macizo de les Guilleries en su parte oriental. Actualmente, las poblaciones de la vertiente sur del macizo del Montseny (Montori y Pascual, 1981) se asignan a la nueva especie *Calotriton arnoldi* (Carranza y Amat, 2005). Sin embargo, es preciso delimitar con precisión la frontera entre estas dos especies ya que falta prospectar la vertiente norte del Macizo del Montseny y determinar el estatus específico de estas poblaciones caso de existir. Cabe señalar que estamos hablando a lo sumo de 25 km de distancia entre las poblaciones de ambas especies. El límite sur por la zona occidental de Cataluña se sitúa en la sierra del Montsec, donde se mantienen algunas poblaciones residuales, siendo algunas trogloditas (Maluquer-Margalef, 1983; 1984).

En la zona oriental del Pirineo y Prepirineo, el límite viene determinado por las poblaciones de Navarra, llegando al límite con Guipúzcoa (Bergerandi y Arzoz, 1991). Arrayago et al. (2005) indican que en el País Vasco únicamente se ha localizado la especie en cinco regatas de la cabecera de la cuenca del río Lordiz entre los 475 m y 775 m de altitud. En la vertiente francesa desciende hasta los 190 m y en Navarra la cota mínima a la que se ha observado es de 360 m. Se ha localizado (Gosá y Berguerandi, 1994) en las subcuencas del Urrobi-Irati y del Areta, presentando densidades muy elevadas las poblaciones de la vertiente norte de la Sierra de Illón, y muy bajas en las poblaciones del oeste. Hacia el sur desciende hasta las sierras aragonesas que se continúan en Petilla. En el Pirineo central, principalmente aragonés (Falcón, 1982; Falcón y Clavel, 1987), es muy abundante en la zona pirenaica, situándose su límite sur en las Sierras de Guara, Riglos y Sto. Domingo. En la vertiente sur se han descrito últimamente numerosas localidades cavernícolas, que sin duda deben considerarse ya como un hábitat usual dada su abundancia en toda el área.

En Francia (Guillaume, 2006), se distribuye por todo el Pirineo desciendiendo hasta los 250 m de altitud en los valles más fríos y siendo frecuente hasta los 2400 msm, aunque se han localizado poblaciones a 3000 m. Parece que a excepción de localidades muy puntuales se distribuye por debajo de la isoyeta de 14°C de temperatura media anual. En el piedemonte pirenaico y prepirenaico francés existen también numerosas poblaciones cavernícolas que se localizan mayoritariamente en Ariège fuera del área de distribución de las poblaciones epigeas. Según este autor, esta distribución hipogea es la consecuencia de un acantonamiento pirenaico postglacial de las poblaciones epigeas.

En Francia se encuentra también en el macizo de Corbières, montañas situadas 20 km al SE de Carcassonne (Bosch et al., 2008b).¹

En esa misma línea, Clergue-Gazeau (1971, 1972), Gasser (1973), Montori (1988), Llorente et al. (1995) y Montori et al. (2002) proponen que el Pirineo constituye un refugio postglacial colonizado recientemente desde áreas periféricas debido al aumento de la temperatura. Las hipótesis biogeográficas publicadas apuntan a la existencia de refugios en las zonas bajas del Pirineo y Prepirineo durante las glaciaciones, desde donde se recolonizó el Pirineo en el periodo postglacial. De esta manera, las zonas prepirenaicas actuales representarían los vestigios de un área de distribución primitiva mucho más amplia y las localidades de mayor altitud (lagos e ibones), representarían los hábitats más recientemente colonizados.

Los modelos de distribución sugieren que durante el último interglacial el hábitat apropiado de *C. asper* estuvo restringido a las zonas centrales de Pirineos y que durante el último máximo glacial hubo una expansión de su área (Valbuena-Urena et al., 2013).²

Sólo se han identificado hasta la fecha tres vértebras fósiles, pertenecientes al yacimiento pleistocénico de la Cueva de las Hienas (Asturias) (Sanchiz, 1977) y que con toda seguridad son asignables a *Calotriton asper*. Este hecho ha llevado lógicamente a pensar que la distribución geográfica ocupada por esta especie fue más amplia en el pasado que actualmente.

Las proyecciones de modelos climáticos indican un incremento de la frecuencia de elevadas precipitaciones a lo largo del siglo XXI. Se ha propuesto un modelo de dinámica de poblaciones de *C. asper* para predecir las fluctuaciones anuales del tamaño de sus poblaciones. El modelo

predice una disminución de poblaciones en todos los escenarios de incremento de la frecuencia de precipitaciones extremas (Colomer et al., 2014)². Bajo escenario climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual entre un 97% y un 98% en 2041-2070 (Araújo et al., 2011)³.

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 16-03-2009; 2: Alfredo Salvador. 21-07-2014; 3: Alfredo Salvador. 2-10-2014

Ecología trófica

Se trata de una especie insectívora que caza al acecho durante el día y mediante búsqueda activa durante el crepúsculo y la noche. Despax (1923a, 1923b), Clergue-Gazeau (1969, 1971) y Montori (1988, 1991, 1992) indican que la dieta está basada principalmente en fauna acuática reófila y secundariamente en presas terrestres de deriva. Según Clergue-Gazeau (1969a) las formas cavernícolas presentan largos periodos de ayuno ya que se nutren exclusivamente de presas acuáticas provenientes del exterior, siendo los ostrácodos y los moluscos los mejor representados. Engelke y Parzefall (1995), indican que *Euproctus asper* se aproxima a las presas por localización visual. Sin embargo, en los medios cavernícolas, donde la detección visual es imposible, se muestra como un buscador activo (Uiblein et al., 1992).

Tabla 1. Dieta de *Calotriton asper*. L. Larvas, AD: Adultos. 1: Montori, 1991 (Cerdanya 1, Adultos). 2: Montori, 1988 (Cerdanya 2, Adultos). 3: Montori, 1992a (Cerdanya 1, Larvas). 4: Montori, 1988 (Cerdanya 2, Larvas), 5: Montori, 1988 (Cerdanya 1, Juveniles). 6: Montori, 1988 (Cerdanya 1, Subadultos). 7: Montori, Llorente y Campeny, en Montori y Herrero, 2004 (Salardú-población lacustre-, Adultos).

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|------------------|------|------|------|------|-------|------|-----|
| Plecoptera l. | 33,2 | 15 | 20,3 | 24,5 | 18,8 | 19,7 | 2,7 |
| Ephemeroptera l. | 20,4 | 52,2 | 20,3 | 17,7 | 11,61 | 10,2 | 11 |
| Trichoptera l. | 8,07 | 4,47 | 1,71 | 0,98 | 9,82 | 2,72 | 0,1 |
| Diptera l. | 20,3 | 21,6 | 46,2 | 41,2 | 30,36 | 44,9 | 59 |
| Diptera ad. | 1,43 | 0,08 | | | | 0,68 | |
| Homoptera | 2,27 | | | | | | |
| Heteroptera | 2,27 | 0,24 | | | 0,89 | 0,68 | 8,1 |
| Coleoptera l. | 3,28 | 3,28 | 3,32 | 1,47 | 2,68 | 2,72 | |
| Coleoptera ad. | 1,34 | 1,34 | 2,11 | 1,47 | 5,36 | 2,72 | |
| Lepidoptera l. | 0,34 | 0,34 | | | 0,89 | 2,72 | |
| Lepidoptera ad. | 1,26 | | | | | | |
| Himenoptera | 0,59 | 0,16 | | | | | |
| Diplopoda | 0,17 | 0,08 | 0,5 | | 6,25 | | |
| Ostracoda | | | 1,21 | 0,98 | | | |
| Copepoda | | | 1,21 | 0,98 | 3,57 | | |
| Araneida | 0,17 | 0,08 | --- | --- | 3,57 | | |
| Acari | 0,34 | 0,33 | 2,11 | 10,3 | 3,57 | 1,36 | |
| Megaloptera | | | | | | | 2,7 |
| Bivalvia | | | | | | | 1,8 |
| no identificado | 5,38 | 3,41 | 3,41 | 0,49 | | 7,48 | 6,4 |

En las poblaciones situadas en su hábitat óptimo, la dieta está fundamentalmente formada por presas de vida acuática (larvas de Plecópteros, Efemerópteros, Dípteros y Tricópteros), representando sólo un 8,26% las presas de origen terrestre (Tabla 1). Se trata sin embargo, de una especie muy plástica a nivel alimentario comportándose como un verdadero generalista que incluso llega a consumir pequeños vertebrados acuáticos (larvas y metamórficos de anfibios). Serra-Cobo et al. (2000), indica que existe una depredación diferencial sobre las larvas de *Rana temporaria* frente a las de *Rana pyrenaica*, que se traduce en una cierta segregación espacial entre ambas especies. Despax (1923) y Montori (1988) indican la

presencia habitual de mudas en los contenidos analizados. Montori (1991) observa que los adultos se alimentan principalmente de presas de pequeña talla situándose el 80,16% de las presas consumidas en el intervalo situado entre los 3 y 8 mm. Machos y hembras no difieren en la tipología de presas consumidas a pesar que las hembras consumen un mayor número de presas por estómago (12,64 de media frente a 8,66 en los machos), una mayor proporción de presas terrestres y consumen taxones menos reófilos (Montori, 1988, 1991).

Los individuos recién metamorfoseados se alimentan de presas acuáticas (fundamentalmente larvas de díptero), con un elevado porcentaje de presas terrestres que pueden llegar a representar hasta un 40% del total. Este hecho indica que durante esta fase aún mantienen una vida mixta entre el medio acuático y el terrestre. No hay información sobre la dieta de los subadultos en fase terrestre y únicamente hay datos acerca de la alimentación de los subadultos de vida acuática (Montori, 1988) los cuales presentan una dieta muy similar a la de los adultos.

Las larvas se alimentan de invertebrados que presentan gran agilidad (Sánchez-Hernández, 2014)¹. Durante el periodo larvario es cuando la dieta muestra mayores diferencias con la de los adultos, a pesar de vivir en el mismo medio. Las larvas de de dípteros y secundariamente de efemerópteros (Montori, 1992) conforman el grueso de la dieta. La diversidad de presas en las larvas es mucho menor pudiéndose considerar a esta clase como bastante especialista. No consumen presas de origen terrestre y la talla de la presa consumida está relacionada positivamente con la talla corporal. Este hecho permite a las larvas segregarse tróficamente de los adultos (Montori, 1992). Además, existen mecanismos ecológicos de segregación espacial y temporal que minimizan la probabilidad de canibalismo en poblaciones naturales (Montori, 1988). Las larvas utilizan la visión para localizar presas cuando hay luz; también localizan presas en la oscuridad pero son menos selectivas (Uiblein, 1992).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 2-10-2014

Biología de la reproducción

El particular cortejo de esta especie como una adaptación a su vida en los cursos de agua ha sido ampliamente descrito por varios autores (Despax, 1923a, 1923b; Thiesmeier y Hornberg, 1990). Estos últimos autores subdividen el cortejo en ocho fases. En la primera, denominada como de señalización, el macho se sitúa a la espera de que una hembra pase cerca levantándose sobre sus patas de forma que el cuerpo no toca el suelo y levanta la cola formando un ángulo de casi 90° con el cuerpo. Cuando una hembra se sitúa junto al macho, éste de forma muy rápida abate lateralmente la cola capturándola por la parte posterior del cuerpo. Según Thiesmeier y Hornberg (1990), ésta es la segunda fase. Si la sujeción no es correcta, la hembra intenta soltarse mediante rápidas contorsiones del cuerpo. Esta sujeción es por lo general muy poco selectiva y en este sentido Guillaume (1999), indica que no hay evidencia de señales y detección química entre sexos, produciéndose numerosos errores de sexo. Si la hembra corresponde al macho se inicia la siguiente fase en la que el macho desplaza la sujeción a la parte posterior del cuerpo situándose el macho casi en paralelo con la hembra.

La siguiente fase denominada de excitación se caracteriza porque el macho mediante las extremidades posteriores realiza un masaje rítmico y violento del mamelón cloacal de la hembra. A continuación el macho deposita uno o varios espermatozoides en la abertura del mamelón cloacal de la hembra. En este momento el macho presenta un mamelón muy turgente y hinchado, al tiempo que se producen contracciones espasmódicas de su cuerpo. Seguidamente, el macho intenta acercarse e incluso introducir el espermatozoides en la abertura cloacal de la hembra con la ayuda de sus patas posteriores continuando el masaje sobre la cloaca de la hembra. En muchos casos el espermatozoides cae al lecho pero si todo sigue su curso habitual al final éste queda fijado en los labios cloacales de la hembra. La siguiente fase se caracteriza por la fricción de la masa espermática por parte del macho sobre el orificio cloacal femenino. Este masaje disgrega el espermatozoides, y según Despax (1923a, 1923b), únicamente el bloque de espermatozoides penetra en el vestíbulo cloacal, cayendo al fondo la parte gelatinosa del espermatozoides. Finalmente, en la última fase, la hembra intenta deshacer el amplexus, finalizando éste de forma espontánea en muchos casos. Más información sobre la morfología del espermatozoides y de las glándulas cloacales de la hembra pueden encontrarse en

Guillaume (1999) y Guillaume et al. (1999). Los espermatozoides son gelatinosos, de un color blanquecino y tienen una forma irregular.

La duración del amplexus es grande habiéndose registrado amplexus de hasta 30 horas (Thiesmeier y Hornberg, 1990), aunque habitualmente suelen durar unas 4 horas. En todo el proceso, la hembra se comporta como sujeto pasivo, y en ningún caso participa activamente en el amplexus, como ocurre en los otros tritones. En el transcurso de un amplexus, cada macho emite unos tres o cuatro espermatozoides. Thiesmeier y Hornberg (1990) han detectado interferencia en el amplexus por parte de otros machos, localizándose con cierta frecuencia amplexus supernumerarios formados por varios machos y una hembra (17,8% de los amplexus -Montori, 1988-).

Los amplexus se producen a lo largo de todo el año (Despax, 1923a, 1923b; Clergue-Gazeau, 1971, 1972; Montori, 1988 y Thiesmeier y Hornberg, 1990). Sin embargo, Montori (1988) indica que el número de amplexus es mayor durante el período de puesta (marzo-julio). Thiesmeier y Hornberg (1990) detectan un segundo aumento de los amplexus en otoño en condiciones de cautividad. Los amplexus se localizan siempre bajo el agua, en zonas profundas o de poca corriente, y frecuentemente al descubierto.

Guillaume (1999) comprueba que no hay reconocimiento químico entre machos y hembras del tritón pirenaico mientras que Postchadel et al. (2007) indican que las hembras detectan las señales químicas de los machos y que contrariamente a lo que ocurre en otras especies, éstas seleccionan los machos de pequeño tamaño para realizar los amplexus. Según estos autores, la causa de esta selección diferencial podría encontrarse en la duración de los amplexus y en la mayor facilidad de desasirse del mismo cuando los machos son de pequeña talla.

Sin embargo, experimentos realizados sobre elección de machos por las hembras en los que se utilizaron poblaciones subterráneas y epigeas bajo condiciones de luz y de oscuridad, mostraron que las hembras de ambas poblaciones prefieren machos grandes. Esta preferencia solamente se expresó bajo condiciones de iluminación del hábitat originario, lo que indica que los criterios de elección se mantienen genéticamente en poblaciones divergentes y que viven en hábitats distintos. Probablemente este comportamiento tiene una vía sensorial diferente en hábitats distintos, lo que ha permitido a las poblaciones subterráneas comunicarse mediante canales no visuales (Dreiss et al., 2009)¹.

Los machos del tritón pirenaico presentan un testículo plurilobulado en estado adulto. Todos los lóbulos del testículo se encuentran unidos entre sí por un pedúnculo formado principalmente por espermatogonias primordiales (Clergue-Gazeau, 1971). Cada lóbulo funciona en realidad como un testículo independiente, de ahí que algunos autores (Clergue-Gazeau, 1971; Rouy, 1971, 1972) utilicen la terminología de "testículo múltiple" para referirse al conjunto de los distintos lóbulos. Esta especial morfología testicular ya fue descrita por Du Fay (1729) para otros urodelos, y parece ser una situación generalizada para la mayoría de urodelos de la región paleártica (Champy, 1913; Humphrey, 1922; Mauro, 1931; Joly, 1966, 1971; Rouy-Gabriel, 1969; Clergue-Gazeau, 1971; Rouy, 1972).

Al alcanzar la madurez sexual, *Calotriton asper* presenta un testículo único por lado, que va aumentando de tamaño con el crecimiento y diversificándose en varios lóbulos. Montori (1988) encuentra una correlación significativa entre la talla corporal y el peso testicular y el número de lóbulos. En los ejemplares de mayor talla se alcanzan máximos de cuatro y excepcionalmente cinco lóbulos testiculares por lado (Clergue-Gazeau, 1971, 1972; Rouy, 1972; Montori, 1988), siendo el número de dos a tres el más frecuente.

Todos los lóbulos testiculares maduran al mismo tiempo. El ciclo testicular para una población típica de la vertiente sur situada a 1.400 m de altitud está descrito en Montori (1988, 1994). A grandes rasgos coincide con el descrito por Clergue-Gazeau (1971, 1972, 1975, 1981) y Rouy (1972). En líneas generales este ciclo se caracteriza por una primera liberación de espermatozoides (abril-mayo) formados el año anterior, y una segunda otoñal para eliminar los espermatozoides restantes. La espermatogénesis se produce de primavera a verano (Montori, 1988, 1994), siendo el ciclo gonadal estático en invierno (Clergue-Gazeau, 1982a, 1982b). Sin embargo, durante el invierno parece existir una proliferación de los poliplastos de espermatogonias I y II hasta alcanzar las proporciones características del inicio del ciclo en el mes de marzo (Montori, 1988, 1994). Este ciclo puede variar de una localidad a otra en función de la temperatura del agua.

Según Clergue-Gazeau (1981), después de la gran etapa espermatogénica de verano (junio-septiembre), algunos poliplastos de espermatogonias continúan su división y dan lugar a espermatoцитos, éstos entran en meiosis tardíamente, degenerándose y transformándose en las trabéculas conjuntivas que conocemos con el nombre de plano límite o zona de contacto. El peso del testículo evoluciona en consonancia con la maduración, obteniéndose los máximos pesos testiculares en verano, reduciéndose hacia el invierno consecuencia de la segunda evacuación de espermatozoides (Montori, 1988).

El aparato genital femenino del tritón pirenaico presenta una configuración similar a la de cualquier especie del género *Triturus*. Según Clergue-Gazeau (1971, 1972) las células germinales se transforman en ovogonias y posteriormente en oocitos, antes ya de la metamorfosis. Después de ésta, los oocitos empiezan a crecer llamándose entonces auxocitos. La primera vitelogénesis se produce cuando los pequeños tritones alcanzan la madurez sexual al tiempo que el canal de Müller se vuelve más sinuoso (Clergue-Gazeau, 1971, 1972). A partir de este momento el ciclo sexual comprende tres fases: una primera fase de ovulación y puesta que se desarrolla por término medio entre mayo y agosto. Una segunda fase de actividad gonadal en la que los ovocitos crecen y maduran (julio-octubre) y una tercera fase de inactividad, que tiene lugar durante la hibernación.

Según Montori (1988) el ovario de una hembra madura está formado por tres clases de ovocitos. El primer tipo lo constituyen los oocitos y auxocitos que no han iniciado aún la vitelogénesis. Poseen una talla entre 0,1- 0,5 mm aproximadamente, y constituyen la fracción ovocitaria de reserva y de la que anualmente madurarán un pequeño número de ovocitos que podrán pasar a formar parte de la puesta. El segundo tipo (talla entre 0,6 y 1,7 mm), está formado por oocitos en vitelogénesis activa y en líneas generales formarán la puesta. El tercer tipo (talla > 1,7 mm) incluye a todos los ovocitos que ya han finalizado o están finalizando la vitelogénesis y que están listos para ser fecundados. Estas tres fracciones no mantienen la misma representación a lo largo de todo el año, sino que el número de ovocitos en vitelogénesis y de huevos varía a lo largo del ciclo biológico (Montori, 1988). En la vertiente sur (Montori, 1988, 1992b), a 1.400 m, la puesta se produce de abril a junio o julio, concentrándose ésta principalmente en el mes de mayo.

El tamaño de la puesta es pequeño y varía de 15-25 huevos (Clergue-Gazeau, 1971, 1972) a 25-30 (Clergue-Gazeau, 1976). Thiesmeier y Hornberg (1990) indican valores algo mayores (34 huevos), más acordes con los obtenidos por Montori (1988, 1992) quien para una población de la vertiente sur estima un tamaño de la puesta de 39,87 huevos (rango = 26 - 67; n = 29). Se ha observado una correlación positiva significativa entre el tamaño de la hembra y el número de huevos. Las poblaciones de la vertiente sur poseen tamaños de la puesta mayores y se inicia la puesta con un mes de antelación a similar altitud. Según Clergue-Gazeau (1976) y Thiesmeier y Hornberg (1986) el período de puesta es de mayo a agosto (grueso en mayo y junio según Thiesmeier y Hornberg (1990)), presentándose aquí un desfase importante, aunque el período de ovoposición puede estar muy modificado según las condiciones ecológicas y climáticas en las que se desarrolle la población analizada (Despax, 1924). El tamaño de la puesta depende también del tamaño de la hembra, siendo los ejemplares de mayor talla aquellos que presentan un número mayor de huevos (Montori, 1988, 1992).

Las poblaciones completamente hipogeas presentan un ciclo reproductor modificado en relación a las epigeas. En los machos, la gametogénesis se produce en verano, produciéndose la evacuación de espermatozoides a lo largo de todo el año y siendo más intensa en invierno (Clergue-Gazeau, 1971, 1972, 1975, 1974, 1982). La degeneración de espermatoцитos se continúa todo el año ralentizándose en invierno, a diferencia de las poblaciones epigeas que detienen la degeneración en otoño. Clergue-Gazeau (1971, 1972, 1975, 1976, 1982, 1987) indica que en el ciclo gonadal de las hembras hipogeas el crecimiento de los ovocitos se produce en el mismo período que en las poblaciones epigeas, sin embargo, la vitelogénesis es mucho más lenta y se continúa durante parte del invierno al no existir hibernación en estas poblaciones. Por otra parte, la ovulación se inicia más tempranamente (de febrero a abril).

Calotriton asper deposita los huevos de forma aislada, entre las piedras o bien en su parte inferior (Despax, 1923a, 1923b; Clergue-Gazeau, 1971, 1972). Son depositados en las zonas más remansadas del torrente, a escasa profundidad y con una temperatura del agua de alrededor de 12°C. Según Despax (1923a, 1923b) y Gasser (1965) el huevo es mayor que el

de los restantes urodelos europeos. Miden entre 3 mm (Gasser, 1965) y 4,5- 5,0 mm (Bedriaga, 1895; Despax, 1923a, 1923b), o 4- 5 mm según Thiesmeier y Hornberg (1986). Son esféricos, aunque algunas veces presentan un aplanamiento del polo animal. Coloración blanco amarillento, diferenciándose escasamente la pigmentación del polo animal. Presenta una cubierta gelatinosa transparente, rodeada por una fina lámina, adhesiva y muy resistente y algo menos transparente.

El desarrollo embrionario, desde la puesta hasta el final de la eclosión (Clergue-Gazeau, 1971, 1972) o hasta el fin de la fase lecitotrófica (Gasser, 1965), tiene una duración variable que depende de la temperatura. Según Gasser (1965), a 12°C, la segmentación dura cuatro o cinco días, la gastrulación se produce del sexto al noveno día y la neurulación del noveno al decimoquinto día. La eclosión se produce entre el día 39 y 45, finalizando el desarrollo con el inicio de la alimentación externa hacia los 95 a 100 días. Clergue-Gazeau (1971, 1972) observa que hasta la eclosión el desarrollo embrionario tiene una duración de 24 días a 18°C, 30 días a 15°C, 42-44 días a 12°C y 67-80 días a 9°C. Thiesmeier y Hornberg (1990) obtienen desarrollos de 19 días a 19°C. Es un desarrollo lento, caracterizado por la ausencia de balancines (órganos de fijación larvarios), por un crecimiento precoz de los miembros posteriores y por un inicio de la alimentación activa muy tardío. Esto implica que el desarrollo embrionario puede producirse entre los 4- 5°C y los 25°C. Gasser (1965) indica que la eclosión se produce con una talla de unos 11 mm a 12°C, mientras que Thiesmeier y Hornberg (1986) da tallas de 13,2 mm a 19°C. Las fases de desarrollo embrionario a 12°C están descritas por Gasser (1965) y sucintamente se describen a continuación.

Estadio A: (estadio 21-22; día 15-16; 3,3 mm). Vesícula óptica visible. Esbozos de placas branquiales y salida del pronefros.

Estadio B: (estadio 25-26; día 19; 4,4 mm). Alargamiento de la yema caudal. Aún marcada convexidad del cuerpo. Neta metamerización de los somitos. Vesícula óptica visible.

Estadio C: (estadio 26-27; día 20; 5,7 mm). Placas branquiales con tres abultamientos. Desaparición de la convexidad corporal. Cresta ventral en Y (laguna sanguínea). Respuesta muscular ante una excitación mecánica

Estadio D: (estadio 28; día 21; 6,8 mm). Aparición de los esbozos del miembro anterior. Se observa inicio de actividad cardíaca.

Estadio E: (estadio 30; día 25; 8,8 mm). Desaparición total de la curvatura del embrión. Tres pares de ramas branquiales. Salida arqueada del miembro anterior. Formación de la aleta dorsal en la cola. Movimiento muscular espontáneo. Aparición de algunos melanóforos en el tronco. Alargamiento de los vasos vitelinos a partir del vaso ventral.

Estadio F: (estadio 32; día 30; 10 mm). Esbozo del miembro anterior cónico. Circulación sanguínea en las tres ramas branquiales y en los vasos vitelinos. Melanóforos más abundantes, observándose también en la cola. Córnea translúcida.

Estadio G: (estadio 33-34; día 38-39; 10,6 mm). Primera ramificación branquial. La sangre circula por bombeo cardíaco. Extensión de la circulación a la cola. Miembro anterior cilíndrico. Cierta pigmentación del iris. El embrión nada si es molestado. Entre los días 39 y 45 se produce la eclosión.

Estadio H: (día 45; 11,8 mm). Miembro anterior en forma de paleta con pequeñas digitaciones. Cuerpos de las branquias ligeramente aplanados. Aumento de los melanóforos caudales. Esbozo del miembro posterior. Reabsorción del vitelo muy lenta, diferenciándose sólo un esbozo hepático.

Estadio I: (día 66-67; 17,8 mm). Boca perceptible. Tres dedos y esbozo del cuarto en los miembros anteriores. Esbozos de dos dedos en el miembro posterior. Ojos bien diferenciados. Tubo digestivo diferenciándose, pero aún con abundante vitelo. Múltiples ramificaciones branquiales.

Estadio J: (día 95-100; 20 mm). Inicio de la alimentación externa. Reabsorción completa del vitelo. Aumento del número de ramificaciones branquiales. Cuatro dedos en el miembro anterior provistos de terminaciones córneas. Cuatro dedos en la extremidad posterior. Morro alargado y obtuso.

En comparación con los otros tritones antes mencionados (Gallien y Durocher, 1957), destaca el gran tamaño del embrión y de la masa vitelina. Esto último implica un gran retraso en el desarrollo de las estructuras ventrales, en relación a las dorsales, y por tanto un retraso en el inicio de la alimentación activa (Gasser, 1965).

El desarrollo larvario se prolonga por más de un año, pudiendo llegar a producirse la metamorfosis después de dos períodos de hibernación en las poblaciones de mayor altitud (Clergue-Gazeau y Beetschen, 1966; Clergue-Gazeau, 1971, 1972). La duración del período larvario depende de la temperatura (Clergue-Gazeau, 1971), alcanzándose tallas mayores de metamorfosis cuanto más largo sea este desarrollo. Clergue-Gazeau y Beetschen (1966) y Clergue-Gazeau (1971, 1972) indican que en la vertiente norte, a 1.000 m el desarrollo larvario desde la puesta hasta la metamorfosis dura de 14 a 15 meses, mientras que a 2.300 m dura de 24 a 26 meses. Experimentalmente Clergue-Gazeau (1971), demuestra que el desarrollo larvario se va acortando a medida que las temperaturas aumentan, de tal forma que a 12°C se realiza en 14-15 meses, en 12 meses a 15°C y en 11 meses a 18°C. Sin embargo, al aumentar la temperatura también se produce un aumento de mortalidad y una mayor dispersión en la talla y en el período de metamorfosis. Thiesmeier y Hornberg (1986) en cautividad obtienen desarrollos larvarios extremadamente cortos en comparación con otros autores: a 18,9°C 110 días y a 14,8°C, 245 días.

En una población de la vertiente sur (1.400 m), se observan tres fases en el crecimiento larvario (Montori, 1988). Una fase preinvernante, de agosto a noviembre, desde el inicio de la alimentación activa (estadio J de Gasser, 1965) a la hibernación, con una duración aproximada de 110 días, otra fase de hibernación de diciembre a febrero, en la que el crecimiento se detiene y con una duración aproximada de 90 días y otra fase postinvernante que finaliza con la metamorfosis y que posee una duración media de 210 días. En total, desde la puesta a la metamorfosis transcurren un total de 500 días aproximadamente (16,6 meses). Clergue-Gazeau (1971) en condiciones artificiales describe también dos períodos de crecimiento rápido separados por una fase de ralentización del mismo. Montori (1988) para los períodos pre y postinvernantes estima una tasa de crecimiento de 0,127 y 0,095 mm/día respectivamente. Clergue-Gazeau (1971) experimentalmente obtiene estimas de 0,08 mm/día y de 0,16 a 0,06 mm/día para los dos períodos considerados. El crecimiento larvario finaliza con la metamorfosis que tiene una duración aproximada de un mes (Clergue-Gazeau, 1969).

La metamorfosis se puede iniciar a partir de los 45 mm de longitud total (Clergue-Gazeau, 1969b; Montori, 1988). Clergue-Gazeau y Beetschen (1966) y Clergue-Gazeau (1971) indican tallas de metamorfosis entre 48 y 50 mm a 1.000 m y de 60 mm, excepcionalmente 64- 65 mm para 2.328 m en la vertiente norte. Thiesmeier y Hornberg (1986) en cautividad, obtienen tallas de metamorfosis entre 55 y 66 mm. Según Clergue-Gazeau (1969b, 1971), la duración de la metamorfosis es inversamente proporcional a la temperatura, siendo de un mes a 12°C. El inicio de la metamorfosis, está determinado por un oscurecimiento de la piel, por la aparición de una tenue línea amarilla sobre el dorso y por la formación de glándulas cutáneas. Sin solución de continuidad se produce la metamorfosis propiamente dicha que se caracteriza por la reducción de la aleta natatoria, transformación de la cabeza y desaparición de las branquias. Al finalizar ésta, se produce la primera muda. En comparación con otros urodelos, *Calotriton asper* tiene una metamorfosis muy larga (Clergue-Gazeau, 1971, 1972), y durante este período el crecimiento continúa al igual que la alimentación. Clergue-Gazeau (1969) indica que la oscuridad influye diferencialmente sobre las dos fases de la metamorfosis. El inicio de la metamorfosis se adelanta ya que las secreciones de la prehipófisis, que controla la primera fase, se ven favorecidas por la oscuridad. A la primera fase sucede un período de espera debido a la escasa secreción tiroidea ya que el diencéfalo, que controla la secreción hipofisaria, está estimulado por la luz. Este período de espera puede alargarse cuatro o cinco meses, hasta que poco a poco los niveles hormonales llegan a un mínimo, momento en que se inicia la última fase de la metamorfosis que finaliza en quince días. Como consecuencia la metamorfosis finaliza en las poblaciones hipogeas con tallas mayores a las normales (60- 65 mm) (Clergue-Gazeau, 1969, 1971). En algunas poblaciones hipogeas este crecimiento se prolonga hasta poco antes de la madurez sexual dando lugar a larvas gigantes y en algunos casos a individuos inmaduros con persistencia de branquias (neotenia parcial). Clergue-Gazeau (1971) asocia este fenómeno a la falta de alimento en los medios hipogeos.

Estructura y dinámica de poblaciones

Montori (1988) indica que las poblaciones pueden sufrir importantes disminuciones en el número de efectivos como consecuencia de las avenidas de agua asociadas a fuertes lluvias. Este autor observa que las poblaciones se recuperan en 3-4 años ya que los subadultos que llevan una vida terrestre actúan como un reservorio poblacional.

Clergue-Gazeau (1965, 1971, 1972) para las poblaciones cavernícolas obtiene sex-ratio muy variables entre localidades, (Saurat: machos:hembras = 3:1; Labouiche machos:hembras = 1:1,4). Para poblaciones epigeas Campeny et al. (1984, 1986) obtienen una sex-ratio machos:hembras = 1:1 para una población de la Vall d'Aran. Montori (1988) para la Cerdanya observa que en los meses centrales del año la sex-ratio está equilibrada, con una ligera sobrerrepresentación de las hembras (machos: hembras = 1:1,1), mientras que en los primeros y últimos meses del período activo la sex-ratio es favorable a los machos, ya que éstos inician más tarde la hibernación y retornan al agua mucho más pronto. Este mismo autor indica que la sex-ratio también está sujeta a variaciones espaciales.

Desde una perspectiva temporal, Montori (1988) indica que no se producen migraciones longitudinales en el torrente, pudiéndose considerar que el tritón pirenaico es más bien sedentario, aunque pueda presentar pequeños desplazamientos estacionales a lo largo del torrente inferiores a 50 m. Guillaume y Cavagnara (1998) observan que el tritón pirenaico no muestra ningún tipo de territorialidad o fidelización con determinadas zonas del hábitat, deambulando por el torrente. En el mismo sentido estos autores indican que toleran a sus conespecíficos, localizándose frecuentemente varios ejemplares bajo el mismo refugio. Según estos autores esto se traduce en un constante turn-over de la población, datos que no coinciden con las observaciones de Montori et al. (2008) quienes coinciden en la no existencia de territorialidad pero no observan ese turn-over y sí un sedentarismo.

Montori (1988, 1990), mediante técnicas esqueletocronológicas indica que las hembras son claramente más longevas que los machos, habiéndose obtenido estimas máximas de 26 y 20 años respectivamente. En otra población estudiada por Montori (datos inéditos) se obtienen estimas aún mayores (29 años para las hembras y 25 para los machos). Datos más recientes de las poblaciones francesas (Miaud y Guillaume, 2005) son coincidentes con los datos obtenidos para el prepirineo español. Según estos autores, en las poblaciones epigeas estiman edades de hasta 28 años mientras que para las hipogeas, tan sólo de 16 años). Despax (1923a, 1923b), aun considerando que la especie es longeva, supone que sobrepasa únicamente los ocho años, mientras que Clergue-Gazeau (1971), se ajusta más a nuestras estimas al considerar que pueden vivir hasta 20 años a partir de sus observaciones de ejemplares en cautividad. Thiesmeier y Hornberg (1990) dan valores de 20 años en cautividad.

En el Ibón de Acherito, situado a 1886 m de altitud, los machos tienen una longevidad de 12 años y las hembras 7 años. En poblaciones próximas situadas a 1350-1485 m de altitud, los machos tienen una longevidad de 7 años y las hembras 8 años (Oromi et al., 2014)².

Entre el tercer y el sexto año a partir de la eclosión se alcanza la madurez sexual (Despax, 1923a, 1923b; Clergue-Gazeau, 1971, 1972). A 1.000 m la madurez sexual se alcanza a los cuatro años como máximo (Despax, 1923), mientras que a 2.400 m ésta se alcanza a los seis años (Clergue-Gazeau, 1971, 1972). En la vertiente sur se ha estimado una edad de entre tres y cuatro años ($X=3,6$), alcanzándose la madurez sexual primero en los machos (Montori, 1988, 1990). Thiesmeier y Hornberg (1990) estiman en la misma línea que la madurez sexual en cautividad se produce en los machos a los 3,5-4 años y a los 5 en las hembras.

Montori (1988) estima el crecimiento postmetamórfico del Tritón pirenaico y obtiene para los machos tasas de crecimiento del 22,5% justo después de la metamorfosis, hasta el 0,2% en los ejemplares de mayor edad. Para las hembras, la tasa de crecimiento estimada varía entre el 17,5 y el 0,2%, respectivamente. Al llegar a la madurez sexual, las tasas de crecimiento relativas estimadas son del 10,9 y 10% para machos y hembras respectivamente, decreciendo de forma importante entre el noveno y undécimo año de vida.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 21-07-2014; 2. Alfredo Salvador. 2-10-2014

Interacciones entre especies

Montori (1988) indica que aunque la distribución espacial de *Calotriton asper* es coincidente con la de *Salamandra salamandra*, rara vez se observan las larvas de dichas especies en simpatria a pequeña escala. Según este autor hay una exclusión entre ambas especies fruto de una presión de depredación por parte del tritón pirenaico y de una competencia por los recursos tróficos. Datos similares obtienen Arrayago et al. (2005) en Guipúzcoa al observar que la abundancia de larvas de *Salamandra salamandra* en las regatas estudiadas se relaciona inversamente con la abundancia de *Calotriton asper*. Guillaume (2006) aporta nuevos datos indicando que las larvas de *Salamandra salamandra* son capaces de detectar química y visualmente a los adultos de tritón pirenaico incluso en zonas con corriente, evitando su presencia. De esta forma las larvas de *S. salamandra* evitarían el riesgo de depredación y competencia asimétrica en zonas de coocurrencia (Guillaume, 2006). Se ha comprobado la depredación de los adultos de *Calotriton asper* sobre individuos larvarios y metamórficos de *Alytes obstetricans*.

Estrategias antidepredatorias

Observaciones personales indican que ocasionalmente cuando son descubiertos por algún depredador pueden presentar “unkle réflex” mostrando su vientre aposemático a su agresor. Sin embargo, no es un comportamiento habitual y en muchos casos, cuando son capturados su única defensa es retorcerse para intentar liberarse y morder. La coloración aposemática de la región ventral debe entenderse en este sentido. No obstante, nunca en el campo se ha observado a esta especie en posturas de advertimiento y únicamente después de una larga manipulación se ha observado esta pauta de conducta al ser devuelto al agua. Durante el corto período de tiempo en que pudo observarse este reflejo, el tritón arqueó el cuerpo y la cabeza hacia atrás levantando las extremidades y se supinó mostrando claramente su coloración ventral mientras permanecía inmóvil. Este comportamiento duró aproximadamente un minuto reincorporándose después el tritón y huyendo a nado. No existen datos acerca de la toxicidad y efectividad de la secreción glandular de esta especie.

Mecanismos de defensa pasivos como son la cripsis tampoco han sido descritos en la bibliografía, sin embargo la línea dorsal amarilla que presentan es sin duda un diseño críptico dentro de su medio, en contra de lo que opina Brodie (1977), quien lo define como una coloración aposemática dorsal. Se ha comprobado una gran semejanza entre este diseño y las hojas secas de *Salix* sp., siendo habitual la confusión en el campo con estas hojas y con otros restos o raíces de vegetales (Montori, datos no publicados).

Depredadores

En la mayor parte de la bibliografía general sobre la especie (Despax, 1923a, 1923b; Clergue-Gazeau, 1971, 1972; García-París, 1985; Salvador, 1985; Barbadillo, 1987; Salvador y García-París, 2001; Montori y Herrero, 2004) se indica que la trucha de río *Salmo trutta* es el principal depredador del tritón pirenaico, aunque de forma general cualquier especie íctica de mediano tamaño puede convertirse en su potencial depredador. Clergue-Gazeau (1971) indica la coexistencia de ambas especies en varios torrentes del País Vasco y en lagos del Pirineo. Montori (1988, 1997), comprueba la distribución casi alopátrica de las dos especies en la vertiente sur del Pirineo Catalán, aunque en algunas poblaciones ambas especies pueden coexistir en simpatria. En éstas no obstante, existe una cierta segregación espacial y trófica. En una de estas poblaciones (Montori, 1988, 1997; Montori et al., 2006) ha comprobado la presencia de *Euproctus asper* en los estómagos de *Salmo trutta fario*, además cuando coexisten ambas especies la trucha común ocupa el nicho trófico del tritón pirenaico. Se tiene constancia de la desaparición de algunas poblaciones lacustres debido a la introducción de la trucha de lago (*Salvelinus fontinalis*.) en algunos lagos e ibones del Pirineo. No se han descrito otros predadores.

Parásitos

No hay datos publicados aunque en los análisis llevados a cabo sobre varias poblaciones del Pirineo indican una baja prevalencia de parásitos. Los análisis realizados en el Pirineo Aragonés (Cerler y Oza) encontraron una prevalencia del 0,8% de larvas de nemátodos del orden Spirurida enquistadas en la pared gástrica y un 0,8% de prevalencia de metacercarias de *Leptophallus nigrovenosus* en el músculo y piel (M. J. Hornero, J. Lluch y P. Navarro, datos no publicados). En el Pirineo catalán (Vall de Pi e Ingla en Lleida) las prevalencias encontradas son algo mayores: 17,9% de larvas de nemátodos del orden Spirurida y un 3,1% de metacercarias de *L. nigrovenosus* (P. Navarro, J. Lluch y A. Montori, datos no publicados). Poca información se puede extraer de estos datos y únicamente hacer notar que el adulto de *L. nigrovenosus* es típico de colúbridos, por lo que cabría suponer que *Natrix natrix* y *N. maura* podrían ser depredadores de *Calotriton asper* en la zona.

Actividad

Esta especie presenta en líneas generales un periodo de actividad vernal con una diapausa invernal. La extensión de estos dos periodos dependerá de la altitud y en definitiva de la temperatura del agua. *Calotriton asper* abandona el medio acuático y se inactiva cuando la temperatura del agua baja de los 5 ó 6°C (Clergue-Gazeau, 1971, 1972; Montori, 1988) y retornan al medio acuático cuando recupera este valor térmico. En las poblaciones limítrofes donde la temperatura del agua supera en verano los 16°C, se puede producir una inversión del ciclo, caracterizada por un período de inactivación estival y un período de actividad que se mantiene durante todo el invierno, o parte de él.

En la zona central de distribución de la especie podemos decir que la invernada se inicia en la mayor parte de localidades hacia el mes de octubre y finaliza en febrero o marzo. Sin embargo, estas fechas pueden sufrir grandes variaciones de una localidad a otra dependiendo de la temperatura del agua y ambiental. Aunque existen pocos datos al respecto, todo parece indicar que la invernada se produce en tierra en los márgenes del torrente, escondiéndose los adultos a gran profundidad, al abrigo de grandes piedras o entre las raíces de los árboles. Montori (1988), observa que los machos inician más tarde la invernada, y regresan al agua antes que las hembras. Según este mismo autor, algunos ejemplares pueden permanecer en el fondo de grandes pozas del torrente al abrigo de las bajas temperaturas exteriores que llegan a congelar su superficie.

Es una especie crepuscular y nocturna que permanece prácticamente inactiva durante todo el día. Hervant et al. (2000) demuestran experimentalmente que el tritón pirenaico posee un ritmo endógeno de actividad diario. Según estos autores se producen largos periodos de inactividad con picos de actividad con la finalidad de explorar el territorio y alimentarse. La máxima actividad se concentra entre las 20:00 y las 3:00 horas (Hervant et al., 2000). Sin embargo, durante el verano parece existir un pequeño pico de actividad durante las horas centrales del día y durante el periodo de puesta se ven frecuentemente durante el día a las hembras merodear por las zonas más remansadas (Montori, 1988). Sin embargo, los amplexus se producen tanto de día como de noche, pudiéndose visualizar los adultos en apareamiento a cualquier hora del día.

Dominio vital y movimientos

Montori et al. (2008), indican que no se producen desplazamientos longitudinales en los torrentes superiores a 50 m y que la población mantiene una distribución constante a lo largo del torrente durante todo el ciclo biológico. Guillaume y Cavagnara (1998) consideran a esta especie no presenta territorialidad y tolera a otros ejemplares de la misma especie indicando además que *Calotriton asper* recorre frecuentemente el biotopo próximo. Estos datos no son incongruentes con los presentados por Montori (1988) y Montori et al. (2008) quienes observan una dispersión pequeña a lo largo del torrente pero que mantiene a los tritones en la misma zona prácticamente a lo largo de todo el año.

Clergue-Gazeau y Martínez-Rica (1978) observan la presencia de numerosos ejemplares activos durante el día después del desbordamiento del río tras una tempestad. Estos

ejemplares se localizaban en los márgenes desbordados donde la corriente sin duda era menos intensa. Esta conducta también ha sido observada por Montori (datos inéditos) durante las crecidas, y sería un comportamiento que evitaría que fueran arrastrados por la corriente durante las avenidas. Durante las mayores avenidas pueden observarse algunos ejemplares de tritón pirenaico abandonando el agua subiendo por los márgenes del torrente.

Estudios realizados en cautividad sobre la capacidad de orientación (Horta y Fontanet, 1988), indican que *Calotriton asper* se orienta más rápidamente que los otros tritones europeos. Durante los recorridos los tritones realizan paradas para obtener información principalmente visual y olfatoria del entorno, siendo éstas más abundantes en agua corriente y por la noche. Estos dos autores sugieren que la dirección preferente hacia la que se orientan podría estar relacionada con la orientación del torrente en el que fueron capturados.

Comportamiento

A pesar de tratarse de una especie próxima a *Triturus*, su adaptación a la vida torrentícola hace que su comportamiento en el medio acuático sea totalmente distinto al de las especies del género *Triturus*. Mientras la mayor parte de especies de tritones europeos pueden ocupar la columna de agua, *Calotriton asper* al vivir en medios con corriente ha tenido que adaptarse a la vida bentónica. Esta adaptación a la vida torrentícola llevó sin duda a la selección de toda una serie de características morfológicas necesarias para sobrevivir en estos medios con elevada corriente (ver apartados de identificación y hábitat). Por otra parte el tritón pirenaico presenta otra serie de modificaciones etológicas ligadas a la reproducción, que son características exclusivas de *Calotriton asper*, que pueden asociarse a los medios acuáticos con corriente y que son convergentes con las presentadas por las especies del género *Euproctus*. Si por una parte los tritones típicos presentan un cortejo que sólo es viable en aguas quietas (Halliday, 1977; Sparreboom y Arntzen, 1987), *Calotriton asper* presenta un comportamiento sexual apropiado para aguas rápidas (Despax, 1923a, 1923b; Thiesmeier y Hornberg, 1990). Así se entendería la existencia de un “amplexus” que evitaría que el espermátforo fuera arrastrado por el agua, la puesta entre rocas en las zonas con menor corriente y la modificación de la cloaca de la hembra que le permitiría depositar los huevos en zonas mucho más protegidas de la corriente. Los detalles del comportamiento reproductor pueden verse más ampliados en el apartado de reproducción.

Por otra parte, el medio torrentícola es mucho más imprevisible que el lacustre o léntico por lo que *Calotriton asper* ha tenido que presentar adaptaciones etológicas únicas para solventar el riesgo de deriva que suponen las súbitas crecidas que estos medios presentan (Montori et al., 2008). Así, se ha constatado que durante las crecidas y avenidas los tritones se dirigen primero hacia las orillas, donde la corriente es menor, salen del agua si la avenida es importante y se refugian en los márgenes del curso fuera de él hasta que la corriente disminuye (Montori, datos inéditos). Apoyando esta hipótesis se encuentran las observaciones obtenidas por Clergue-Gazeau y Martínez-Rica (1978). Estos autores observan la presencia de numerosos ejemplares activos durante el día después del desbordamiento del río tras una tempestad. Estos ejemplares se localizaban en los márgenes desbordados donde la corriente sin duda era menos intensa. Parece ser que la salida de los refugios.

Durante el período reproductor las hembras suelen visitar con mayor asiduidad las zonas más remansadas para realizar la puesta, mientras que durante los períodos más cálidos los machos suelen localizarse preferentemente en los saltos de agua. Los amplexus acostumbran a localizarse en las zonas más profundas muchas veces al descubierto sin protección aparente. Durante el periodo invernal algunos ejemplares pueden permanecer activos en el fondo de las grandes pozas bajo una gruesa capa de hielo.

Utilizan tanto la vista como el olfato para detectar conoespecíficos (Poschadel et al., 2005). Machos y hembras muestran experimentalmente preferencia por sustratos con señales químicas de conoespecíficos (Parzefall et al., 2000).

Guillaume (1999) señala que no hay reconocimiento químico entre machos y hembras del tritón pirenaico, aunque Postchadel et al. (2007) indican que las hembras detectan las señales químicas de los machos y que contrariamente a lo que ocurre en otras especies, éstas seleccionan los machos de pequeño tamaño para realizar los amplexus.

Estudios sobre la capacidad de aprendizaje (Fontanet y Horta, 1989) indican que *Calotriton asper* posee una cierta capacidad de aprendizaje, y que ésta es algo mayor en las hembras, en pruebas de laberinto T.

Bibliografía

- 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.
- Arrayago, M. J., Olano, I., Ruiz de Azua, N. (2005). *Censo y caracterización de las poblaciones de tritón pirenaico y sapo de espuelas en la CAPV*. Memoria inédita Ekos estudios ambientales S.L.-Gobierno Vasco. 70 pp.
- Barbadillo, J. L. (1987). *La guía Incafo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, islas Baleares y Canarias*. Incafo, Madrid.
- Bedriaga, J. von (1895). On the pyrenean newt: *Molge aspera* Dugès. *Proceedings Zoological Society of London*, 1895: 150-161.
- Bergerandi, A., Arzoz, M. J. (1991). *Euproctus asper* en Guipúzcoa. *Munibe* (Ciencias Naturales-Natur Zientziak), 43: 123.
- Bosch, J., Tejedo, M., Lecis, R., Miaud, C., Lizana, M., Edgar, P., Martínez-Solano, I., Salvador, A., García-París, M., Recuero Gil, E., Márquez, R., Geniez, P. (2006). *Euproctus asper*. In: IUCN 2007. *2007 IUCN Red List of Threatened Species*.
- Bosch, J., Tejedo, M., Lecis, R., Miaud, C., Lizana, M., Edgar, P., Martínez-Solano, I., Salvador, A., García-París, M., Recuero-Gil, E., Márquez, R., Geniez, P. (2008a). *Calotriton asper*. En: IUCN 2008. *2008 IUCN Red List of Threatened Species*. <www.iucnredlist.org>.
- Bosch, J., Tejedo, M., Lecis, R., Miaud, C., Lizana, M., Edgar, P., Martínez-Solano, I., Salvador, A., García-París, M., Recuero-Gil, E., Márquez, R., Geniez, P. (2008b). *Euproctus asper* (Dugès, 1852). Pyrenean Brook Salamander. Pp. 641-642. En: Stuart, S. N., Hoffmann, M., Chanson, J. S., Cox, N. A., Berridge, R. J., Ramani, P., Young, B. E. (Eds.). *Threatened Amphibians of the World*. IUCN, Conservation International. Lynx, Barcelona. 758 pp.
- Brodie, E. D. (1977). Salamander antipredator postures. *Copeia*, 1977: 523-535
- Campeny, R., Montori, A., Llorente, G. (1984). Nota preliminar sobre la permanencia de caracteres Larvaris en individus adults d'una població d'*Euproctus asper*. *Butlletí de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia*, 9: 43-45.
- Campeny, R., Montori, A., Llorente, G. A. (1986). Nuevos datos sobre la permanencia de caracteres larvarios en individuos adultos de una población de tritón pirenaico (*Euproctus asper*) en el Valle de Arán. *Doñana, Acta Vertebrata*, 13: 170-174.
- Carranza, S., Amat, F. (2005). Taxonomy, biogeography and evolution of *Euproctus* (Amphibia: Salamandridae), with the resurrection of the genus *Calotriton* and the description of a new endemic species from the Iberian Peninsula. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145: 555-582.
- Champy, C. (1913). Recherches sur la spermatogenèse des batraciens et les éléments accessoires du testicule. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 52: 13-304.
- Clergue-Gazeau, M. (1965). Étude comparative de l'Euprocte des lacs et de l'Euprocte cavernicole. *Annales de Spéléologie*, 20(2): 301-316.
- Clergue-Gazeau, M. (1969). Alimentation de l'Euprocte dans les grottes. *Annales de Spéléologie*, 24(2): 361-364.

- Clergue-Gazeau, M. (1969b). Metamorphose chez les Euproctes épigés placés à l'obscurité de la grotte de Moulis. *Annales de Spéléologie*, 24(2): 349-359.
- Clergue-Gazeau, M. (1971). L'Euprocte pyrénéen. Consequence de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. *Annales de Spéléologie*, 25 (4): 825-960.
- Clergue-Gazeau, M. (1972). *L'Euprocte Pyreneen. Consequences de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction*. Thèse présentée a la Faculté des Sciences de l'Université Paul-Sabatier pour obtenir le grade de docteur ès Sciences naturelles. N° d'ordre 479. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique.
- Clergue-Gazeau, M. (1975). Effets de la vie cavernicole sur la reproduction des amphibiens. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 100(4): 665-666.
- Clergue-Gazeau, M. (1976). Reproduction des Urodèles. Perturbations apportées a la reproduction de l'espèce *Euproctus asper* epigée par sa mise en élevage a la grotte de Molis: II *Euproctus asper* Femelle. *Annales de Spéléologie*, 31: 163-168.
- Clergue-Gazeau, M. (1981). Cycles sexuels des urodèles pyrénéens à tendance aquatique. Rôle de la température. I. Les mâles (*Euproctus asper* Dugès- *Triturus helveticus* Razoumowsky). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 117: 16-40.
- Clergue-Gazeau, M. (1982a). Variation du cycle sexuel des urodèles pyrénéens à tendance aquatique. Rôle de la température. II. Les femelles. (*Euproctus asper* Dugès, *Triturus helveticus* Razoumowski) *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 118: 153-159.
- Clergue-Gazeau, M. (1982b). Influence de plusieurs facteurs de l'environnement sur la reproduction de l'espèce *Euproctus asper* Dugès (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental*, 13: 25-31.
- Clergue-Gazeau, M. (1987). L'urodèle *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées orientales: répartition géographique et cycle sexuel a basse altitude. *Vie et Milieu*, 37 (2): 133-138.
- Clergue-Gazeau, M. (1999). *Euproctus asper* (Dugès, 1852) – Pyrenäen-Gebirgsmolch. Pp. 251-269. En : Grossenbacher, K., Thiesmeier, B. (Eds.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 4/I. Schwanzlurche (Urodela) I. (Hynobiidae, Proteidae, Plethodontidae, Salamandridae I: *Pleurodeles*, *Salamandrina*, *Euproctus*, *Chioglossa*, *Mertensiella*). Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Clergue-Gazeau, M., Beetschen, J.C. (1966). Contribution à l'étude de la reproduction de l'Urodèle *Euproctus asper* (Dugés) dans les Pyrénées centrales et aviegeoises. *Annales de Limnologie*, 2(1): 217-226.
- Clergue-Gazeau, M., Bonnet, L. (1979). Analyse biometrique de composants du squelette de l'urodele *Euproctus asper*. 2. Populations d'altitude et de localisation géographique différentes. *Bulletin de la Societe d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 115 (3-4) : 425-438.
- Clergue-Gazeau, M., Martínez-Rica, J. P. (1978). Les différents biotopes de l'urodèle pyrénéen, *Euproctus asper*. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 114 (3-4): 461-471.
- Colomer, M. A., Montori, A., García, E., Fondevilla, C. (2014). Using a bioinspired model to determine the extinction risk of *Calotriton asper* populations as a result of an increase in extreme rainfall in a scenario of climatic change. *Ecological Modelling*, 281: 1-14.
- Cucherousset, J., Marty, P., Pelozuelo, L., Roussel, J. M. (2008). Portable PIT detector as a new tool for non-disruptively locating individually tagged amphibians in the field: a case study with Pyrenean brook salamanders (*Calotriton asper*). *Wildlife Research*, 35 (8): 780-787.
- Despax, R. (1914). Note sur la vascularisation de la peau chez l'Euprocte des Pyrenees. *Triton* (s. g. *Euproctus*) *asper* Duges. *Bull. Soc. Zool. France*, 39: 215-220.
- Despax, R. (1923a). *Contribution à l'étude anatomique et biologique des batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées*. Thèses présentées a la

Faculté des Sciences de Paris pour obtenir le grade de docteur ès Sciences Naturelles. Série A, N° 929. N° d'ordre 1752. Imprimerie Vve. Bonnet, Toulouse. 256 pp. Planches I-V.

Despax, R. (1923b). Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodeles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées *Triton (Euproctus) asper*. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 51: 185-440.

Despax, R. (1924). Notes batracologiques. III: Influence de l'altitude sur l'époque de ponte de l'Euprocte des Pyrénées *Euproctus asper*. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 52: 112-118.

Dreiss, A. N., Guillaume, O., Clobert, J. (2009). Diverging Cave- and River-Dwelling Newts Exert the Same Mate Preference in their Native Light Conditions. *Ethology*, 115 (11): 1036-1045.

Du Fay, C.F. de C. (1729). Observations physiques et anatomiques sur plusieurs espèces de salamandres qui se trouvent aux environs de Paris. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences (Paris)*, 1731: 135-153.

Engelke, S., Parzefall, J. (1995). Prey choice behaviour in the blind *Proteus anguinus* (Proteidae) in comparison to the facultative cave dweller (*Euproctus asper*). *Memoires de Biospeologie*, 22: 21-24.

Falcón, J. M. (1982). *Los anfibios y reptiles de Aragón*. Librería General, Zaragoza. 110 pp.

Falcón, J. M., Clavel, F. (1987). Nuevas citas de anfibios y reptiles de Aragón. *Revista Española de Herpetología*, 2: 83-130.

Fontanet, X., Horta, N. (1989). Capacidad de aprendizaje en *Euproctus asper* (Dugès 1852) (Amphibia: Caudata). *Treb. Soc. Cat. Ictiol. Herpetol.*, 2: 134-146.

García-París, M. (1985). *Los anfibios de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid. 287 pp.

Gasc, J. P. (1997). *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica, Bonn.

Gasser, F. (1965). Observations sur les stades initiaux du développement de l'Urodèle pyrénéen *Euproctus asper*. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 89(4): 423-428.

Gasser, F. (1973). Cartographie des protéines sériques de l'Urodèle pyrénéen. *Euproctus asper* (Dugès). Stabilité de l'aire de répartition de l'espèce. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 45B: 419-443.

Gasser, F., Clergue-Gazeau, M. (1981). Les protéines sériques de l'urodele *Euproctus asper*. Elements de différenciation génétique dans les Prépyrénées espagnoles. *Vie et Milieu*, 31: 297-302.

Gosá, A., Bergerandi, A. (1994). Atlas de distribución de los Anfibios y Reptiles de Navarra. Munibe (Ciencias Naturales-Natur Zientziak), 46: 109-189.

Guerrero-Campo, J. (1995). Variación altitudinal y dimorfismo sexual en la coloración y biometría del tritón pirenaico (*Euproctus asper*, Amphibia-Salamandridae). *Lucas Mallada*, 7: 213-225.

Guillaume, O. (1999). Cloacal glands in *Euproctus asper* (Caudata, Salamandridae) *Mémoires de Bioespéologie*, 26:17-23.

Guillaume, O. (1999). Does the Pyrenean salamander *Euproctus asper* use chemical cues for sex identification and mating behaviour? *Behavioural Processes*, 46: 57–62.

Guillaume, O. (2006). L'Euprocte des Pyrénées. Données et hypothèses sur la biogéographie de l'Euprocte des Pyrénées en Ariège. 1ères rencontres Naturalistes d'Ariège. La-Bastide-de-Sérou, 2 septembre 2006

- Guillaume, O. (2006). Role of interspecific communication on spatial segregation in the sympatric Salamanders *Calotriton asper* and *Salamandra salamandra* (Amphibia: Salamandridae). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 118: 5-16.
- Guillaume, O., Durand, J., Juberthie, C. (1999). Spermatophores of *Proteus anguinus* (Caudata, Proteidae) and *Euproctus asper* (Caudata, Salamandridae). *Mémoires de Bioespéologie*, 26:25-28.
- Guillaume, O., Cavagnara, F. (1998). Spatial and temporal distribution of *Euproctus asper* from hypogean and epigeal populations: experimental and fieldwork studies. *Mémoires de Biospéologie*, 25: 145-156.
- Halliday, T. R. (1977). The courtship of European newts. An evolutionary perspective. Pp. 185–232. En: Taylor, D. H., Guttman, S. I. (Eds.). *The reproductive biology of the amphibians*. Plenum Press, New York & London .
- Hervant, F., Mathieu, J., Durand, J.P. (2000). Metabolism and circadian rhythms of the European blind cave salamander *Proteus anguinus* and a facultative cave dweller, the Pyrenean newt (*Euproctus asper*). *Can. J. Zool.*, 78: 1427–1432.
- Horta, N., Fontanet, X. (1988). Algunas aspectos de la capacidad de orientación de *Euproctus asper* (Duges 1852) (Amphibia, Salamandridae) en condiciones de laboratorio. *Rev. Esp. Herpetología*, 3 (1): 83-95.
- Humphrey, R.R. (1922). The multiple testis in Urodèles. *Biol. Bull.*, 43: 45-67.
- Issartel, J., Voituron, Y., Guillaume, O., Clobert, J., Hervant, F. (2010). Selection of physiological and metabolic adaptations to food deprivation in the Pyrenean newt *Calotriton asper* during cave colonisation. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular & Integrative Physiology*, 155 (1): 77-83.
- Jaylet, A. (1966). Le caryotype de l'amphibien urodele *Euproctus asper* (Duges). *Chromosoma*, 18: 79-87.
- Joly, J. (1966). *Écologie et cycles sexuels de Salamandra salamandra (L.)*. Thèse de Doctorat en Sciences Naturelles, Archives CNRS, n° 1093. Université de Paris. Paris. 269 pp.
- Joly, J. (1971). Les cycles sexuels de *Salamandra (L.)*. 1-Cycle sexuel des mâles. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Série 12*, 13: 451-504.
- Krausen, I. , Greven, H. (1994). Zur Kenntnis des Kopfskeletts und seiner Muskulatur bei der Gattung *Euproctus* (Urodela: Salamandridae). *Abhandlungen und Berichte für Naturkunde*, 17: 99-107.
- Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X., Carretero, M. A. (1995). *Atlas dels amfibis i rèptils de Catalunya i Andorra*. El Brau. Figueres. 191 pp.
- Lozano, P. J., Cadiñanos, J. A. (2007). Valoración biogeográfica de los anfibios en la comunidad autónoma de Euskadi. *Lurralde*, 30: 181-202.
- Maluquer, J. (1917). De re herpetològica. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 17: 108-111.
- Maluquer-Margalef, J. (1983). Fauna herpetològica de les serralades exteriors del prepirineu occidental de Catalunya. *Miscel·lània Zoològica*, 7: 117-129.
- Maluquer-Margalef, J. (1984). Nouvelles données sur la répartition sous-pyrénéen d'*Euproctus asper* (Dugès 1852). *Bulletin de la Société Herpetologique de France*, 29: 38-43.
- Manenti, R., de Bernardi, F., Ficetola, G. F. (2013). Pastures vs forests: do traditional pastoral activities negatively affect biodiversity? The case of amphibians communities. *North-Western Journal of Zoology*, 9 (2): 284-292.

- Martínez-Rica, J. P. (1980). Algunos datos sobre las poblaciones meridionales del tritón pirenaico *Euproctus asper* Dugès. *Studia Oecologica*, 2: 135-154.
- Martínez Rica, J. P. (1983). Atlas herpetológico del Pirineo. *Munibe (San Sebastián)*, 35 (1-2): 51-80.
- Martínez-Rica, J. P. (1997). *Euproctus asper* (Dugès, 1852). Pp. 54-55. En: Gasc, J. P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martínez-Rica, J. P., Maurin, H., Oliveira, M. E., Sofianidou, T., Veith, M., Zuijderwijk, A. (Eds.). *Atlas of amphibians and reptiles in Europe*. Societas Europaea Herpetologica-Muséum Natinal d'Histoire Naturelle, Paris . 494 pp.
- Maurin, H. (coord.) (1995). *Inventaire de la faune menacé de France*. Nathan, Paris. 175pp.
- Mauro, A. (1931). Contributi ad una megliona conoscenza della rigenerazione del testicolo negli anfi urodeli. *Monitore Zoologico Italiano*, 42: 231-243.
- Miaud, C., Guillaume, O. (2005). Variation in age, body size and growth among surface and cave-dwelling populations of the Pyrenean newt, *Euproctus asper* (Amphibia; Urodela). *Herpetologica*, 61 (3): 241-249.
- Miaud, C., Guillaume, O. (2005). Variation in age, body size and growth among surface and cave-dwelling populations of the Pyrenean newt, *Euproctus asper* (Amphibia; Urodela). *Herpetologica*, 61(3): 241–249
- Milá, B., Carranza, S., Guillaume, O., Clobert, J. (2010). Marked genetic structuring and extreme dispersal limitation in the Pyrenean brook newt *Calotriton asper* (Amphibia: Salamandridae) revealed by genome-wide AFLP but not mtDNA. *Molecular Ecology*, 19 (1): 108-120.
- Montori, A. (1988). *Estudio sobre la biología y ecología del tritón pirenaico Euproctus asper (Dugès, 1852) en La Cerdanya*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona. 486pp.
- Montori, A. (1990). Skeletochronological results in the pyrenean newt *Euproctus asper* (Dugès, 1852) from one prepyrenean population. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Série 13*, 11: 209-211.
- Montori, A. (1991). Alimentación de los adultos de *Euproctus asper* (Dugès, 1852) en la montaña media del prepirineo catalán (España). *Rev. Esp. Herp.* 5: 23-36.
- Montori, A. (1992). Alimentación de las larvas de tritón pirenaico, *Euproctus asper*, en el prepirineo de la Cerdaña , España. *Amphibia-Reptilia*, 13: 157-167.
- Montori, A. (1992). Fecundity of the Pyrenean newt *Euproctus asper* (Dugès, 1852) in the Spanish prepyrenees. En: Korsós, Z. y Kiss, I. (Eds.) Proceedings of the Sixth Ordinary General Meeting of the Societas Herpetologica Europaea, Budapest, 1991: 333-336.
- Montori, A. (1994). Ciclo testicular del tritón pirenaico *Euproctus asper* (Dugès, 1852) en la vertiente sur del Pirineo. *Revista Española de Herpetología*, 8: 59-70.
- Montori, A. (1997). Trophic segregation between the Pyrenean Newt (*Euproctus asper*) and the Brown Trout (*Salmo trutta fario*). Pp. 273-378. En: Bohme, W., Bischoff, W., Ziegler, T. (Eds.). *Herpetologia Bonnensis*. Bonn.
- Montori, A., Campeny, R. (1991). Situación actual de las poblaciones de tritón pirenaico *Euproctus asper* en el macizo del Montseny. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 2: 10-12.
- Montori, A., Carretero, M. A., Llorente, G. A., Santos, X. (1997). *Euproctus asper* (Dugès, 1852). Pp. 106-108. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.). *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Granada.

Montori, A., Herrero, P. (2004). Caudata. Pp. 43-275. En: *Amphibia, Lissamphibia*. García-Paris, M., Montori, A., Herrero, P. En: *Fauna Ibérica*. Vol. 24. Ramos, M.A. (eds.) Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.

Montori, A., Llorente, G. A. (1989). Morfología microscópica (SCANNING) de los tubérculos caudales del tritón pirenaico *Euproctus asper* (Amphibia, Urodela). *Treballs de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia*, 2: 128-133.

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, J., Plana, E. (Eds.). *Conservación de la Biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal*. Segunda edición revisada y ampliada. CTFC, Solsona, Lleida.

Montori, A., Llorente, G. A., García-Paris, M. (2008). Allozyme differentiation among populations of the Pyrenean newt *Calotriton asper* (Amphibia: Caudata) does not mirror their morphological diversification. *Zootaxa*, 1945: 39-50.

Montori, A., Llorente, G. A., Nadal, J. (1982). Niveles de residuos plaguicidas organoclorados en el tritón pirenaico (*Euproctus asper* Dugès, 1852). *P. Cent. pir. Biol. exp.*, 13:33-38.

Montori, A., Llorente, G.A., Richter-Boix, A. (2008). Habitat features affecting the small-scale distribution and longitudinal migration patterns of *Calotriton asper* in a Pre-Pyrenean population. *Amphibia-Reptilia*, 29 (3): 371-381.

Montori, A., Llorente, G. A., Santos, X., Carretero, M. A. (2002). *Euproctus asper* (Dugès, 1852). Tritón pirenaico. Pp. 48-50. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española. Madrid.

Montori, A., Pascual, X. (1981). Nota sobre la distribución de *Euproctus asper* (Dugès 1852) en Cataluña: I Primera localidad para el macizo del Montseny. *Publicaciones del Departamento de Zoología. Barcelona*, 6: 85-88.

Montori, A., Pascual, X. (1981). Nueva localidad de *Euproctus asper* (Dugès) en el macizo del Montseny. *Publ. Dept. Zoología de Barcelona*, 6: 85-88.

Montori, A., Tierno de Figueroa, J. M., Santos, X. (2006). The Diet of the Brown Trout *Salmo trutta* (L.) during the Reproductive Period: Size-Related and Sexual Effects. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 91 (5): 438-450.

Nicol, A. (1990). *L'euprocte des Pyrenees Euproctus asper asper (Duges 1852)*. Arudy, France. 171 pp.

Olano, I., Ruiz de Azúa, N., Fernández, J. M., Arrayago, M. J., Bea, A. (2007). Estado de conservación de poblaciones periféricas de anfibios: tritón pirenaico *Euproctus asper* y sapo de espuelas *Pelobates cultripes* en la Comunidad Autónoma del País Vasco. Pp. 66-73. En: Gosá, A., Egaña-Callejo, A., Rubio, X. (Eds.). *Herpetología iberiarraren egoera = Estado actual da Herpetología Ibérica = Estado actual de la Herpetología Ibérica : Lehen Herpetologia Kongressua Euskal Herrian, IX Congresso Luso-Espanhol, XIII Congreso Español de Herpetología. Munibe*. Suplemento, nº 25. 303 pp.

Oromi, N., Amat, F., Sanuy, D., Carranza, S. (2014). Life history trait differences between a lake and a stream-dwelling population of the Pyrenean brook newt (*Calotriton asper*). *Amphibia-Reptilia*, 35 (1): 53-62.

Parzefall, J., Behrens, J., Doebler, M., Reifenstein, K. (2000). Chemical communication in the Pyrenean salamander *Euproctus asper* (Caudata, Salamandridae). *Memoires de Biospeologie*, 27 (54): 123-129.

Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.) (2002). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española. Madrid, 584 pp.

- Poschadel, J. R., Rudolph, A., Plath, M. (2007). Nonvisual mate choice in the Pyrenean mountain newt (*Euproctus asper*): females prefer small males. *Acta Ethol.*, 10: 35–40.
- Poschadel, J. R., Rudolph, A., Warbeck, A., Plath, M. (2005). Influence of visual and chemical cues on the aggregation behavior of Pyrenean mountain newts, *Euproctus asper* (Urodela, Salamandridae). *Subterranean Biology*, 3 (58): 63-68.
- Rouy, S. (1971). Recherches sur la differentiation du sexe chez l'amphibien urodèle *Euproctus asper* Dugès. *Annales d'Embryologie et de Morphogénèse (Paris)*, 4(1): 1-44.
- Rouy, S. (1972). Observations sur la structure du testicule adulte chez l'urodèle pyrénéen *Euproctus asper* Dugès et ses variations au cours du cycle sexuel chez une population de basse altitude. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 97(4): 653-674.
- Rouy-Gabrie, S. (1969). *Observations comparées sur la sexualité de l'urodèle pyrénéen Euproctus asper. Differentiation sexuelle. Structure du testicule adulte. Cycle sexuel des mâles d'une station déterminée.* Thèse Doctoral 3ème cycle. 106 pp.
- Salvador, A. (1985). *Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias.* Edición del autor. León. 211 pp.
- Salvador, A., García-París, M. (2001). *Anfibios españoles. Identificación, historia natural y distribución.* Canseco editores, Talavera de la Reina.
- Salvador, A., García-París, M. (2001). *Anfibios españoles. Identificación, historia natural y distribución.* Canseco Editores. Talavera de la Reina. 269 pp.
- Sánchez-Hernández, J. (2014). Disentangling prey-handling efficiency of larval newts through multivariate prey trait analysis. *Journal of Natural History*, 48 (31-32): 1957-1969.
- Sanchiz, B. (1977). Catálogo de los anfibios fósiles de España (Noviembre de 1977). *Acta Geologica Hispanica*, 12: 103-107.
- Sbordoni, V., Cobolli Sbordoni, M., de Matthaeis, E., Allegrucci, G., Cesaroni, D., Caccone, A., Carpaneto, G.M., (1982). Orologi molecolari e paleografia: congruenza tra stime geocronologiche e datazioni elettroforetiche della divergenza nelle specie del genere *Euproctus* (Caudata, Salamandridae). *Bolletino di Zoologia*, 49(suppl): 170.
- Serra-Cobo, J. (1989). Presencia de tritón melánico (*Euproctus asper*) en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. *Lucas Mallada*, 1: 203-204
- Serra-Cobo, J., Marquès-Bonet, T., Martínez-Rica, J. P. (2000). Ecological segregation between *Rana pyrenaica* and *Rana temporaria* and differential predation of *Euproctus asper* on their tadpoles. *Netherlands Journal of Zoology*, 50(1):65-73.
- Serra-Cobo, J., Marquès-Bonet, T., Martínez-Rica, J. P. (2000). Ecological segregation between *Rana pyrenaica* and *Rana temporaria* and differential predation of *Euproctus asper* on their tadpoles. *Netherlands Journal of Zoology*, 50 (1): 65-73.
- Serra-Cobo, J., Uiblein, F. T., Martínez-Rica, J. P. (2000). Variation in sexual dimorphism between two populations of the Pyrenean salamander *Euproctus asper* from ecologically different mountain sites. *Belgian Journal of Zoology*, 130 (1):39-45.
- Sparreboom, M., Arntzen, J. W. (1987). A survey in behavior in the Old World newts (genus *Triturus*). Pp. 369-372. En: *Proc. 4th ord. Gen. Meet. SEH, Nijmegen* .
- Steiner, H. Stall, E. (1953). Die Krallen und Hornpapillen des Pyrenaenmolches, *Euproctus asper* (Duges). Ein Beitrag zur Frage des Homologie-begriffes (Beziehungen zwischen Anlagepotenzen und Enddifferenzierungen). *Rev. Suisse Zool.*, 60: 472-482.
- Thiesmeier, B., Hornberg, C. (1986). *Euproctus asper* (Dugès, 1852) Beobachtungen im freiland und Angaben zur haltung und fortpflanzung im terrarium. (Caudata, Salamandridae). *Salamandra*, 22(2-3): 196-210.

Thiesmeier, B., Hornberg, C. (1990). Zur fortpflanzung sowie zum paarungsverhalten der Gebirgsmolche, Gattung *Euproctus* (Gené), in terrarium unter besonderer berücksichtigung von *Euproctus asper* (Dugès, 1852). *Salamandra*, 26: 63-82.

Thorn, R. (1968). *Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord*. Paul Lechevalier, Paris. 373 pp.

Uiblein, F. (1992). Prey choice behaviour in light and darkness in a facultative cave dweller, the Pyrenean salamander *Euproctus asper*. *Alytes*, 10 (4): 131-136.

Uiblein, F., Durand, J. P., Juberthie, C., Parzefall, J. (1992). Predation in caves: the effects of prey immobility and darkness on the foraging behaviour of two salamanders, *Euproctus asper* and *Proteus anguinus*. *Behavioural Processes*, 28 (1-2): 33-40.

Valbuena-Urena, E., Amat, F., Carranza, S. (2013). Integrative Phylogeography of *Calotriton* Newts (Amphibia, Salamandridae), with Special Remarks on the Conservation of the Endangered Montseny Brook Newt (*Calotriton arnoldi*). *Plos One*, 8 (6): e62542.

Wolterstorff, W. (1925). Über mehrere Lokalformen des Pyrenaenmolches, *Euproctus asper* Duges. *Abh. Mus. Nat. Heimat. Magdeburg*, 4 (1): 61-76.